

Claude ROY

**RÉPONSES DES STOCKS
DE POISSONS PÉLAGIQUES
À LA DYNAMIQUE DES UPWELLINGS
EN AFRIQUE DE L'OUEST :
ANALYSE ET MODÉLISATION**

Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection **ÉTUDES et THÈSES**

PARIS 1992

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

"Il sentait de l'incertitude dans l'air, l'impression d'un changement et d'une perte, en même temps que le gain de choses nouvelles et inusitées."

John Steinbeck, La grande vallée.

A Marguerite.

A mes Parents.

RESUME

La variabilité des ressources pélagiques côtières des zones d'upwelling en Afrique de l'Ouest et leurs réponses aux fluctuations du milieu sont étudiées. Les contraintes associées au milieu naturel sont présentées. La sensibilité et la réponse des stocks aux fluctuations de l'environnement sont modélisées à l'aide d'approches empirique et comparative. Le déterminisme de la migration d'un stock est modélisé en prenant en compte un effet local de l'upwelling et des téléconnexions. Les fluctuations annuelles d'abondance d'un stock sont analysées à l'aide d'un modèle intégrant des variables climatiques et l'effort de pêche. Une hypothèse concernant la relation entre le recrutement des poissons pélagiques côtiers et l'intensité des upwellings est bâtie, la pertinence de ce modèle est testée sur les principaux stocks pélagiques mondiaux. Les stratégies de reproduction des clupéidés en Afrique de l'Ouest sont examinées et une logique commune à l'ensemble de ces stocks est proposée.

Les processus environnementaux mis en évidence apparaissent comme étant des éléments importants de la dynamique des ressources pélagiques côtières. Une part significative des fluctuations d'abondance observées et des stratégies développées par les espèces trouve leur origine dans les contraintes environnementales.

Mots clés : upwelling, recrutement, reproduction, migration.

ABSTRACT

The variability of coastal pelagic fish resources in the West African upwelling areas and their responses to the environmental fluctuations are studied. The constraints imposed by the natural environment are underlined. The sensitivity and the responses of the stocks to the environment are modelised using empirical and comparative approaches. The determinism of a stock migration is shown to be a mixture of both local and remote effects of the upwellings. The annual fluctuations of a stock abundance are modelised using both climatic and fishery variables. A theoretical relationship between pelagic fish recruitment and upwelling intensity is proposed and is tested on the main pelagic fish stocks. The reproductive strategies of the West African clupeoids are investigated and a commun model for these stocks is proposed.

Environmental processes appear to be important factors for the dynamics of coastal pelagic fish resources. An important part of the abundance fluctuations and of the strategies developed by different species are due to environmental constraints.

Key words : upwelling, recruitment, reproduction, migration.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

INTRODUCTION GENERALE

Stratégie de recherche

Une approche en terme de processus

Une approche empirique

Une approche comparative

Les échelles de variabilité

Les difficultés liées aux petites échelles

CHAPITRE I

LES UPWELLINGS : LE CADRE PHYSIQUE DES PECHERIES PELAGIQUES COTIERES EN AFRIQUE DE L'OUEST

Introduction

1.1-Qu'est ce qu'un upwelling ?

1.1.1-Le modèle d'Ekman

1.1.2-L'effet de la latitude

1.1.3-La circulation dans un upwelling : une structure à trois dimensions

1.1.4-L'orientation du vent par rapport au plateau continental : l'exemple du Sénégal

1.1.5-Largeur du plateau continental

1.1.6-Composition et origine des masses d'eaux résurgentes

1.2-Les upwellings ouest-africains

1.2.1-Cycle saisonnier des upwellings ouest-africains entre 12°N et 30°N

1.2.2-Chronologie des upwellings ouest-africains de 1964 à 1988

1.2.3-Vitesse du vent et intensité de l'upwelling : deux facteurs limitants

1.2.4-L'effet antagoniste du vent sur la production biologique

1.2.5-Un cas particulier : l'upwelling ivoiro-ghanéen

Conclusion

CHAPITRE II

ASPECTS DE LA DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DES STOCKS A MOYEN TERME

Introduction

2.1-La migration du thiof (*Epinephelus aeneus*) au Sénégal : influence des upwellings sénégalais et mauritanien

2.1.1-Le déterminisme de la migration

2.1.2-La réponse aux fluctuations climatiques

2.1.2.1-Calendrier de la saison de pêche

2.1.2.2-Intensité de la migration

2.1.3-La migration du thiof : la réponse à un processus

2.2-Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire : une approche globale

2.2.1-La pêcherie ivoirienne

2.2.2-Choix d'un modèle et des variables

2.2.3-Interprétation des résultats du modèle

2.3-Les changements intervenus depuis les années 1980 en Côte d'Ivoire

2.3.1-L'explosion de la population de *Sardinella aurita* : les faits

2.3.2-L'hypothèse d'une modification de la circulation

2.3.3-Une seconde hypothèse : l'intensification des upwellings

Conclusion

CHAPITRE III

UNE FENETRE ENVIRONNEMENTALE OPTIMALE POUR LE SUCCES DU RECRUTEMENT DES ESPECES PELAGIQUES COTIERES

Introduction

3.1-Un schéma théorique pour le succès du recrutement dans les upwellings.

3.2-Validation du schéma théorique

3.3-Recrutement et intensité des résurgences dans les principaux upwellings mondiaux

3.3.1-L'anchois du Pérou

3.3.2-La sardine du Pacifique

3.3.3-Les stocks ouest-africains

3.4-Une fenêtre environnementale optimale pour le recrutement

Conclusion

LES STRATEGIES DE REPRODUCTION DES CLUPEIDES DANS LES ZONES D'UPWELLING

Introduction

4.1-Localisation des zones de reproduction

4.1.2-Les faits

4.1.3-Interprétation

4.2-Dynamique temporelle de la reproduction

4.2.1-Les faits

4.2.2-Interprétation

4.3-Les stratégies de reproduction face à la variabilité de l'environnement

Conclusion

CONCLUSION GENERALE

Réflexions sur la réponse des populations face aux tendances climatiques sur le long terme

La migration du thiof

L'écosystème ivoirien

Les stratégies de reproduction

L'environnement et les systèmes biologiques

Apports de cette étude

ANNEXE

Calcul des séries d'IUC à partir des observations météorologiques des bateaux marchands

A-Validation des données

B-Calcul de l'Indice d'Upwelling Côtier

C-Traitement

REFERENCES

AVANT-PROPOS

Ce document a fait l'objet d'une thèse soutenue le 7 décembre 1990 à l'Université de Bretagne Occidentale.

Cette étude s'appuie sur une approche pluridisciplinaire de l'halieutique dont la dynamique au CRODT/ISRA de Dakar a été initiée et soutenue par A. Fontana. Je tiens à souligner que la plupart des résultats présentés sont le fruit du travail, non pas d'un individu isolé, mais d'une collaboration entre des biologistes, des économistes, des statisticiens et des océanographes. Le chapitre 1, l'étude des fluctuations à long-terme des upwellings ouest-africains, la discussion de leur impact sur la dynamique des stocks et les hypothèses concernant les changements observés dans la pêche de Côte d'Ivoire sont cependant des contributions individuelles,

Ce document tente de présenter une synthèse de différents articles, il en résulte que certains aspects méthodologiques ne sont que succinctement abordés, de même les aspects descriptifs concernant les pêcheries étudiées, le calcul des indices biologiques ou environnementaux utilisés n'ont été que brièvement abordés dans ce document de synthèse. Ceci nous paraissait nécessaire afin de faciliter la lecture, le lecteur intéressé par ces aspects pourra se référer aux articles originaux.

INTRODUCTION GENERALE

Aux pêcheurs qui exploitent les côtes désertiques des grands upwellings ⁽¹⁾, la mer offre ce que la terre ne peut donner : des ressources extraordinairement abondantes. L'exploitation tardive par la pêche industrielle des upwellings, situés pour la plupart dans les zones tropicales ou subtropicales, fut responsable pour l'essentiel de la croissance des captures mondiales des années 1950 au début des années 1970 (Paulik, 1981). On estime que 50% des prises mondiales proviennent des zones d'upwelling qui ne représentent que 0,1% de la surface des océans. Les espèces pélagiques telles les sardines, les sardinelles, les anchois, les maquereaux constituent la majeure partie de la biomasse ayant colonisé les zones d'upwelling. L'exemple le plus célèbre de l'exploitation par l'homme de ces ressources est la pêcherie d'anchois du Pérou qui, après une croissance fulgurante, capturait annuellement au début des années soixante dix plus de 12 millions de tonnes. La manne de l'océan était telle que parfois des bateaux coulaient sous le poids des captures (Castillo et Mendo, 1987) ! Cette période faste allait cependant s'interrompre en 1972 par l'effondrement soudain de la ressource, effondrement aussi brutal et douloureux que fut prodigue la période de croissance de cette pêcherie ⁽²⁾. Une exploitation intensive au delà des limites raisonnablement supportables par ce stock, associée à des conditions climatiques défavorables, fut à l'origine de l'effondrement de la pêcherie péruvienne. Un autre exemple d'euphorie suivie d'un déclin brutal dû à la raréfaction de la ressource est celui de la pêcherie de sardine de Californie à la fin des années quarante; une pêcherie qui, pendant la période de crise, a servi de cadre aux romans de John Steinbeck. La crise sardinière en Bretagne à la fin du siècle dernier (Durand, à paraître), les effondrements des pêcheries de pilchard d'Afrique du Sud (1965-66) et de Namibie (1970-71) (Crawford et Shannon, 1988), de celle des sardinelles ivoiro-ghanéenne (1973) (ORSTOM/FRU, 1976) soulignent la contrepartie malheureuse de l'abondance des espèces pélagiques et en particulier de celles colonisant les zones d'upwelling : des fluctuations d'abondance de grande amplitude dues à une extrême sensibilité aux fluctuations climatiques (Cury, 1989).

(1) upwelling : remontée d'eaux froides profondes des océans le long de certains littoraux (dictionnaire Larousse). Dans la suite de ce texte, on utilisera indifféremment le terme upwelling ou le terme résurgence bien que la définition stricte de ce dernier fasse référence à un mécanisme d'apparition à l'air libre d'eau douce infiltrée dans les couches géologiques.

(2) Voir à ce propos le texte de Paulik (1981) qui montre comment l'abondance presque surréaliste de cette ressource a conduit à des comportements aberrants au niveau de la pêcherie.

Explorer cette sensibilité des espèces pélagiques côtières à partir de l'exemple des pêcheries ouest-africaines est le thème de ce travail. On n'y parlera peu de pêche *sensu-stricto*, l'exploitation et l'aménagement n'étant pas notre objet de recherche. La pêche sera ici considérée comme l'élément permettant "d'échantillonner" la ressource, à travers les estimations des débarquements. Cette volontaire limitation ne minimise pas l'intérêt des recherches sur l'aménagement. La succession de crises au cours des dernières décennies et le caractère limité des ressources halieutiques soulignent que la gestion et l'usage des ressources renouvelables et instables que sont les pélagiques côtiers nécessitent, peut être plus que pour toute autre ressource, le développement de nouvelles stratégies de recherche pour l'aménagement (Troader, 1989).

STRATEGIE DE RECHERCHE

Une approche en terme de processus

L'existence de réponses adaptatives des populations marines à la variabilité de l'environnement, qu'elle soit cyclique (saisonnière) ou événementielle (anomalie), a servi d'hypothèse. Les principales étapes du cycle biologique d'une espèce (reproduction, recrutement, migration) reflètent la recherche d'un compromis entre la survie et les contraintes du milieu. Ces adaptations, résultats d'essais et d'erreurs successives, permettent d'identifier des processus environnementaux assurant la réussite des populations (Bakun, 1989). La migration du thiof (*Epinephelus aeneus*) le long des côtes sénégal-mauritaniennes (chapitre 2), les stratégies de reproduction des sardines et sardinelles en Afrique de l'Ouest (chapitre 4), les facteurs contrôlant le succès du recrutement (chapitre 3), sont autant d'exemples illustrant l'existence d'une adaptation plus au moins étroite entre la dynamique de l'environnement et les stratégies développées par les espèces.

Trop souvent l'étude des liens entre l'environnement et les ressources se focalise sur la recherche de corrélations simples entre un facteur physique (le plus souvent la température) et un paramètre biologique (en général les captures). Cette orientation est dictée par la nécessité pressante de vouloir prédire la pêche. Quel peut être l'effet d'un paramètre physique sur la dynamique des populations est une question pertinente. La température de l'eau a des effets directs sur la reproduction, la survie des larves, la croissance (Hoar et Randall, 1971; Blaxter et Hunter, 1982). La température est également un paramètre utile pour définir l'habitat type des espèces : les poissons tropicaux préfèrent les eaux chaudes, les espèces tempérées vivent dans des eaux plus froides. Une fois cet habitat défini, la température fournit-elle des informations sur la dynamique à l'intérieur de cet habitat ? Les nombreuses tentatives qui visent à superposer la distribution spatiale ou temporelle des températures de surface avec celle des captures des pêcheries thonières en Atlantique et dans le

Pacifique n'ont apporté à ce jour que peu de résultats convaincants (Sund *et al.*, 1981; Mendoza *et al.*, 1982; Stretta, 1988). Dans ces pêcheries, les surprises locales constituent une accumulation de faits contradictoires mettant en doute l'existence d'une relation simple entre température et présence du poisson. Pourquoi les thons migrent saisonnièrement à l'intérieur de leur habitat et se concentrent localement ? Pourquoi à un instant donné une température est associée à de fortes captures et pourquoi cette observation est contredite quelques jours plus tard ? Ces faits sont autant de questions auxquelles une telle approche ne peut répondre.

La dynamique d'un système vivant répond en général à des contraintes physiologiques que les caractéristiques de l'environnement permettent ou non de satisfaire (Harden Jones, 1968; Legget, 1984). Une mesure instantanée d'un paramètre physique a peu de chance de résumer les informations contenues dans un système vivant et ses propriétés. Ce type de mesure donne une vision statique et locale de l'écosystème et ne permet pas d'en évaluer les propriétés biologiques. Les données capables de répondre à ces exigences ne sont que trop rarement disponibles. La température de surface ou les champs de vent sont en général les seules données récoltées en routine avec une couverture spatiale suffisante (Bakun et Parrish, 1980). Ainsi doit-on se contenter de ces paramètres en tant que succédanés pour évaluer les processus biologiques (Mendelssohn et Roy, 1986). Si la température par elle-même n'a qu'une faible signification biologique, l'analyse de la variabilité spatiale ou temporelle de ce paramètre se révèle riche d'enseignements. Dans l'Atlantique tropical, il existe une relation linéaire inverse entre les teneurs en sels minéraux et la température au dessous de 22°C (Oudot, 1983; Roy et Oudot, à paraître). Une fluctuation temporelle de la température est alors un bon indicateur de la variabilité des apports en sels minéraux. Après un délai de quelques jours, l'enrichissement qui découle d'une chute de température conduit, dans certaines conditions, au développement de la production primaire et secondaire. La variabilité temporelle de la température peut être assimilée à un processus qui peut donner lieu à une interprétation biologique. Une démarche similaire basée sur l'analyse de la variabilité des distributions spatiales met en évidence les gradients, les zones frontales qui sont le lieu d'une forte activité biologique.

Les résultats de Pauly et Soriano (1989) illustrent la manière dont on peut utiliser des paramètres physiques pour décrire un processus biologique. Ces auteurs montrent que la mortalité des oeufs d'anchois au Pérou est en relation avec la température de surface, la mortalité étant maximale dans les eaux chaudes. Une conclusion hâtive aurait conclu à un effet direct de la température sur la mortalité, bien que le sens de la relation soit à priori aberrant. La réalité est tout autre, l'effet de la température traduit la concentration de la biomasse d'adultes près de la côte quand l'upwelling se relaxe (température élevée) et une augmentation de la mortalité du fait du cannibalisme.

Un système biologique a une histoire, une mémoire et un futur. Un paramètre physique ne peut refléter les propriétés d'un tel système. Que l'état du système dépende du passé, de son inertie, que les propriétés locales ne soient pas indépendantes des conditions existant dans des zones plus ou moins éloignées, l'ensemble de ces faits rend nécessaire une approche en terme de processus des relations entre le milieu et la ressource. Cette notion de processus intègre une séquence spatiale ou temporelle de données et se différencie fondamentalement d'une simple corrélation entre données concomitantes ou locales. La notion de cause unique ponctuelle est remplacée par une relation fonctionnelle intégrant le temps et/ou l'espace (Cury, 1989). Cette approche permet de différencier des situations apparemment identiques par l'introduction de la variabilité temporelle (mémoire) ou spatiale (connectivité). Elle permet de comprendre que des contextes environnementaux apparemment semblables puissent donner lieu à des réponses différentes.

La relaxation de l'upwelling mauritanien et le développement simultané de l'upwelling sénégalais responsables de la migration du thiof (*E. aeneus*) entre le Sénégal et la Mauritanie (chapitre 2), les relations entre les Prises par Unité d'Effort (PUE) des pélagiques côtiers en Côte d'Ivoire et l'intensité des upwellings l'année de la pêche et celle précédant la pêche (chapitre 3), illustrent la réponse des populations de poissons à des processus biologiques estimés à l'aide de paramètres physiques.

Une approche empirique

Qu'un écosystème soit assimilable à un système complexe, où non-linéarité, sub-optimalité sont des caractéristiques importantes des interactions entre les différentes composantes, est aujourd'hui une évidence. Ces propriétés rendent illusoire une approche analytique par des modèles mécanistes (Mann, 1988). Les difficultés d'échantillonnage qu'il faut surmonter, le développement de nos connaissances, aujourd'hui encore limité par rapport à l'étendue des défis à résoudre, celui balbutiant des modèles capables de traiter de telles entités, sont les difficultés qui nous ont conduit à adopter une approche empirique pour l'étude des relations entre des organismes vivants et leur environnement. Une telle approche, globale, vise à considérer la réponse d'un système à une perturbation sans chercher à démonter la mécanique interne du système. Les limitations introduites par nos données, nos modèles, notre connaissance, ne sont pas les seules raisons qui conduisent à une telle approche. Les capacités d'auto-organisation des systèmes vivants (Nicolis et Prigogine, 1977; Allen, 1985), l'irréversibilité (Prigogine, 1961), l'existence de multiples états d'équilibre (May, 1973, 1974; Steele, 1984), la capacité des systèmes vivants à se transformer (Holling, 1978; Allen, 1988) rendent illusoire l'espérance de pouvoir décrire et modéliser un système vivant par la simple combinaison de modèles mécanistes (Mann, 1988).

Bakun et Parrish (1980) et Bakun (1986), ont souligné les difficultés inhérentes en halieutique à une approche empirique qui s'efforce d'établir des relations statistiques entre la réponse d'un système et divers indices décrivant le ou les processus mis en jeu. Tout d'abord la longueur des séries concernant la pêche dépasse rarement, surtout dans les zones tropicales, vingt ou trente années. La nécessité de travailler sur des moyennes annuelles, l'existence d'autocorrélations, réduisent d'autant le nombre de degrés de liberté. Le grand nombre de relations susceptibles d'être examinées *a priori*, les incertitudes concernant la périodicité réelle des cycles mis en évidence sur des séries courtes, multiplient la possibilité d'obtenir des corrélations statistiquement significatives, pouvant ensuite être justifiées par un processus choisi *a posteriori*, mais qui restent fortuites. Compte tenu du nombre de possibilités susceptibles d'être examinées, la probabilité d'obtenir un même degré de corrélation peut ne pas être supérieure à celle donnée par l'analyse de séries choisies au hasard (Bakun, 1989). Cette approche reste cependant intéressante pour diverses raisons (Cury, 1989) : elle est souvent la seule voie de recherche possible à court terme faute de données adéquates permettant une analyse fine, elle est d'un faible coût, elle permet d'orienter des recherches vers les aspects qui apparaissent les plus pertinents, et, qualité qui est à nos yeux primordiale, elle permet d'intégrer la diversité et la complexité des interactions entre les éléments internes du système. Concernant ce dernier point, il est, à notre avis, sans doute vain de tenter une approche analytique à partir de multiples "boîtes" élémentaires détaillant l'ensemble du système, le modèle ainsi créé ne pouvant rendre compte d'une propriété des systèmes vivants : celle d'apprendre et de se transformer au cours du temps.

La mise en évidence d'une fenêtre environnementale optimale pour le recrutement des clupéidés dans les zones d'upwelling s'appuie sur une approche empirique, à partir de processus identifiés *a priori* comme étant des facteurs importants de la dynamique de la reproduction et du recrutement (chapitre 3). Les effets antagonistes de l'enrichissement du milieu et de la stabilité des couches superficielles sur le recrutement sont mis en évidence. Une méthode statistique originale permettant une analyse multivariée et la prise en compte de phénomènes non-linéaires permet d'extraire de la variabilité du recrutement la part résultant de l'environnement. Dans l'état actuel de nos connaissances et au vu des données disponibles, seule une telle approche permet de tester l'hypothèse qui est émise.

Une approche comparative

Convenant particulièrement aux situations non-réductibles à l'expérimentation, la comparaison de plusieurs systèmes de constitution proche (différentes espèces dans un même contexte, espèces similaires dans des environnements différents), permet d'accroître la robustesse des résultats obtenus par

une approche empirique (Bakun, 1989). Les quatre grandes zones d'upwelling (Pérou, Californie, Afrique de l'Ouest et Afrique australe) constitue un champ d'investigation unique pour développer une approche comparative. Il est en de même pour les upwellings ouest-africains. La dynamique environnementale de ces régions, colonisées par des espèces pélagiques proches, partage de nombreux caractères communs aux zones d'upwelling. Chacune présente également des particularités locales (latitude, origine des masses d'eau, intensité du vent, forme du plateau continental). Dans ces différents habitats, les populations ont à résoudre des défis analogues, les solutions adoptées et les observations qui en découlent ne pourraient rester qu'anecdotiques si la confrontation entre elles ne permettait des généralisations (Bakun, 1989).

L'étude des stratégies de reproduction des clupéidés en Afrique de l'Ouest s'appuie sur une approche comparative des stratégies adoptées par les populations de sardines et sardinelles du Maroc, de la Mauritanie et du Sénégal, à la lumière des caractéristiques environnementales propres à chacune des régions (chapitre 4). Une telle démarche permet de souligner les éléments déterminants de cette dynamique. Bien que les faits observés divergent d'une zone à l'autre, une logique commune se dégage une fois l'analyse globale réalisée. Les facteurs clés des stratégies de reproduction (largeur du plateau continental, type de production) sont communs à l'ensemble des zones, seule l'intensité différente des processus physiques et biologiques d'une zone à l'autre conduit à l'observation de faits apparemment contradictoires.

L'analyse conjointe de la variabilité du recrutement dans trois des principales zones d'upwelling mondiales et la comparaison des résultats permet de calibrer la fenêtre environnementale optimale pour le succès du recrutement (chapitre 3). L'existence d'un optimum pour la vitesse du vent, commune à l'ensemble des zones, indépendante de la latitude, des espèces rencontrées, permet de valider le modèle proposé (chapitre 4).

Approches en terme de processus, empirique et comparative structurent ce travail. Cette démarche résulte d'un choix délibéré; malgré ses limites, elle nous paraît pouvoir répondre aux défis qui se posent dans l'étude de la réponse des systèmes vivants à la variabilité de l'environnement. "De toute évidence, s'il faut attendre d'être en mesure de démêler et d'évaluer toutes les liaisons complexes au sein des réseaux trophiques océaniques, nous devons attendre longtemps avant de progresser dans l'aménagement des ressources halieutiques. Si des raccourcis existent, ils se situent vraisemblablement au niveau de la compréhension des processus", ce texte de Bakun (1989) résume mieux que tout autre discours les raisons ayant conduit au choix de cette démarche.

LES ECHELLES DE VARIABILITE

Intensification et relaxation des upwellings, migrations, reproduction, recrutement se succèdent à un rythme annuel. La composante saisonnière dans les séries temporelles de données environnementales ou biologiques est en général dominante dans l'Atlantique tropical. Cette échelle de temps, annuelle ou à moyen terme, est celle sur laquelle nous porterons l'essentiel de notre attention. La dimension spatiale associée à cette strate de temps est celle de l'aire de répartition ou de migration des espèces; cependant l'existence de téléconnexions à grande échelle des phénomènes climatiques peut conduire à élargir la dimension spatiale à l'ensemble de l'océan (Barber, 1988).

Aux échelles de temps de l'ordre de décennies ou de siècles correspondent des fluctuations ou des tendances sur le long terme. Cette strate temporelle dépasse largement la durée de vie des espèces. A une approche écologique basée sur les réponses des populations au stress de l'environnement, se superpose une approche en terme de biologie évolutive où les aspects qualitatifs de la dynamique des populations peuvent devenir prépondérants (Cury et Fontana, 1988; Cury, 1988; Cury, 1989). L'écosystème dans son ensemble peut alors constituer l'unité d'étude. L'absence de séries de données suffisamment longues, l'impossibilité de prédire l'évolution climatique au delà de quelques jours rendent *a fortiori* spéculatif le discours sur cette échelle de temps. Les questions posées par les changements climatiques (augmentation du CO₂ atmosphérique, effet de serre, hausse du niveau moyen de la mer) dont les signaux commencent à se dessiner, constituent néanmoins le défi majeur posé aux scientifiques à la fin de ce siècle et nous force à explorer ce domaine (Steele, 1989; Maddox, 1990).

Le court terme s'intéresse aux échelles de temps fines, de quelques heures à la quinzaine ou au mois. La dimension spatiale concernée s'étend de quelques milles à quelques dizaines de milles. Ce pas de temps est celui pour lequel les pêcheurs nous interpellent. La question posée aux scientifiques est alors de développer des modèles prédictifs de la disponibilité du poisson. Les modèles utilisent des données environnementales qui s'efforcent de décrire le milieu de façon sommaire à l'aide de paramètres simples : température de surface, vent, ... (Mendelssohn et Roy, 1986, Mendelssohn et Cury, 1987, 1989). Seules des simplifications extrêmes de la dynamique des systèmes, à l'aide de processus schématisés par quelques variables, sont possibles. Ce domaine est celui où la mise au point de nouvelles techniques d'analyse ou de nouveaux outils d'observation comme la télédétection spatiale permet d'espérer des développements prometteurs.

Les difficultés liées aux petites échelles

La variabilité à court terme des facteurs forçants (vent, sels nutritifs) est une des clés pour comprendre la dynamique d'un écosystème marin tel qu'un upwelling (Harris, 1980). Les courtes échelles de temps, les processus microscopiques structurent les réponses en aval du système (Margalef, 1978; Legendre et Demers, 1984). Le rôle clé joué par les fluctuations de vent (alternance de périodes de calme et de coup de vent) en est un exemple caractéristique (Huntsman et Barber, 1977; Barber et Smith, 1981). La production primaire serait une fonction de la fréquence des facteurs déstabilisant successivement la colonne d'eau (Legendre et Demers, 1984). Un autre exemple est celui des structures spatiales du phytoplancton dont l'hétérogénéité est le résultat d'une distribution, à première vue aléatoire, d'un grand nombre d'essaims de densité plus ou moins importante (Platt et Denman, 1975; Platt, 1978). La formation de ces essaims dépend de phénomènes locaux à petite échelle telle que la diffusion turbulente, la stratification horizontale et verticale (Longhurst, 1981). Ces phénomènes à micro-échelle vont déterminer la production globale au niveau d'une région ou d'une saison. On assiste à un transfert d'échelle entre les facteurs forçants et la réponse du système. Ceci illustre une propriété particulièrement importante : la fréquence du mécanisme responsable d'une fluctuation ne correspond pas toujours à la période observée dans la réponse du système.

L'exploration de cette variabilité à petite échelle se heurte aux limites de nos techniques d'échantillonnage, de traitement et d'analyse. Les processus afférents aux courtes échelles de temps et d'espace sont en général complexes car le résultat de processus discontinus, non-linéaires au comportement parfois aléatoire ou chaotique. Ces propriétés accentuent les difficultés auxquelles se heurtent l'étude du court terme. Travailler sur des dimensions spatiales et temporelles à plus grande échelle permet d'espérer une structuration des processus dans le temps et l'espace, filtrant ainsi la variabilité haute-fréquence. Cette capacité du vivant à filtrer la variabilité à court terme, son inertie, la possibilité d'émergence de propriétés propres à un système n'existant pas quand on le décompose en de multiples composantes, sont les facteurs nous ayant conduit à orienter ce travail vers la variabilité à moyen terme.

LES UPWELLINGS : LE CADRE PHYSIQUE DES PECHERIES PELAGIQUES EN AFRIQUE DE L'OUEST

INTRODUCTION

En Afrique de l'Ouest, les ressources pélagiques côtières les plus importantes ont une caractéristique commune, elles sont situées dans des zones d'upwelling. Les upwellings constituent la principale source d'enrichissement des écosystèmes côtiers ouest-africains (fig. 1.1), mise à part la zone comprise entre la Guinée et le Libéria où les apports par les fleuves interviennent de façon significative dans le cycle saisonnier de la production (Bainbridge, 1960; Binet, 1983; Longhurst, 1983, Longhurst et Pauly, 1987).

De nombreuses synthèses régionales présentant les caractéristiques physiques, chimiques et les traits majeurs de la production primaire ou secondaire des upwellings ouest-africains existent dans la littérature (Rossignol et Aboussouan, 1965; Rébert, 1983; Mittelstaed, 1983; Gouriou, 1988; Binet, 1988; Binet, à paraître). L'objet de ce chapitre ne sera pas de présenter à nouveau une telle synthèse mais plutôt de mettre en évidence quelques caractéristiques importantes des upwellings et quelques résultats originaux présentant un intérêt pour explorer l'impact du milieu sur les ressources et leur exploitation.

Définir les traits caractéristiques d'un upwelling sera le premier point que nous aborderons. A cette fin, le modèle d'Ekman sera brièvement rappelé en vue d'introduire la paramétrisation de l'activité d'un upwelling à l'aide du transport d'Ekman, telle qu'elle a été proposée par Bakun (1973). L'effet de la latitude sur l'intensité des résurgences sera également souligné. Quelques exemples permettront ensuite d'illustrer les effets de particularités locales en Afrique de l'Ouest telles que l'origine des masses d'eaux résurgentes, l'orientation du talus continental ou de la direction du vent. Enfin, l'évolution depuis les années soixante des upwellings côtiers d'Afrique de l'Ouest sera évaluée à partir des observations réalisées par les bateaux marchands.

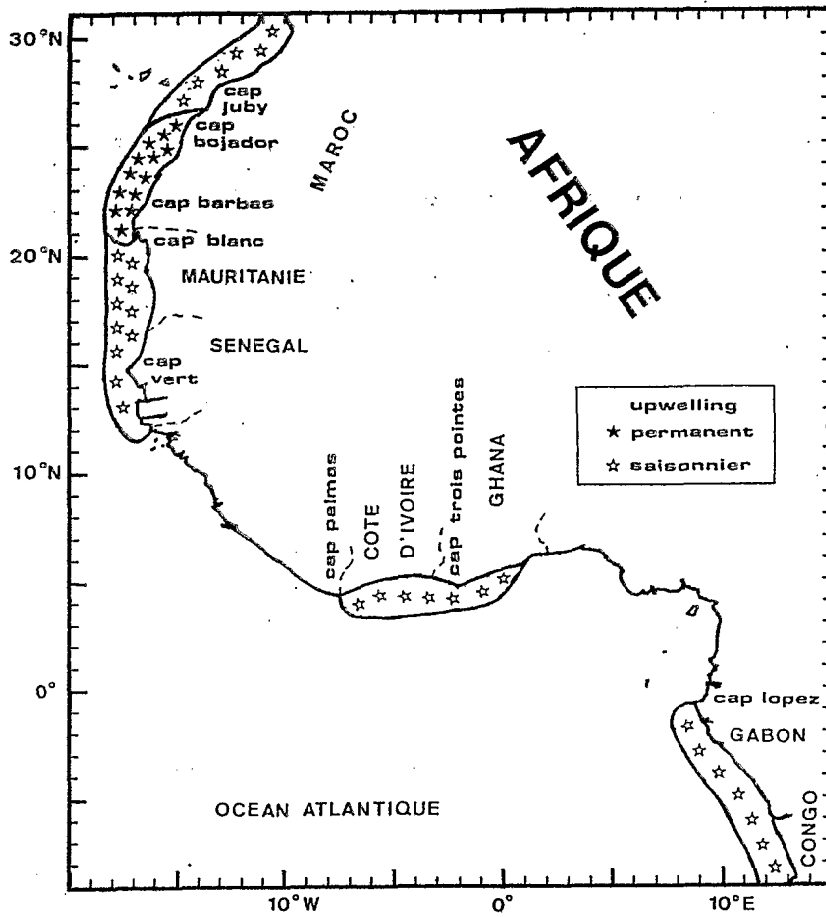


Figure 1.1 : Carte d'Afrique de l'Ouest et localisation des principaux upwellings côtiers.

1.1-QU'EST CE QU'UN UPWELLING ?

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 (fig. 1.2). La manifestation la plus évidente d'un upwelling côtier est la formation d'un gradient de température entre la côte et le large, les eaux issues de la résurgence étant plus froides que les eaux de surface adjacentes (fig. 1.3). Cette caractéristique a permis à Wooster *et al.* (1976) de localiser les principales zones d'upwelling entre 10°N et 40°N à partir des différences de température mesurées entre la côte et le large.

Un upwelling apporte dans la couche euphotique des éléments minéraux originaires des couches sub-superficielles. De fortes concentrations d'éléments minéraux "nouveaux" en surface sont également une des caractéristiques des upwellings côtiers (fig. 1.4). Cet apport d'éléments nutritifs dans la couche homogène va permettre de développer et de maintenir une forte production biologique dans la zone côtière. Ce potentiel productif est beaucoup plus important que celui existant dans les zones océaniques où la plus grande part des apports en sels minéraux provient de la régénération de la matière organique.

Un upwelling crée des structures physiques, chimiques et biologiques originales qui diffèrent de celles rencontrées habituellement dans les zones océaniques du large ou dans les écosystèmes tempérés (Barber et Smith, 1981; Cushing, 1989). Les processus qui se développent à l'intérieur de ces structures, notamment grâce à l'apport de sels minéraux, sont à l'origine de la forte productivité biologique enregistrée dans les upwellings.

1.1.1-Le modèle d'Ekman

Le moteur des upwellings côtiers est en général le vent, c'est le cas des upwellings rencontrés le long des côtes ouest-africaines, du Maroc au Sénégal, où les alizés soufflent dans une direction sensiblement parallèle à la côte (Wooster *et al.*, 1976). Le vent met en mouvement les couches superficielles de l'océan qui sont alors déviées par la force de Coriolis, le transport résultant au sein de la masse d'eau est orienté non pas dans la direction du vent mais est dévié vers la droite (gauche) dans l'hémisphère Nord (Sud). La couche superficielle soumise à l'action du vent est appelée couche d'Ekman du nom de V.W. Ekman qui le premier a développé les bases de la théorie décrivant l'effet du vent sur les courants (Ekman, 1905). L'épaisseur moyenne de la couche d'Ekman est de l'ordre de quelques dizaines de mètres. Le transport d'Ekman est défini comme étant la masse d'eau se déplaçant, à

l'intérieur de la couche d'Ekman, sous l'action du vent. Dans l'hémisphère nord, un vent qui souffle du pôle vers l'équateur le long d'une côte orientée Nord-Sud va entraîner un déplacement vers le large (pour une côte située sur le bord Est d'un océan) de la masse d'eau comprise entre la surface et le bas de la couche d'Ekman. Un flux vertical le long du talus continental va permettre de compenser le déséquilibre à la côte (fig. 1.2):

Cette modélisation, très simplifiée, de la physique des upwellings est évidemment inapte à rendre compte de la complexité des structures rencontrées dans la nature. Elle néglige de nombreux paramètres comme la topographie de la côte, du fond, l'advection horizontale, la stratification verticale. Cependant il nous a semblé intéressant de la rappeler ici car elle permet de rendre compte de deux des principaux éléments qui caractérisent un upwelling :

- un mouvement ascendant le long du talus continental qui est la source des apports en éléments minéraux;
- une dérive vers le large de la couche superficielle dans laquelle les phases successives de la production vont se développer.

Ce modèle permet, à partir du vent, d'estimer l'intensité de la résurgence dans un upwelling. En effet, le transport d'Ekman donne une bonne estimation du transport des masses d'eau par le vent (Smith, 1968) et sa composante normale à la côte est un indice de la quantité d'eau résurgente (Bakun, 1973; Smith, 1981). Ce paramètre peut être considéré comme un indice de l'Intensité d'un Upwelling Côtier (IUC), il est calculé à partir de l'équation donnant le transport d'Ekman (Ekman, 1905) dans laquelle la vitesse du vent est remplacée par sa composante parallèle à la côte :

$$(1) \quad IUC = \frac{\rho \cdot Cd \cdot V^2}{2 \cdot \Omega \cdot \sin(\psi)}$$

ρ = densité de l'air

Cd = coefficient de rugosité à l'interface air-mer

V^2 = composante du vent parallèle à la côte au carré

Ω = vitesse angulaire de rotation de la terre

ψ = latitude

A partir de données de vent (stations météorologiques côtières, données bateaux marchands, vent géostrophique déduit de champs de pression), cet indice permet de calculer des chronologies de l'intensité d'un upwelling (Bakun 1973, 1987; Arfi 1985; Teisson 1982, Mendo *et al.* 1987).

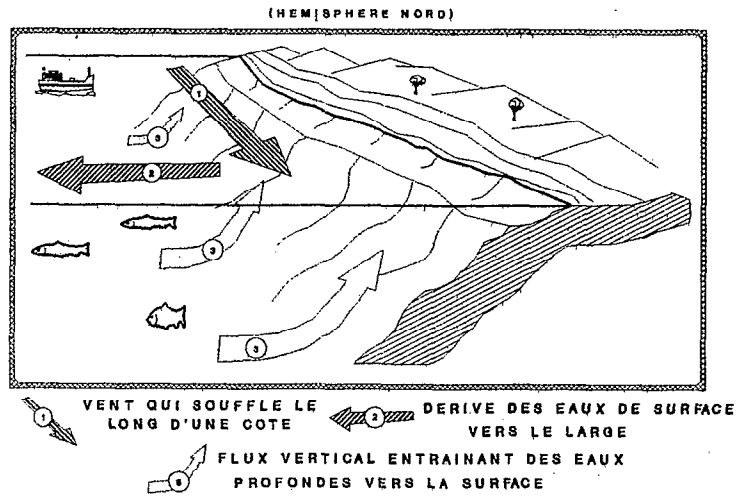


Figure 1.2 : Schéma simplifié d'un upwelling (d'après Bakun, 1989).

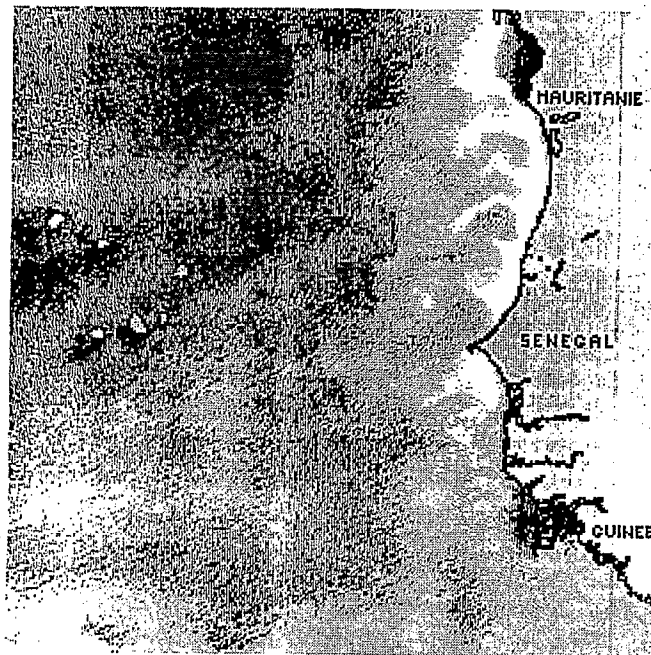


Figure 1.3 : Image thermique infra-rouge (satellite METEOSAT) du Cap-Blanc au sud de la Guinée. Les eaux froides côtières sont en blanc et un dégradé de gris traduit le gradient thermique côte-large (image du 8/05/1990, CRODT-UTIS).

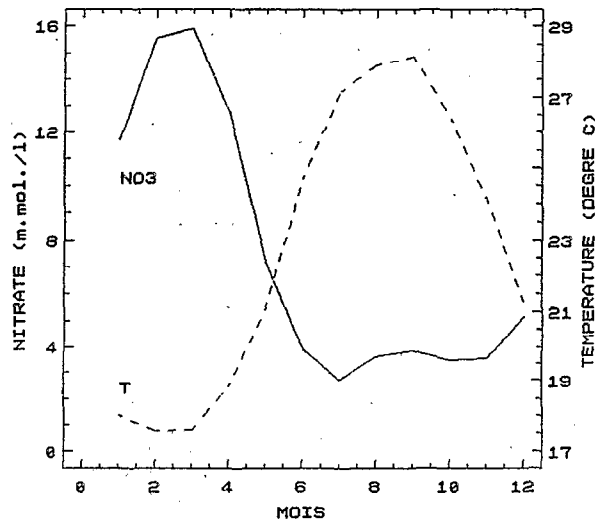


Figure 1.4 : Evolution saisonnière de la température de surface ($^{\circ}\text{C}$) et des teneurs en nitrate ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) à la station côtière de Yoff (Sénégal) (d'après Oudot et Roy, à paraître). Aux faibles températures enregistrées pendant l'upwelling correspondent des teneurs en nitrate atteignant $20 \mu\text{.mol.l}^{-1}$.

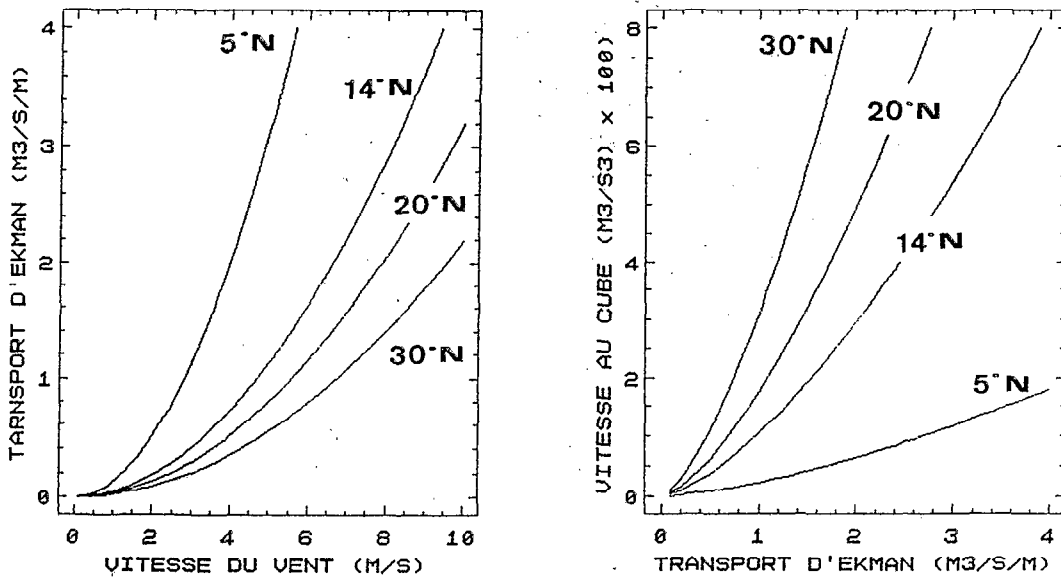


Figure 1.5 : Relation théorique, à différentes latitudes, entre:
a-la vitesse du vent et le transport d'Ekman.
b-le transport d'Ekman et le cube de la vitesse du vent

1.1.2-L'effet de la latitude

L'IUC varie en fonction du carré de la vitesse du vent. Cet indice est également inversement proportionnel au sinus de la latitude (équation 1). Pour une vitesse de vent identique, l'intensité d'un upwelling ne sera pas la même aux basses latitudes qu'aux latitudes élevées. On note ainsi (fig. 1.5) qu'à un vent de $4,0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ correspond, au Maroc (30°N), un IUC de l'ordre de $0,4 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$; par contre en Côte d'Ivoire (5°N) cet indice atteint $2,4 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$ avec un vent identique, soit une valeur six fois supérieure. La vitesse du vent n'est donc pas un indice suffisant pour comparer l'intensité de deux upwellings géographiquement éloignés en latitude. Cette figure suggère également qu'une fluctuation de la vitesse du vent de même amplitude, va engendrer une variabilité plus importante d'un upwelling aux basses latitudes qu'aux latitudes élevées.

Une autre propriété intéressante, déduite de la relation précédente, est à souligner : la variation suivant la latitude de la relation entre l'intensité d'un upwelling et le brassage par le vent. L'énergie transmise par le vent à la surface de l'océan engendre des turbulences au sein des couches superficielles. Cette énergie est estimée à partir du cube de la vitesse du vent (Niiler et Kraus, 1977; Elsbery et Garwood, 1978). Pour des intensités d'upwelling équivalentes, le brassage par le vent sera plus important (un vent plus fort étant nécessaire) aux hautes latitudes qu'aux basses latitudes (fig. 1.5). Les conséquences écologiques de cette propriété seront envisagées aux chapitres suivants.

1.1.3-La circulation dans un upwelling : une structure à trois dimensions

Les profils verticaux de courants dans les principales régions d'upwellings montrent que les structures rencontrées sont assez proches du schéma d'Ekman (Barber et Smith, 1981; Smith, 1981). En surface, la couche d'eau superficielle est soumise à l'action du vent; quand la profondeur s'accroît, le flux est dévié vers la droite dans l'hémisphère nord. Sous cette couche superficielle contrôlée par le vent, un flux de compensation entraîne des masses d'eaux sub-superficielles vers la source de l'upwelling (fig. 1.6).

La permanence d'un sous-courant s'écoulant en sens inverse du vent vers les pôles est également un trait commun à l'ensemble des upwellings mondiaux (fig. 1.6) (Smith, 1968). La profondeur de ce sous-courant varie d'une région à l'autre. On le rencontre vers 100m de profondeur au Sénégal et vers 300m au nord du Cap Blanc (Rébert, 1983; Mittelstaedt, 1983). Dans les régions où ce sous-courant est proche de la surface, il constitue la source des eaux résurgentes (Mittelstaedt, 1983; Brink, 1983). L'existence d'une circulation à deux couches s'écoulant dans des directions opposées (vers le large et le sud en surface, vers la côte et le pôle en

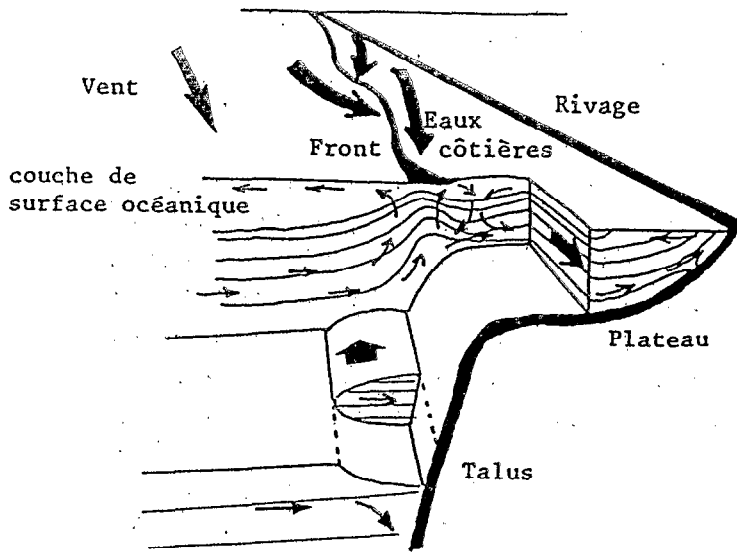


Figure 1.6 : Schéma tridimensionnel simplifié de la circulation dans un upwelling côtier (d'après Smith, 1968).

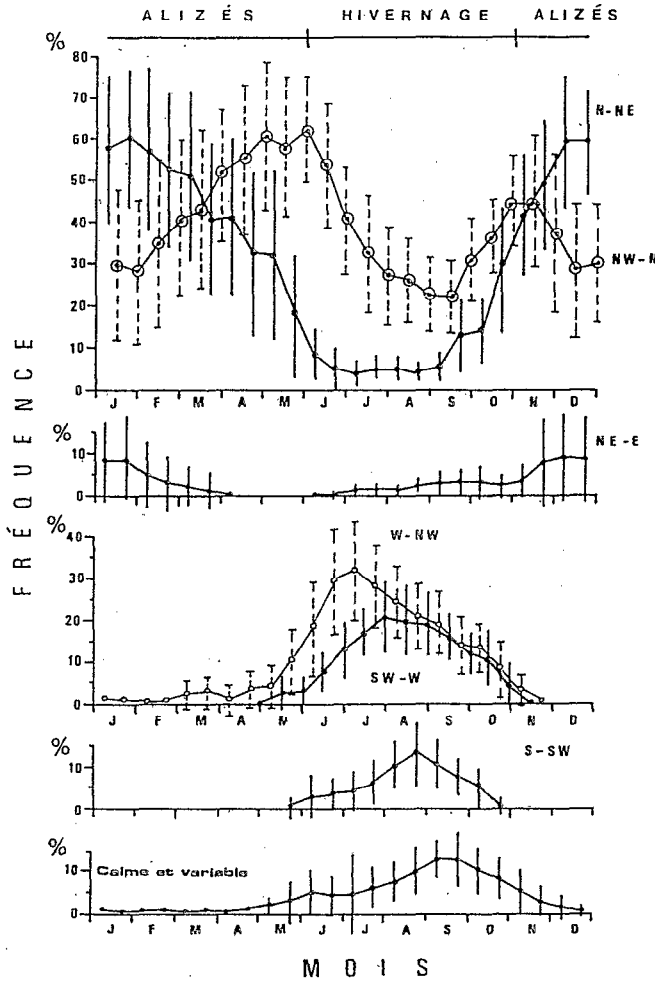


Figure 1.7 : Cycle annuel moyen par quinzaine et écart-type des fréquences des vents par secteur, d'après les observations de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).

subsurface) et les échanges entre ces deux couches sous la forme de mélange ou de migration des organismes, permettent le recyclage à la fois des sels nutritifs et du phytoplancton à l'intérieur de la zone côtière. Les conséquences de ce recyclage sur la production sont particulièrement importantes en Côte d'Ivoire et dans l'upwelling sénégal-mauritanien (Binet, 1988).

Les images satellites illustrent la complexité des structures spatiales dans un upwelling (Koblinsky *et al.*, 1984; Simpson *et al.*, 1986). La limite entre les eaux froides résurgentes et les eaux du large n'est pas constituée par un front rectiligne. De multiples tourbillons constituent autant de structures distinctes qui évoluent dans le temps et dans l'espace (fig. 1.3). Ces zones frontales, enchevêtrées, où la rétention de lentilles d'eaux froides à proximité d'eaux plus chaudes produit des structures complexes et hétérogènes, favorisent le développement de la production biologique (Haury, 1984). Ces structures physiques peuvent également être un lieu de piégeage des particules ou des organismes présents au sein de la masse d'eau (Haury *et al.*, 1986). Peu d'études, mises à part celles réalisées devant la Californie, ont abordées la dynamique physique, chimique et biologique de ces structures, on peut néanmoins penser qu'elles constituent un des éléments majeurs d'un écosystème d'upwelling (Simpson *et al.*, 1984).

1.1.4-L'orientation du vent par rapport au plateau continental : l'exemple du Sénégal

L'intensité d'une résurgence est fonction de la composante du vent parallèle à la côte et donc de l'orientation du champ de vent. Cette orientation peut se modifier d'une région à l'autre mais aussi au cours du temps dans une même région. L'exemple du Sénégal va permettre d'en illustrer les effets.

Le long des côtes sénégalaises, la saison des alizés, vents de secteur N-NE à NW-N favorables au développement de l'upwelling, s'étend du mois de décembre au mois de mai (fig. 1.7). La presqu'île du Cap-Vert sépare le domaine maritime sénégalais en deux zones aux caractéristiques topographiques bien distinctes. Au nord de la presqu'île, le plateau continental est étroit et orienté N-NE. Au sud, le plateau continental s'élargit, le talus est situé entre 10 et 30 milles des côtes et est orienté N puis NW-N. Le champ de vent étant considéré comme homogène, l'intensité de l'upwelling sera différente de part et d'autre de la péninsule du Cap-Vert. Les modifications de la direction du vent au cours de la saison d'upwelling vont également créer des fluctuations temporelles, favorisant le développement de la résurgence tantôt au nord, tantôt au sud de la péninsule.

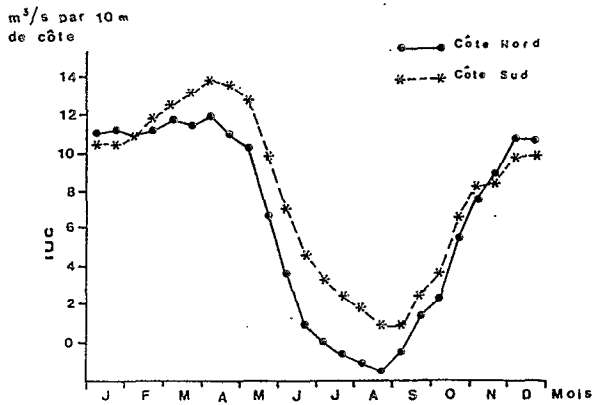


Figure 1.8 : Cycle annuel moyen par quinzaine de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$), au nord et au sud de la presqu'île du Cap-Vert, d'après les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).

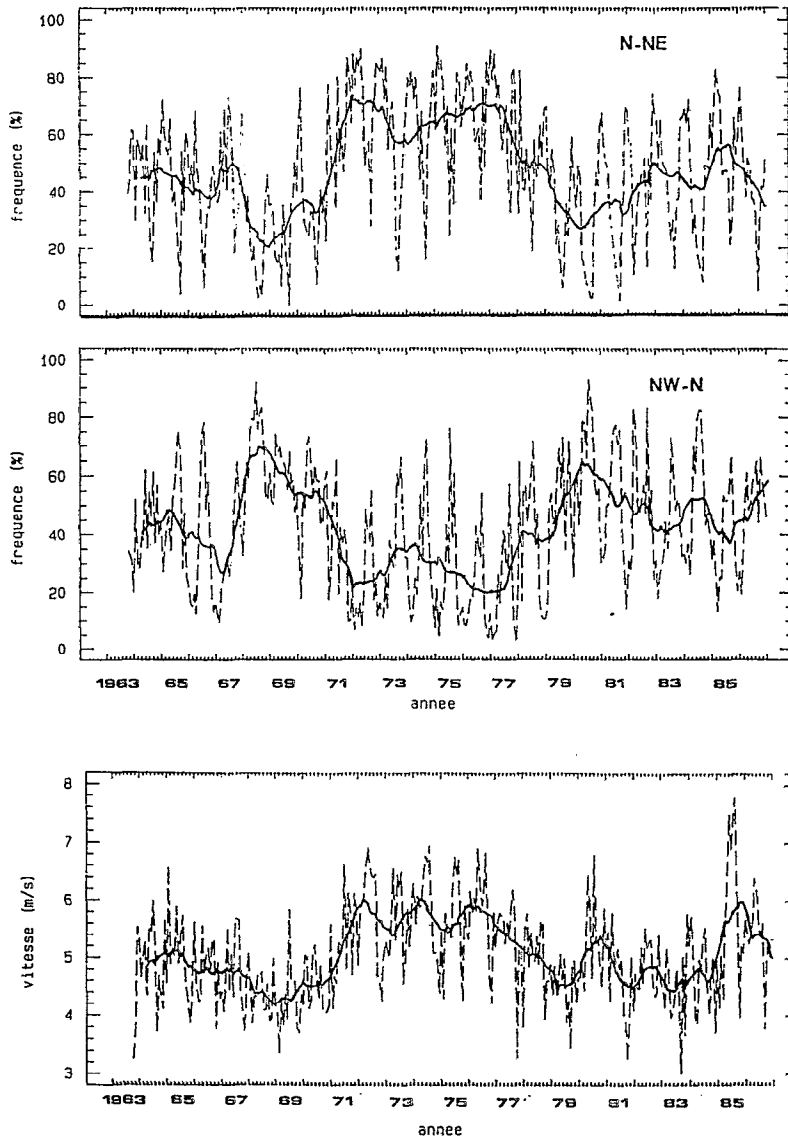


Figure 1.9 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) et fréquences (%) des vents de secteur N-NE et NW-N par quinzaine en saison d'alizés (trait pointillé) et tendance (trait plein) à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).

Les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar Yoff ont permis de montrer que (Roy, 1989) :

-au début de la saison d'alizés, les alizés continentaux (secteur N-NE) sont dominants, pour ensuite s'orienter dans le secteur NW-N (fig. 1.7). L'intensité de l'upwelling est comparable de part et d'autre de la péninsule jusqu'à la fin février (fig. 1.8). A partir du mois de mars, la rotation du vent est accompagnée d'un accroissement de la vitesse. L'upwelling au nord de la presqu'île reste stable, par contre la résurgence s'intensifie au sud du Cap-Vert (fig. 1.8), atténuant le gradient thermique de part et d'autre de la péninsule. Ceci est confirmé par les champs thermiques mesurés par le satellite METEOSAT (Demarcq, comm. pers.). L'affaiblissement progressif des alizés à partir du mois de mai entraîne une chute de l'activité de l'upwelling dans les deux zones mais avec une décroissance précoce au nord (fig. 1.8);

-concernant la variabilité inter-annuelle, la période 1963-1985 est marquée par l'alternance de périodes de faible et de forte activité des alizés qui s'est accompagnée d'une modification synchrone de l'orientation du vent (fig. 1.9). En période d'alizés forts, la direction prédominante des alizés étant N-NE, l'intensité de l'upwelling sénégalais est alors comparable de part et d'autre du Cap-Vert (fig. 1.10). En période d'alizés faibles, les alizés s'orientent de façon prépondérante au N-NW, l'activité de l'upwelling est alors plus importante au sud de la péninsule (fig. 1.10).

Les campagnes océanographiques du programme CIRSEN réalisées en février 1986 et mars 1987 illustrent l'effet des fluctuations de la direction du vent sur les apports en sels minéraux. En février 1986, des vents forts ($5,1 \text{ m.s}^{-1}$) de secteur N-NE (63% des observations) sont établis. La campagne de mars 1987 est précédée d'une chute de la vitesse du vent ($4,2 \text{ m.s}^{-1}$) accompagnée d'une rotation vers le secteur NW-N (67% des observations). Les teneurs en phosphate de la couche superficielle le long de deux radiales situées l'une au nord, l'autre au sud de la péninsule montrent une disparité entre les deux campagnes (fig. 1.11). En février 1986, la distribution en surface des sels nutritifs est comparable dans les deux régions; en 1987 par contre, les concentrations en phosphate sont plus importantes au sud de la presqu'île qu'au nord. Ceci est en parfait accord avec les résultats précédents qui montraient une atténuation de l'activité de l'upwelling au nord du Cap-Vert en présence de vent de secteur NW-N.

Les fluctuations de la vitesse et de la direction du vent entraînent des modifications non négligeables de l'activité d'un upwelling au cours du temps, des disparités importantes apparaissent également d'une région à l'autre suivant la topographie de la côte. Il en résulte des modifications des apports en sels nutritifs qui ne peuvent que se répercuter sur les premiers maillons de la chaîne trophique.

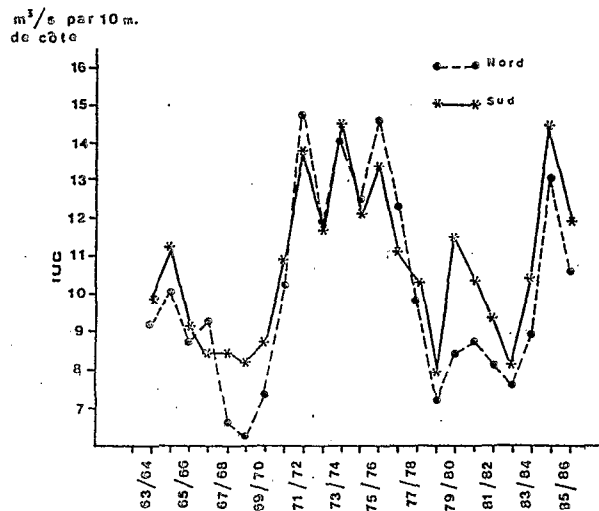


Figure 1.10 : Evolution entre 1963 et 1986 de l'IUC ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}.\text{m}^{-1}$) en saison froide au nord (trait pointillé) et au sud (trait plein) de la presqu'île du Cap-Vert, d'après les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff.

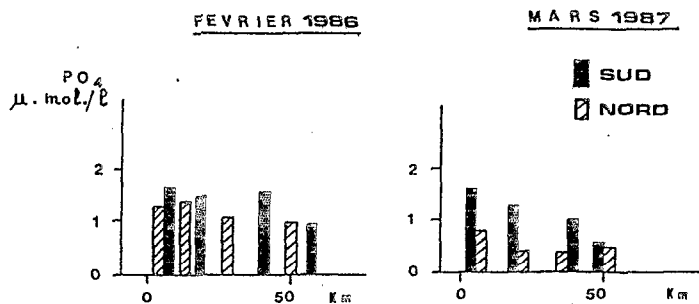


Figure 1.11 : Distribution en surface le long de deux radiales situées de part et d'autre de la presqu'île du Cap-Vert des teneurs en phosphate ($\mu.\text{mol}.\text{l}^{-1}$) en février 1986 et mars 1987 (campagnes CIRSEN, CRODT).

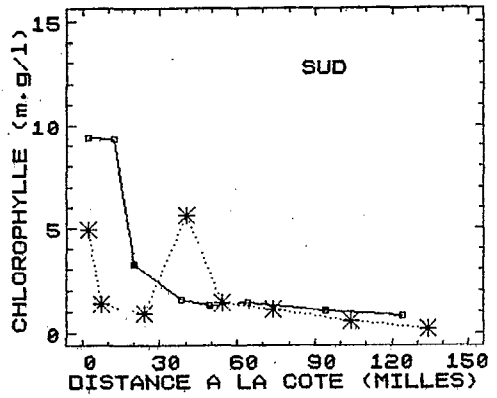
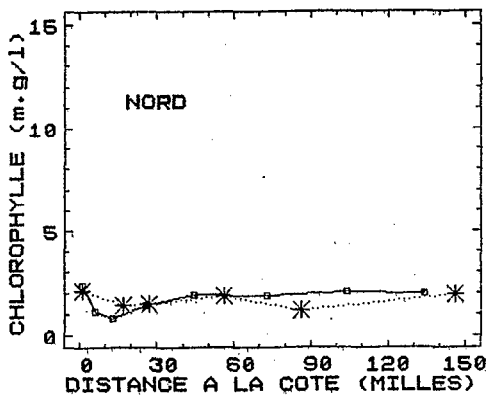
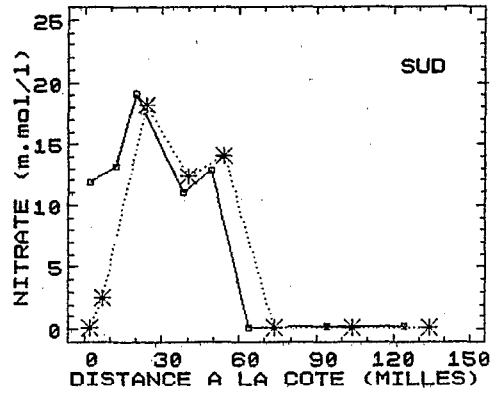
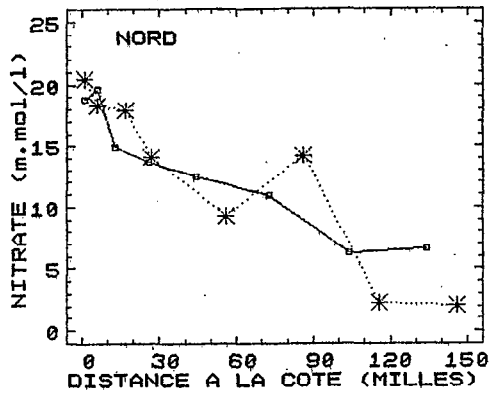
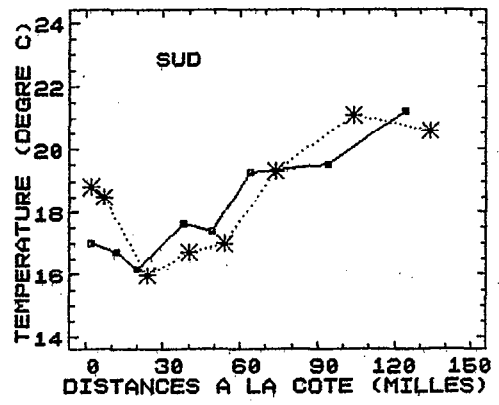
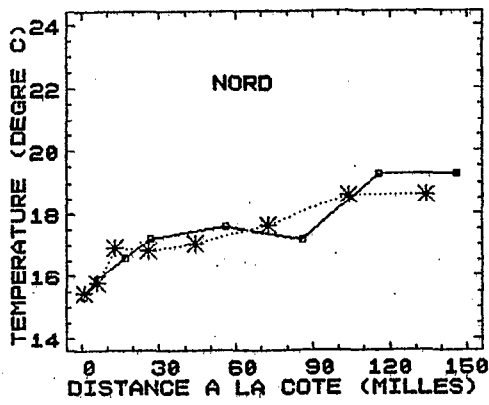


Figure 1.12 : Distribution le long de différentes radiales situées au nord et au sud du Cap-Vert, de la température ($^{\circ}\text{C}$), des nitrates ($\mu\text{.mol.l}^{-1}$) et de la chlorophylle ($\mu\text{.g.l}^{-1}$) en février 1986, (campagnes CIRSEN, CRODT).

1.1.5-Largeur du plateau continental

La structure spatiale d'un upwelling est déterminée par ses composantes physiques : intensité et direction du champ de vent, topographie du plateau continental, latitude. De la largeur et de la pente du plateau continental, dépend le type de circulation rencontré. Un plateau étroit donne lieu à une seule cellule de remontée située près du rivage, un plateau large permet le développement de deux cellules de circulation, l'une située aux accores du talus et une seconde isolée sur le plateau continental (Brink, 1983; Jacques et Tréguer, 1986). Bien que certains auteurs, n'ayant jamais rencontré de structures à doubles cellules, aient mis en doute l'existence de ce schéma (Halpern, 1976), de nombreux faits (accumulation de détritiques au dessus du talus, etc) semblent attester de son existence (Holloday et O'Brien, 1975; Stevenson *et al*, 1974).

Les données récoltées lors du programme CIRSEN du CRODT (Roy, à paraître; Roy et Oudot, à paraître; Gning *et al*, à paraître) mettent en évidence les effets de ces deux types de structures sur la distribution de paramètres physico-chimiques et biologiques. En février 1986, au nord de la presqu'île du Cap-Vert, les températures les plus faibles sont observées à la station la plus proche de la côte (fig. 1.12). Au sud de la presqu'île, le minimum thermique est rencontré non pas à la côte mais à l'aplomb du talus continental situé à environ 15 ou 20 milles du rivage suivant les radiales (fig. 1.12). La distribution des nitrates répond également à ce schéma. Au nord les teneurs en nitrates les plus importantes sont à la côte. Au sud, elles se situent aux accores du plateau (fig. 1.12). Les implications biologiques de telles structures sont illustrées par la distribution de la biomasse phytoplanctonique (fig. 1.12). Contrairement à la situation observée sur la côte nord où la biomasse phytoplanctonique, estimée à partir des teneurs en chlorophylle, ne dépasse pas $2,0 \mu\text{g.l}^{-1}$ et est homogène jusqu'à 150 milles de la côte, sur la côte sud on observe un maximum de biomasse ($> 9,0 \mu\text{g.l}^{-1}$) dans la bordure littorale accompagné d'un second pic au niveau du talus (fig. 1.12). Une telle structure traduit l'existence d'une cellule de circulation située au-dessus du plateau continental et isolée par une zone frontale des eaux océaniques, permettant ainsi le développement du phytoplancton dans la zone côtière. Cette structure augmente le temps de résidence de la biomasse phytoplanctonique à proximité de la côte; elle évite également la dispersion, par l'advection, de ces organismes vers le large. Elle permet sans doute un meilleur couplage des productions primaire et secondaire au-dessus du plateau (Binet, 1988). D'autres faits illustrant les implications biologiques de ces structures, comme la présence de nurseries, seront cités par la suite.

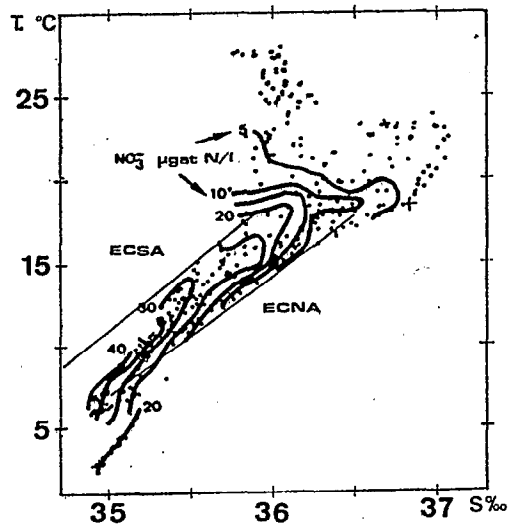


Figure 1.13 : Diagramme T/S montrant la variation de concentration en nitrate entre ECSA et ECNA, (d'après Minas *et al.*, 1982).

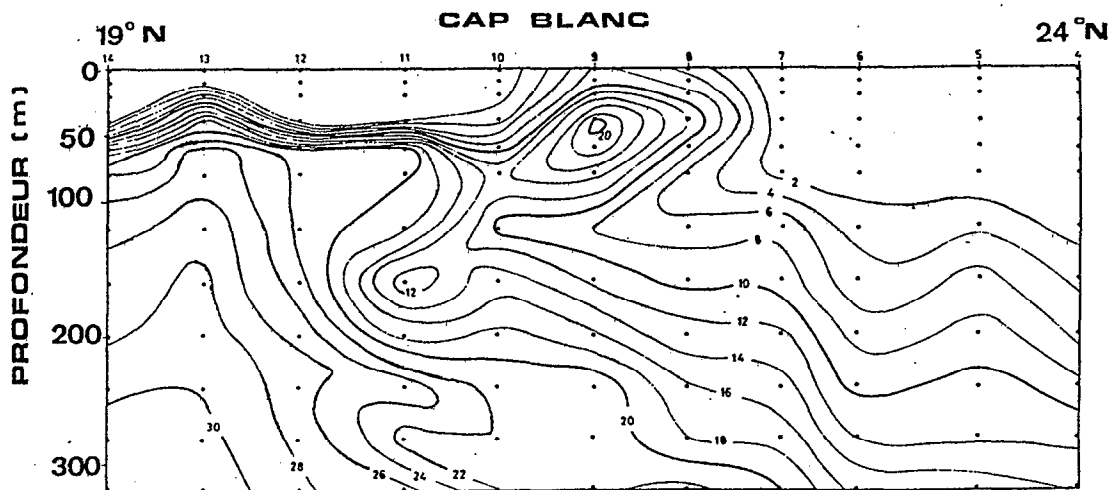


Figure 1.14 : Coupe verticale le long de la côte entre 19°N et 24°N montrant la distribution en nitrate et nitrite (μ .mol.l⁻¹) (d'après Llinas *et al.*, 1985).

1.1.6-Composition et origine des masses d'eaux résurgentes

Une littérature abondante a été publiée sur la composition et l'origine des eaux résurgentes dans les différents upwellings ouest-africains (Fraga, 1974; Manriquez et Fraga, 1982; Barton, 1982; Fraga *et al.*, 1985). Au sud du Cap Blanc (20°N), elles sont constituées en majeure partie par les Eaux Centrales Sud Atlantique (ECSA), moins salées mais dont la teneur en sels minéraux est plus forte que celles des Eaux Centrales Nord Atlantique (ECNA) rencontrées au nord (fig. 1.13). La zone du Cap-Blanc est une zone frontière où la composition des masses d'eaux est tantôt dominée par des ECSA ou par des ECNA (Barton, 1985; Llinas *et al.*, 1985). Une coupe verticale, le long de la côte entre 19°N et 24°N, montre le gradient de nitrate existant entre les zones situées au sud du Cap Blanc, dont les eaux sont composées essentiellement d'ECSA, et celles situées au nord où la proportion d'ECNA est dominante (fig. 1.14).

Les apports de sels minéraux en surface sont tributaires non seulement de l'intensité de la résurgence mais également de l'origine des eaux rencontrées à la source des upwellings. Une modification de la composition des eaux de la résurgence peut entraîner une variation importante de la production des eaux superficielles (Jacques et Tréguer, 1986). La concentration en sels minéraux des eaux résurgentes au sud du Cap Blanc (ECSA) étant plus importante (rapport de 2 à 3) que celle des masses d'eaux rencontrées dans les upwellings sahariens ou marocains, on peut donc s'attendre à une productivité élevée de la zone sénégal-mauritanienne bien que l'intensité de la résurgence soit de plus faible amplitude qu'au nord (Voituriez et Herbland, 1982).

1.2-LES UPWELLINGS OUEST-AFRICAINS

Le régime éolien de la façade atlantique du continent africain entre 30°N et 10°N est dominé par des alizés de secteur nord-est à nord-ouest. Le régime saisonnier de ces alizés est le résultat du balancement de l'anticyclone des Açores et de la migration de la Zone Inter-Tropicale de Convergence (ZITC). Au cours de l'hiver boréal, la ZITC atteint sa position la plus méridionale, les alizés s'étendent entre 10°N et 28°N. 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 vents d'ouest chargés 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.

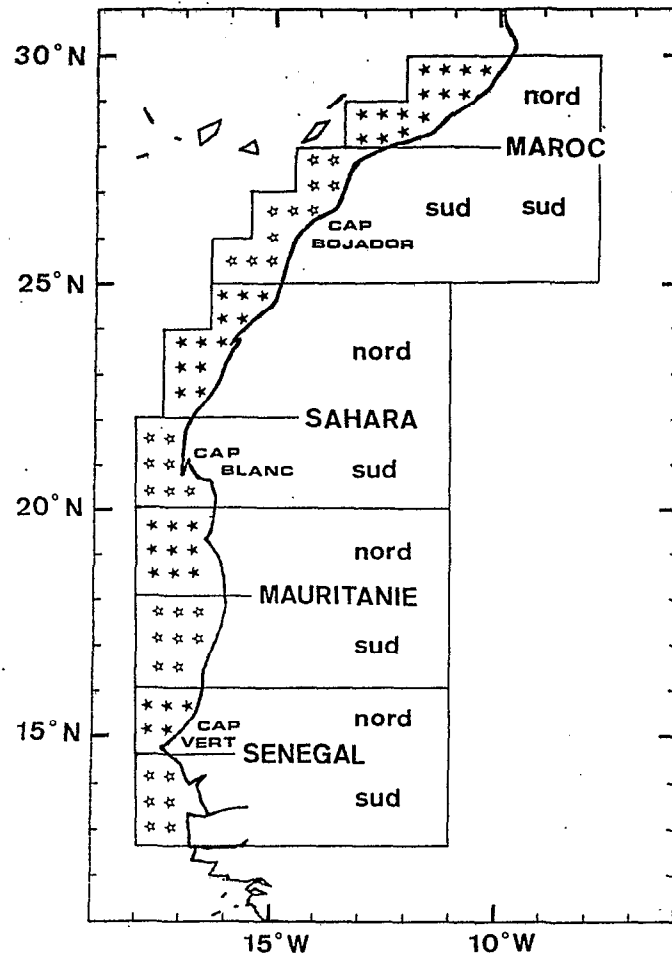


Figure 1.15 : Localisation des huit zones côtières pour lesquelles un IUC mensuel est calculé à partir des données des bateaux marchands de 1964 à 1988.

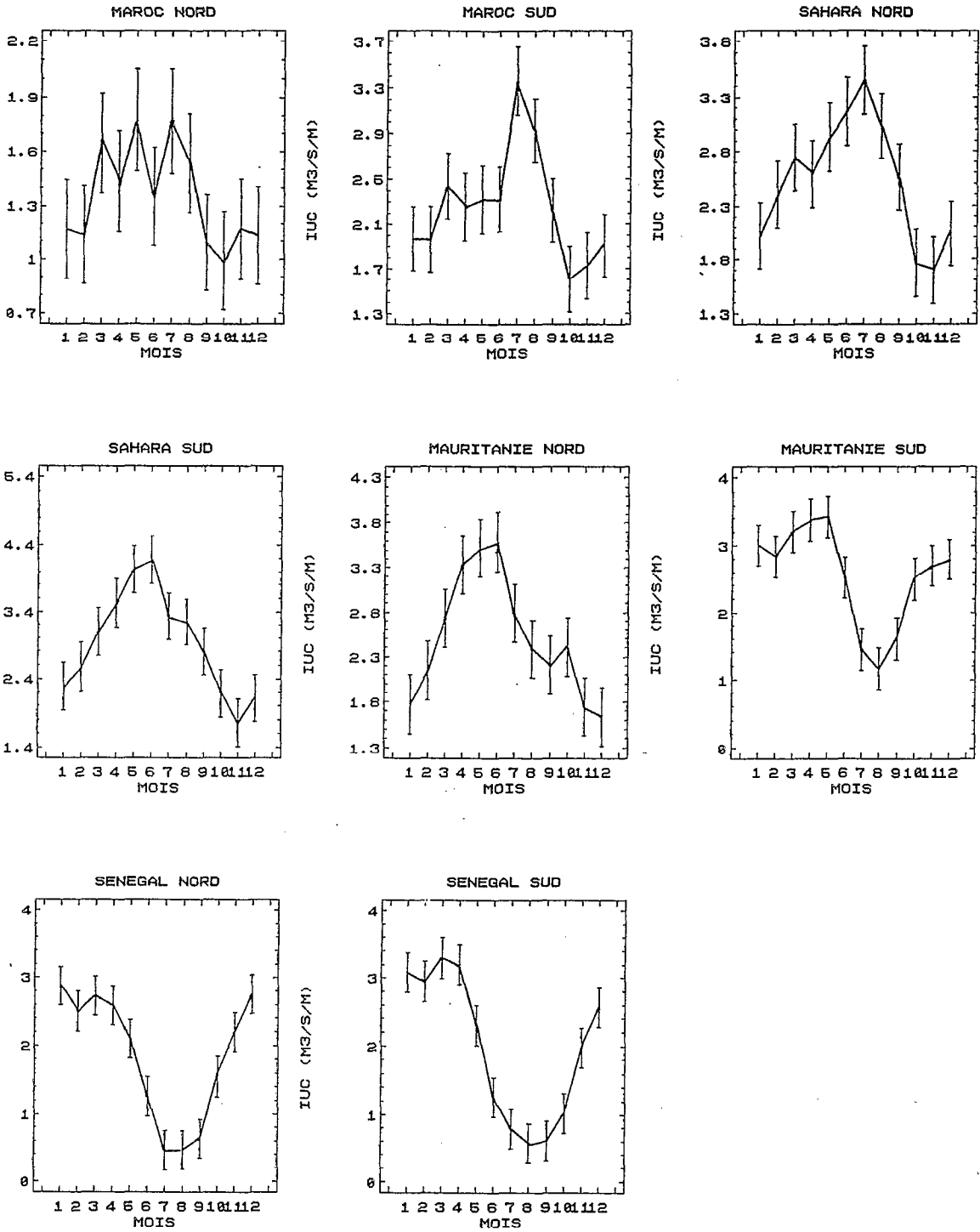


Figure 1.16 : Cycle annuel moyen et intervalle de confiance ($p > 0,05$) de l'IUC ($m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$) entre $12^{\circ}30'N$ et $30^{\circ}N$.

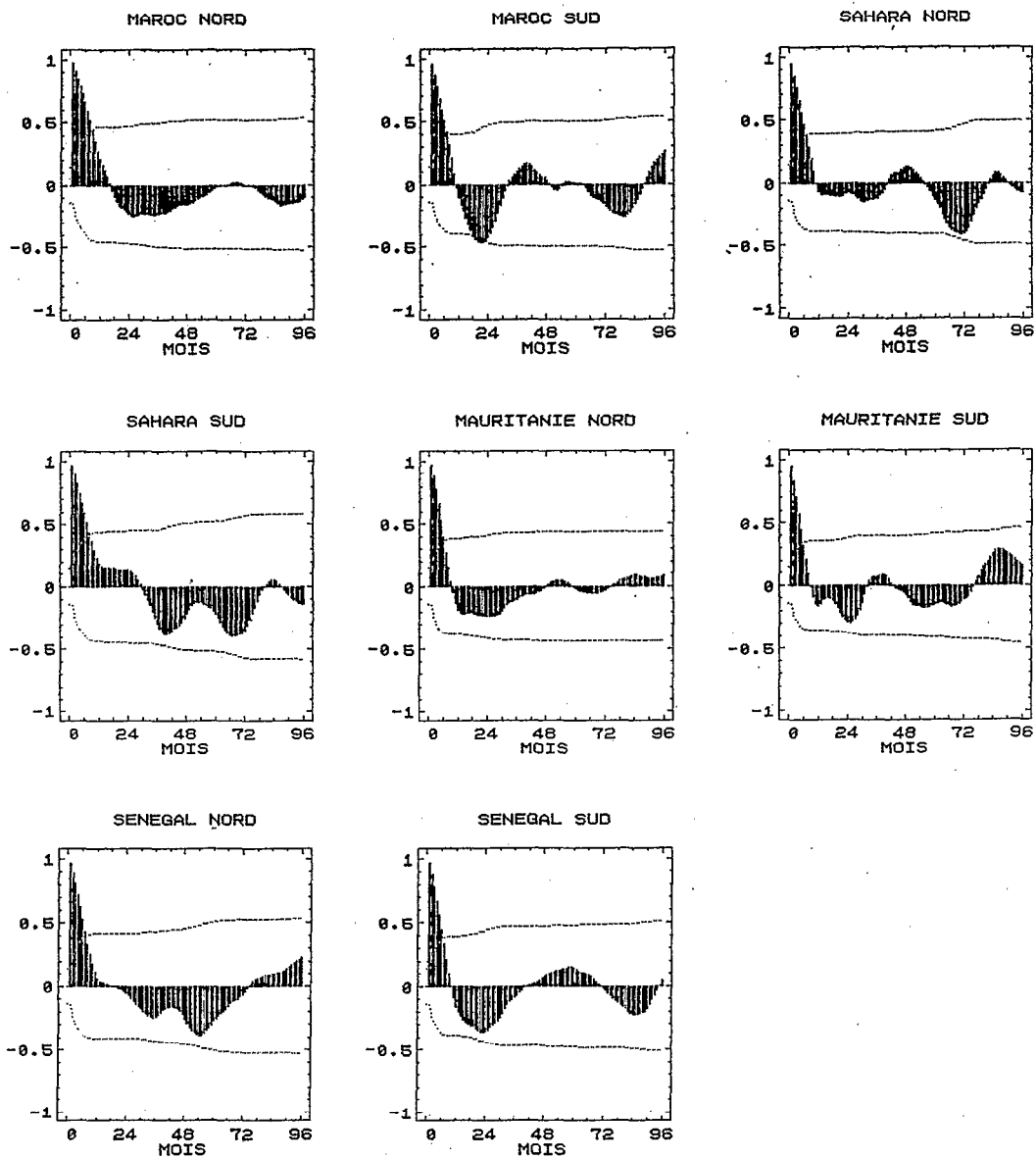


Figure 1.17 : Autocorrélations des séries mensuelles de l'IUC ($T < 96$ mois) entre $12^{\circ}30'N$ et $30^{\circ}N$.

1.2.1-Cycle saisonnier des upwellings ouest-africains entre 12°N et 30°N

Avant d'aborder la variabilité de l'intensité des résurgences ouest-africaines observée au cours des trois dernières décennies, le cycle saisonnier de ces upwellings est rappelé. Le littoral entre 12°N et 30°N a été découpé en huit zones couvrant une surface s'étendant sur deux ou trois degrés de latitude et de 60 à 100 milles vers le large (fig. 1.15 et tab. 1.1). En chacune des ces zones l'IUC est calculé à partir des observations de vent réalisées par les bateaux marchands, de 1964 à 1988 (cf. annexe).

Le cycle moyen mensuel des IUC confirme les résultats présentés par Wooster *et al.* (1976) à partir des différences de température entre la côte et le large (fig. 1.16 et tab. 1.1). Au nord de la zone centrée sur 26°30'N (Maroc nord), l'upwelling est saisonnier et se manifeste entre les mois de mars et août (IUC > 1,5 m³s⁻¹m⁻¹), c'est la période d'alizés de nord-est accompagnant la migration septentrionale de la Zone Inter-Tropicale de Convergence. Au sud de cette zone et jusqu'à 19°N (zones Maroc sud, Sahara nord, Sahara sud, Mauritanie nord), l'upwelling est quasi-permanent avec cependant un maximum d'activité au cours du printemps (Sahara sud et Mauritanie nord) ou de l'été boréal (Maroc sud et Sahara nord). Entre la zone centrée sur 17°N et jusqu'à 13°30'N (zones Mauritanie sud et Sénégal nord et sud), la résurgence se développe en hiver et au printemps où elle atteint son amplitude maximale. Les zones où les valeurs maximales d'IUC sont rencontrées (> 3,0 m³s⁻¹m⁻¹) correspondent également aux régions où l'upwelling est permanent (Sahara nord et sud, Mauritanie nord). Ces résultats sont synthétisés dans le tableau 1.1.

Les autocorrélations sur les séries d'IUC désaisonnalisées (cf. annexe) montrent que, en dehors du signal saisonnier et mise à part la région Maroc sud pour laquelle on note un coefficient significatif pour les lags situés autour de 20 mois, aucune des séries ne semble contenir de signal périodique (fig. 1.17). Les coefficients chutent rapidement à des valeurs inférieures à 0,4 pour les lags supérieurs à 10 mois et ne dépassent pas par la suite le seuil de signification (pour les lags inférieurs à 96 mois). Ceci suggère que, en dehors de la variabilité saisonnière, aucun cycle ne peut être identifié sur la période considérée. La périodicité (T = 40 mois) observée sur la série d'IUC de la région Maroc sud apparaît également sur la série de vitesse du vent, cependant cette périodicité ne correspond, à notre connaissance, à aucun signal déjà identifié.

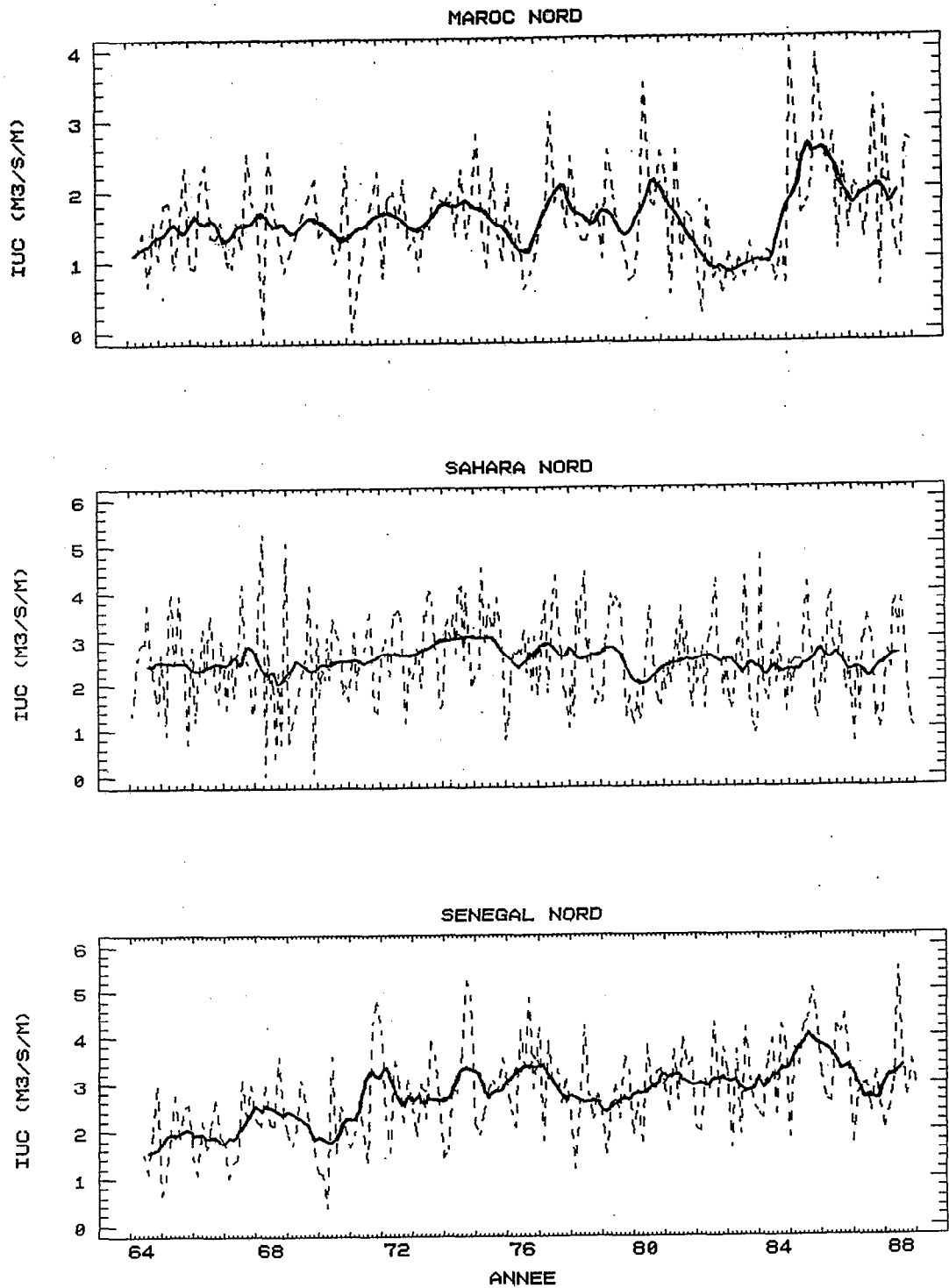


Figure 1.18 : Exemple de l'évolution entre 1964 et 1988 de l'IUC ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$) par mois (trait pointillé) et de sa variabilité interannuelle (série désaisonnalisée par une moyenne mobile, trait plein) pour les zones Maroc nord, Sahara nord et Sénégal nord.

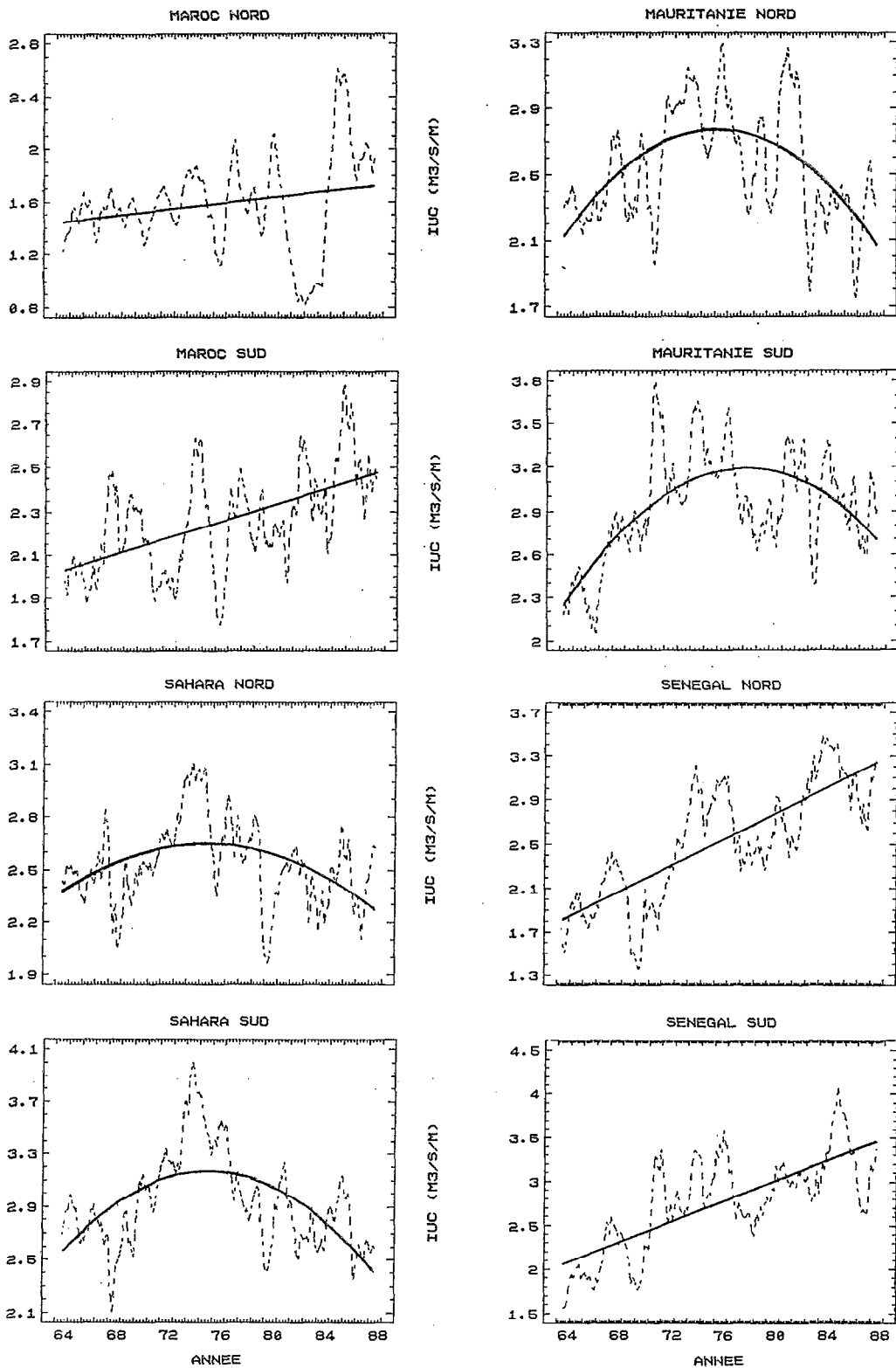


Figure 1.19 : Variabilité interannuelle de l'IUC ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$) (série désaisonnalisée par une moyenne mobile, trait pointillé) et tendance (ajustement par un polynôme de degré un ou deux, trait plein) de 1964 à 1988 entre $12^{\circ}30'N$ et $30^{\circ}N$.

1.2.2-Chronologie des upwellings ouest-africains de 1964 à 1988

Les séries mensuelles d'IUC permettent de mettre en évidence la variabilité interannuelle ainsi que l'existence d'éventuelles tendances sur le long terme. Pour les zones où l'upwelling est permanent, l'ensemble des séries a été pris en compte, dans celles où l'upwelling se manifeste de manière saisonnière, seule la période d'activité de la résurgence a été retenue (tab. 1.1).

Un lissage du signal saisonnier par une moyenne mobile (cf. annexe) met en évidence la variabilité interannuelle de l'activité de ces résurgences entre 1964 et 1988 (fig. 1.18). Entre 25°N et 12°N, chacune de ces séries montre une intensification relative des IUC au cours de la décennie soixante-dix. Cette intensification apparaît également sur les enregistrements des stations météorologiques côtières au Sénégal et en Mauritanie (Teisson, 1982; Arfi, 1985; Roy, 1989). Un ajustement des séries désaisonnalisées par un polynôme (degré 1 ou 2) met en évidence l'évolution de la tendance sur le long terme dans chacune des huit régions (fig. 1.19, tab. 1.2). Entre 25°N et 30°N (zone Maroc sud et nord), un accroissement continu de l'IUC est observé entre 1964 et 1988. Ces résultats concordent avec ceux de Bakun (1990) qui observe un accroissement de la tension du vent parallèle à la côte entre 1946 et 1981. De 16°N à 25°N, la tendance peut être décrite par un polynôme de degré deux; l'IUC après avoir atteint des valeurs maximales au cours de la décennie soixante-dix, décroît ensuite jusqu'à la fin des années quatre-vingt. Entre 12°N et 16°N, on observe un accroissement linéaire de l'IUC, depuis les années soixante.

L'existence de tendances différentes d'une zone à l'autre (linéaire au Sénégal et au nord de 28°N, en forme de dôme dans les autres zones) semble exclure l'hypothèse d'un artefact dû aux méthodes d'observation (type d'anémomètre, taille des bateaux, ...) car les mêmes bateaux traversent chacune des zones. La comparaison des données bateaux marchands avec celles des stations côtières des aéroports montre des points communs entre ces différentes séries : forte activité des upwellings dans les années soixante-dix suivie d'une période de plus faible activité pendant la décennie quatre-vingt (Teisson, 1982; Arfi, 1985; Roy, 1989). Il semble donc qu'on puisse accorder une certaine validité à ces résultats.

Bakun (1990) attribue à l'effet de serre (augmentation du CO₂ atmosphérique) ce renforcement des upwellings. Il serait le résultat d'une intensification du vent méridien dû à un accroissement du gradient de pression atmosphérique entre les zones de basses pressions continentales et les zones océaniques. Cette hypothèse ne permet cependant pas de rendre compte de l'évolution des IUC observée entre 16°N et 25°N depuis la fin des années quatre-vingt. Une analyse plus détaillée de la dynamique de la circulation atmosphérique serait nécessaire pour tenter de rendre compte de ces phénomènes.

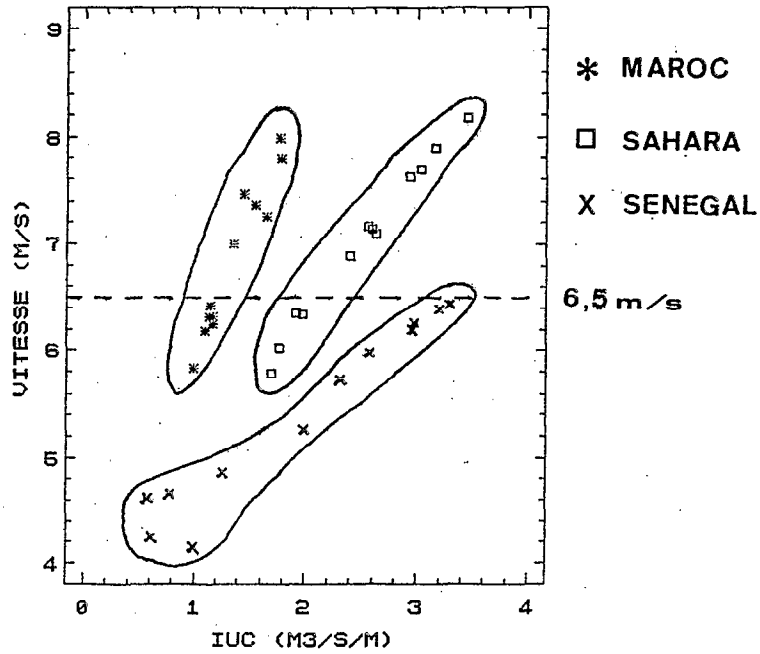


Figure 1.20 : Relation entre la vitesse moyenne du vent ($m.s^{-1}$) par mois et l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) mensuel pour les zones Maroc nord, Sahara nord, Sénégal sud (moyenne 1964-1988).

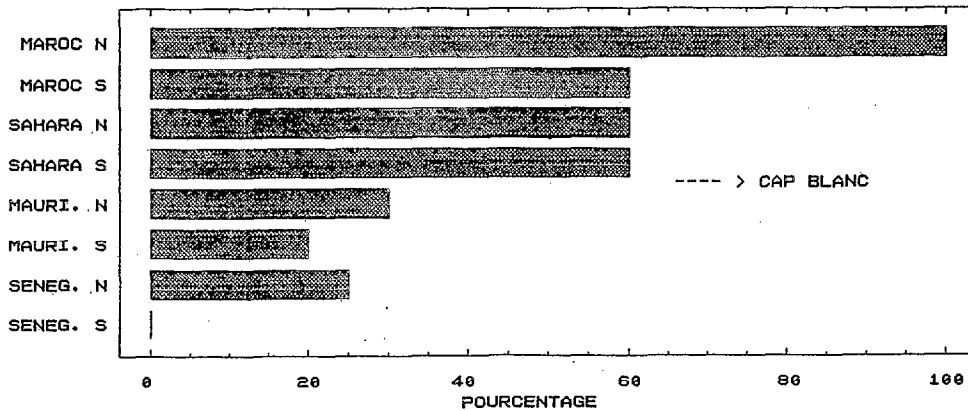


Figure 1.21 : Rapport, exprimé en %, entre le nombre de mois pendant lesquels la vitesse du vent est supérieure à $7 m.s^{-1}$ pendant la saison d'upwelling et la durée (exprimée en mois) de cet upwelling entre $12^{\circ}30'N$ et $30^{\circ}N$.

1.2.3-Vitesse du vent et intensité de l'upwelling : deux facteurs limitants

Le vent, s'il est à l'origine des résurgences, engendre également un brassage au sein des couches superficielles. Un milieu riche en éléments minéraux ne suffit pas pour atteindre une production élevée (Jacques et Tréguer, 1986), le brassage créé par le vent à l'intérieur de la masse d'eau est également un des facteurs limitant la production (Huntsman et Barber, 1977). Connaître l'évolution conjointe de l'indice d'upwelling et de la vitesse du vent peut donc s'avérer pertinent car suivant la latitude et l'orientation de la côte, des IUC semblables peuvent correspondre à des vitesses de vent différentes.

Les huit séries d'IUC calculées à partir des observations des bateaux marchands constituent une base de données intéressante, car homogène le long du littoral ouest-africain, pour examiner et comparer les relations entre intensité de l'upwelling et brassage par le vent. Trois zones ont été sélectionnées : Maroc nord, Sahara nord et Sénégal sud; chacune d'entre elles étant représentative d'un type d'upwelling particulier (saisonnier et vent faible au Sénégal, permanent au Sahara, saisonnier et vent fort au Maroc). Pour chacune des zones, le cycle moyen mensuel du vent et celui de l'IUC ont été calculés (tab. 1.3 et 1.4), l'évolution saisonnière du vent en fonction de l'IUC est présentée sur la figure 1.20.

Au Sénégal (zone Sénégal sud), l'intensité de l'IUC en saison d'upwelling se situe entre $2,0 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ et $3,2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ avec des vitesses de vent restant inférieures à $6,5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Par contre au Maroc (zone Maroc nord) pendant la période d'activité de la résurgence, bien que l'IUC ne dépasse pas $1,8 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$, la vitesse du vent se situe entre $7,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ et $8,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Au Sahara où l'upwelling est permanent, la vitesse du vent oscille entre $5,8$ et $8,2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$.

L'intervalle situé autour de $6,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ est considéré comme une valeur seuil du vent : au delà de cette limite les facteurs régulant la dynamique du phytoplancton ne sont plus d'origine biologique, le brassage par le vent étant alors le facteur dominant les autres sources de variabilité (Therriault et Platt, 1981; Demers *et al.*, 1987). Ce seuil met en évidence des caractéristiques singulières permettant de distinguer les zones situées au sud du Cap Blanc de celles localisées au nord. Au Sénégal, la vitesse du vent reste voisine de $6,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ en saison d'upwelling, le facteur limitant de la production serait essentiellement les apports de sels minéraux par la résurgence, le vent ne dépassant pas le seuil critique. Au Maroc, la vitesse du vent reste supérieure à ce seuil tout au long de la saison d'upwelling, le facteur limitant la production ne serait pas la quantité de sels nutritifs rendue disponible, la dynamique de la production serait essentiellement dominée par une contrainte physique : le brassage par le vent. Devant les côtes sahariennes, cette contrainte serait dominante de janvier à octobre.

1.2.4-L'effet antagoniste du vent sur la production biologique

Les différences observées dans les cycles de production de part et d'autre du Cap Blanc, qui ont été soulignées par Binet (1988) et Binet (à paraître), trouvent peut-être leur origine dans l'alternance des facteurs dominants la production biologique de part et d'autre de cette région. Au sud du Cap Blanc, les maxima saisonniers de phyto et de zooplancton sont en phase (Toure, 1983; Medina-Gaertner, 1985). Plus au nord et notamment au Maroc, il existe un décalage important entre le développement du phytoplancton qui a lieu en été pendant l'upwelling et celui du zooplancton qui est maximum en automne ou en hiver (Furnestin, 1957, 1976). Binet (1988) attribue à une vitesse de dérive moins importante et à l'existence d'une double cellule de circulation, le couplage étroit entre production primaire et secondaire au sud du Cap Blanc. On note que la limite géographique entre les deux types de production correspond également à celle où le brassage par le vent supplante les apports en sels minéraux comme facteur limitant de la production (fig. 1.21). Si les éléments apportés par Binet (op. cit.) sont indéniablement des facteurs importants permettant un meilleur couplage des productions primaires et secondaires, l'effet du brassage par le vent tel qu'il a été mis en évidence ici ne peut être négligé. Notamment, l'alternance au cours des saisons d'upwelling de périodes pendant lesquelles la production est tantôt dominée par la turbulence et tantôt par les apports en sels minéraux, comme on l'observe vers 25°N (zones Sahara Nord et Sud, fig. 1.20), constitue un élément clé de la dynamique saisonnière de ces upwellings et des facteurs de production. Un exemple illustrant l'importance de ce facteur sera traité dans la suite de cette étude.

1.2.5-Un cas particulier : l'upwelling ivoiro-ghanéen

La dynamique de l'upwelling ivoiro-ghanéen se distingue de celle des upwellings de la façade est de l'Afrique de l'Ouest. En effet, le vent n'est pas le moteur principal de cette résurgence (Houghton, 1976; Bakun, 1978). Différentes hypothèses ont été proposées pour expliquer l'apparition des eaux froides en surface au cours de l'été boréal le long du littoral de la Côte d'Ivoire et du Ghana : intensification du courant de Guinée entraînant une remontée de la thermocline (Ingham, 1970), effet d'ondes océaniques se propageant le long des côtes (Moore *et al.*, 1978; Servain *et al.*, 1982; Picaut, 1983), effet de Cap au niveau du Cap des Trois Pointes et du Cap des Palmes (Marchal et Picaut, 1977), contribution du vent local (Colin, 1988). A ce jour, aucun de ces mécanismes ne semble à même de pouvoir expliquer seul la dynamique de cette résurgence, elle serait le reflet d'interactions complexes entre ces différents mécanismes. Des indices basés sur les anomalies de température de surface dans la zone côtière ont été proposés pour rendre compte de la variabilité de cet upwelling (Cury et Roy, 1987; Arfi *et al.*, à paraître).

Il est important de noter que malgré la faiblesse relative des vents dans cette région, les teneurs en sels nutritifs dans la zone côtière suggèrent que l'intensité de cette résurgence peut être comparée à celle des upwellings sénégalais ou de Mauritanie (Herbland et le Loeuff, à paraître).

CONCLUSION

Le long du littoral ouest-africain, les upwellings côtiers constituent un des traits les plus marquants de l'océanographie de cette région. Qu'ils soient permanents ou saisonniers, ces upwellings modifient profondément les structures physiques et biologiques au sein des écosystèmes et sont à l'origine de la forte productivité biologique de ces régions côtières. Cependant, les composantes physiques et chimiques de ces upwellings diffèrent d'une région à l'autre: la latitude varie entre 5°N (Côte d'Ivoire) et 35°N (Maroc), l'origine des eaux résurgentes n'est pas la même au Maroc et au Sénégal, le plateau continental est plus ou moins large d'une région à l'autre, l'intensité du vent décroît du nord au sud. Ces différences qualitatives et quantitatives entre les composantes des différents upwellings d'Afrique de l'Ouest génèrent des structures et des dynamiques particulières d'une région à l'autre.

Ces éléments ont des répercussions sur le développement des processus biologiques au sein de ces écosystèmes. Un plateau continental large, par une structure hydrodynamique particulière, accroît le temps de résidence des eaux résurgentes près de la côte et favorise ainsi la rétention et le développement des populations planctoniques dans la zone littorale. Le brassage par le vent apparaît également comme un facteur déterminant permettant de différencier les régions situées de part-et d'autre du Cap-Blanc. Au sud de ce Cap le facteur limitant la production secondaire serait les apports en sels minéraux; plus au nord, les turbulences engendrées par un vent en général supérieur à 6,0 m.s⁻¹ seraient le facteur dominant la dynamique de la production primaire et secondaire.

Une intensification générale des alizés et des résurgences caractérise la décennie soixante-dix le long de la façade Atlantique ouest-africaine. Depuis les années quatre-vingt, une tendance linéaire conduit à un accroissement continu des upwellings saisonniers situés au nord de 25°N et au sud du Cap-Blanc. Les upwellings permanents se développant au nord du Cap-Blanc et devant les côtes sahariennes montrent une décroissance continue depuis le début des années quatre-vingt, leur activité ayant culminé au cours des années soixante-dix.

La dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers est étroitement associée à celle des facteurs environnementaux tels que l'intensité et la variabilité saisonnière ou interannuelle des résurgences, les aspects de la production primaire ou

secondaire, ainsi que les caractéristiques hydrodynamiques de ces régions (Cushing, 1982; Bakun et Parrish, 1980, Sissenwine, 1984; Lasker, 1985; Fréon, 1988; Cury, 1989). Dans la suite de cet exposé, un essai de synthèse des effets de l'environnement marin sur la dynamique de stocks pélagiques côtiers sera envisagé à partir de l'exemple ouest-africain.

ZONES	CALENDRIER	INTERVALLE min. max.	LATITUDE MOYENNE
MAROC NORD	Mars - Août	1,35 ,77	29°N
MAROC SUD	Permanent	1,61 2,93	26°30'N
SAHARA NORD	Permanent	1,70 3,45	23°30'N
SAHARA SUD	Permanent	1,76 4,17	21°N
MAURITANIE NORD	Permanent	1,64 3,59	19°N
MAURITANIE SUD	Oct. à juin	1,60 3,43	17°N
SENEGAL NORD	Déc. à mai	1,54 2,88	15°20'N
SENEGAL SUD	Déc. à mai	1,98 3,29	13°30'N

Tableau 1.1 : calendrier des upwellings ouest-africains, valeurs minimales et maximales de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) et latitude moyenne des huit zones considérées.

ZONE	$y = a + b \cdot t + (c \cdot t^2)$ paramètres (*) et erreur type
MAROC NORD	$a = 1,4$ $b = 2,0 \times 10^{-3}$ (0,1) (0,7x10 ⁻³)
MAROC SUD	$a = 2,0$ $b = 1,6 \times 10^{-3}$ (0,02) (0,1x10 ⁻³)
SAHARA NORD	$a = 2.4$ $b = 4.2 \times 10^{-3}$ $c = -1.6 \times 10^{-5}$ (0,1) (0,6x10 ⁻³) (0,2x10 ⁻⁵)
SAHARA SUD	$a = 2.6$ $b = 9.0 \times 10^{-3}$ $c = -3.3 \times 10^{-5}$ (0,1) (0,8x10 ⁻³) (0,3x10 ⁻⁵)
MAURITANIE NORD	$a = 2.1$ $b = 9.2 \times 10^{-3}$ $c = -3.2 \times 10^{-5}$ (0,1) (0,8x10 ⁻³) (0,3x10 ⁻⁵)
MAURITANIE SUD	$a = 2.2$ $b = 1.5 \times 10^{-3}$ $c = -6.0 \times 10^{-5}$ (0,1) (0,1x10 ⁻³) (0,5x10 ⁻⁵)
SENEGAL NORD	$a = 1,8$ $b = 8,5 \times 10^{-3}$ (0,1) (0,5x10 ⁻³)
SENEGAL SUD	$a = 2,1$ $b = 8, \times 10^{-3}$ (0,1) (0,6x10 ⁻³)

* tous significatifs pour $p \leq 0,01$

Tableau 1.2 : Paramètres de l'équation des tendances $y=a+bt$ ou $y=a+bt+ct^2$ et erreur type (entre parenthèses) pour les huit séries d'IUC entre 1964 et 1988.

	Maroc nord	Maroc sud	Sahara nord	Sahara sud	Mauri. nord	Mauri. sud	Sénég. nord	Sénég. sud
1	1,17	1,97	1,97	2,29	1,78	3,00	2,88	2,98
2	1,14	1,96	2,40	2,58	2,14	2,83	2,50	2,95
3	1,65	2,44	2,63	3,10	2,73	3,21	2,73	3,29
4	1,44	2,25	2,59	3,53	3,34	3,38	2,59	3,19
5	1,77	2,31	2,93	4,04	3,52	3,43	2,10	2,30
6	1,35	2,32	3,16	4,17	3,59	2,52	1,26	1,26
7	1,76	3,36	3,45	3,32	2,79	1,44	,46	,79
8	1,54	2,93	3,03	3,24	2,39	1,16	,47	,58
9	1,09	2,22	2,56	2,80	2,21	1,60	,63	,61
10	,99	1,61	1,76	2,18	2,41	2,50	1,54	,98
11	1,17	1,72	1,70	1,76	1,75	2,70	2,19	1,98
12	1,13	1,91	1,91	2,11	1,64	2,79	2,75	2,57

Tableau 1.3: Cycle moyen par mois de l'IUC ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$) le long de la côte ouest-africaine.

	Maroc nord	Maroc sud	Sahara nord	Sahara sud	Mauri. nord	Mauri. sud	Sénég. nord	Sénég. sud
1	6,31	6,66	6,34	6,50	6,56	6,93	6,66	6,26
2	6,42	6,76	6,89	6,78	6,56	6,67	6,62	6,19
3	7,26	7,53	7,09	7,26	7,12	7,00	7,01	6,44
4	7,47	7,22	7,14	7,82	7,72	7,34	7,24	6,39
5	7,80	7,35	7,62	8,47	7,99	7,32	6,69	5,73
6	7,00	7,41	7,90	8,61	7,77	6,57	5,84	4,86
7	8,00	8,74	8,18	7,59	6,86	5,54	4,85	4,66
8	7,37	8,18	7,69	7,46	6,42	5,08	4,61	4,62
9	6,18	7,15	7,17	7,02	6,19	5,52	4,51	4,24
10	5,84	6,20	6,03	6,34	6,69	6,27	5,32	4,16
11	6,24	6,45	5,79	5,78	6,14	6,57	6,02	5,26
12	6,32	6,86	6,35	6,45	6,40	6,75	6,54	5,98

Tableau 1.4: Cycle moyen par mois de la vitesse du vent ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$) le long de la côte ouest-africaine.

ASPECTS DE LA DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DES STOCKS A MOYEN TERME

INTRODUCTION

Ce chapitre aborde l'adaptation et la réponse des stocks, à l'échelle annuelle, aux fluctuations d'intensité des upwellings. Le déterminisme de la migration du thiof (*Epinephelus aeneus*) est le premier sujet abordé, pour ensuite examiner sa réponse, en terme de calendrier et de flux, à la variabilité des résurgences. Un modèle global de la pêcherie de petits pélagiques côtiers en Côte d'Ivoire permet ensuite d'évaluer la contribution de la variabilité de l'environnement aux fluctuations annuelles d'abondance au cours des vingt dernières années. L'explosion de la population de *Sardinella aurita* en Côte d'Ivoire depuis les années quatre-vingt est ensuite examinée et une hypothèse sur les causes de l'accroissement des prises est proposée.

2.1-LA MIGRATION DU THIOF (*Epinephelus aeneus*) AU SENEGAL : INFLUENCE DES UPWELLINGS SENEGALAIS ET MAURITANIEN (1)

Harden Jones (1984) définit ainsi le terme migration : un aller et un retour régulier au rythme des saisons. La migration du thiof entre le Cap-Blanc et le Cap-Vert est l'image de déplacements cycliques sur de grandes distances qui se répètent chaque année avec une plus ou moins grande intensité et un calendrier plus ou moins régulier. Quelle est la part de la dynamique saisonnière des upwellings dans le déterminisme de cette migration, telle sera la question à laquelle nous tenterons de répondre.

L'installation de la saison froide et de l'upwelling au Sénégal à partir du mois de décembre s'accompagne de l'afflux de nombreuses espèces à affinité saharienne (espèces d'eaux froides). Les eaux tropicales chaudes et dessalées sont repoussées au large et le plateau continental est alors colonisé par de nombreuses espèces pélagiques (sardinelles, chinchards, maquereaux) et démersales issues de l'upwelling mauritanien (Boëly *et al.*, 1978; Samba et Laloë, à paraître). C'est la pleine saison de pêche,

(1) : *Oceanologica Acta*, 1988, 11, 1, p 25-36.

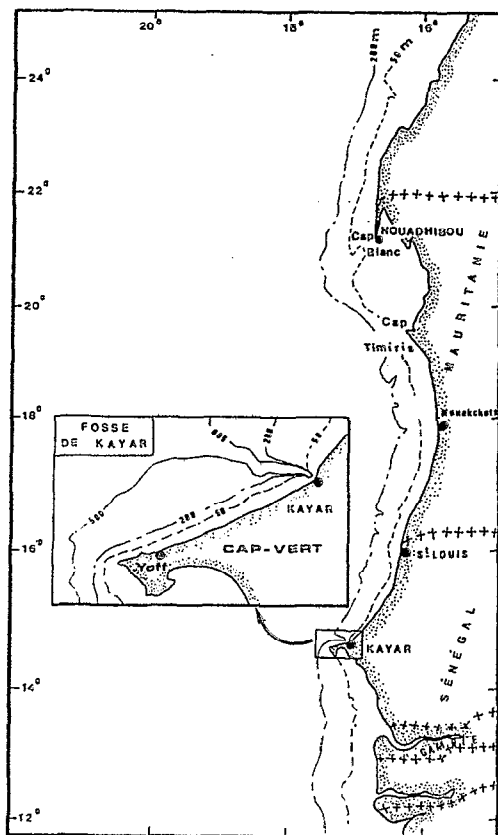


Figure 2.1 : Topographie de la côte entre Le Cap Blanc et le Sénégal.

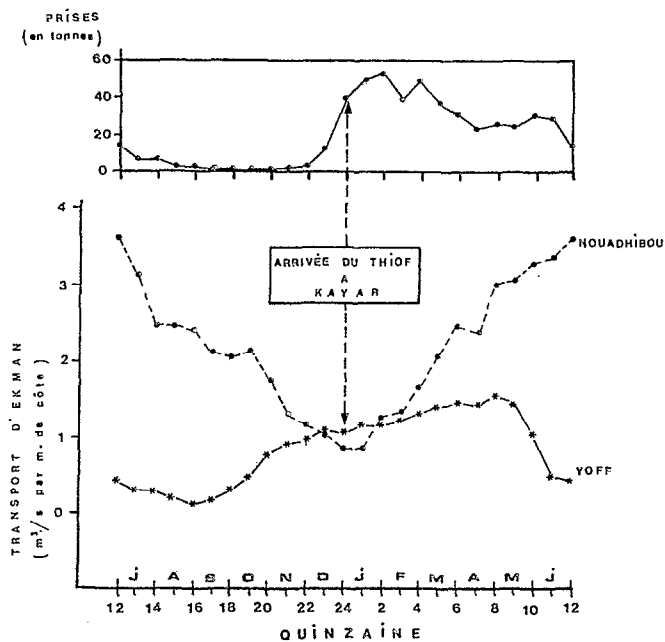


Figure 2.2 : Cycle moyen du transport d'Ekman ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) par mois (moyenne 1967-1984) à Nouadhibou (Cap Blanc) et Yoff (Cap-Vert). Prises moyennes de thiof (tonnes) par quinzaine à Kayar durant la même période.

l'activité de la pêche artisanale et industrielle s'intensifie tout le long de la côte. Le succès de ces activités dépend de plusieurs facteurs : durée de la présence des espèces dans la zone, intensité des migrations, conditions environnementales favorisant ou non la pêche.

De toutes ces espèces migrantes, la famille des *Serranidae* et en particulier le thiof (*E. aeneus*) tient une place prépondérante au Sénégal. Le stock migrant est exploité de façon intensive en saison froide par la pêcherie artisanale de la Grande Côte (nord du Cap-Vert), principalement à partir des plages de Saint-Louis et de Kayar (fig. 2.1).

2.1.1-Le déterminisme de la migration

Les thiofs migrent saisonnièrement vers Kayar depuis une région (nord de 20°N) où l'upwelling est permanent et les conditions trophiques favorables toute l'année. Ceci peut paraître paradoxal au premier abord : pourquoi le thiof quitterait une zone apparemment riche pour coloniser saisonnièrement les eaux sénégalaises ? La comparaison de la dynamique saisonnière des upwellings sénégalais et mauritaniens va apporter des éléments de réponse.

L'intensité de l'upwelling au Cap-Blanc est minimale en décembre-janvier, c'est également la période pendant laquelle l'upwelling sénégalais se développe et atteint un niveau supérieur à celui du Cap-Blanc (fig. 2.2). Cette oscillation saisonnière est un phénomène reproductible d'une année à l'autre (fig. 2.3). Durant cette période, l'écart entre l'intensité de la résurgence sénégalaise et celle du Cap-Blanc est le premier indicateur d'un potentiel productif plus important au Sénégal. La différence de composition des masses d'eaux résurgentes entre les deux zones (ECNA au Cap Blanc, ECSA au Sénégal, cf. chapitre 1), est un second indice venant renforcer l'hypothèse d'un milieu plus productif au Sénégal à la fin du 4^{ème} trimestre et au cours des premiers mois de l'année. Les ECSA ont des teneurs en sels nutritifs atteignant le double de celles des ECNA. L'intensité moindre d'une résurgence d'ECSA peut être compensée par une quantité plus importante de sels nutritifs rendue disponible. Bien que le transport d'Ekman ne permette pas de rendre compte de telles différences qualitatives, concernant la nature des eaux résurgentes, il est vraisemblable que la production de l'upwelling sénégalais atteint ou même dépasse celle de l'upwelling du Cap-Blanc à cette époque. D'autres facteurs, tels que le brassage par le vent plus faible au sud qu'au nord, renforcent également cette hypothèse (cf. chapitre 1).

L'apparition du thiof à Kayar, marquée par un accroissement important des prises, se produit en décembre-janvier et est synchronisée avec l'établissement d'un gradient nord-sud de l'intensité des résurgences sénégalaise et nord

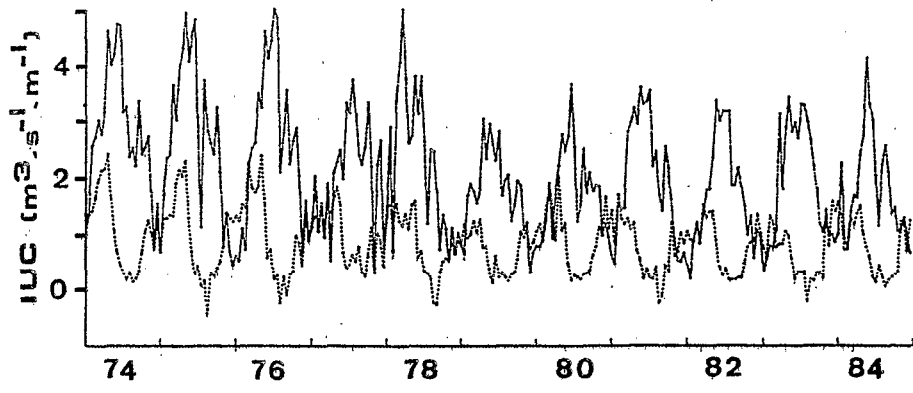


Figure 2.3 :
 Transport d'Ekman
 ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) par
 quinzaine de 1974 à
 1984 à Yoff (trait
 pointillé) et
 Nouadhibou (trait
 plein).

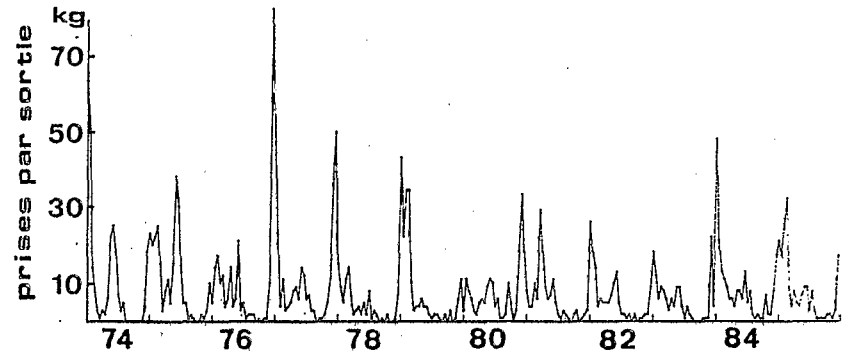
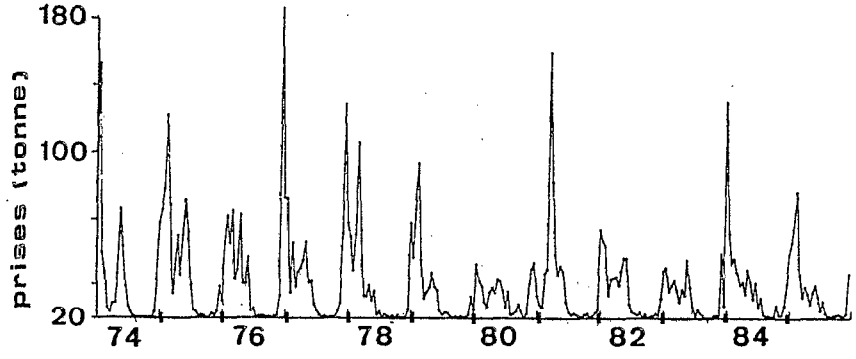
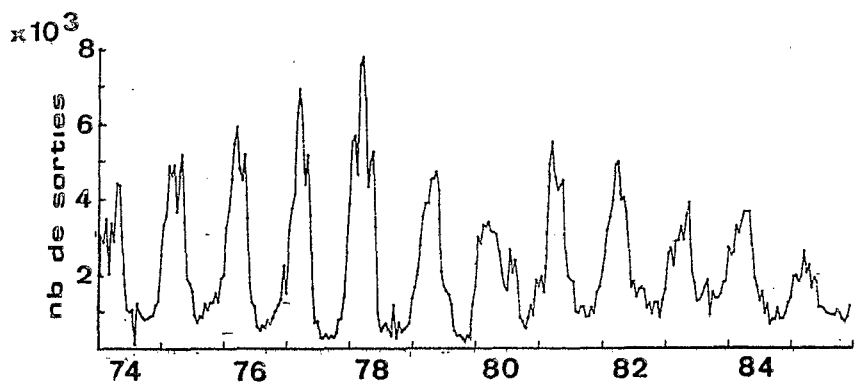


Figure 2.4 : Prises
 de thiof (tonnes),
 prises par sorties
 (kg.) et effort
 (nombre de sorties)
 de la pêche artisanale
 à Kayar, de 1974 à
 1985.



mauritanienne (fig. 2.2). Le thiof migre ou étend son aire de répartition vers le sud quand l'upwelling au nord se relâche, pour s'établir dans les eaux sénégalaises nouvellement enrichies. Il semble donc que la migration du thiof soit un phénomène étroitement lié à l'intensité respective des upwellings sénégalais et mauritanien. La migration du thiof répondrait à une stratégie opportuniste visant à coloniser les milieux les plus productifs où le développement des maillons de la chaîne trophique a rendu la nourriture abondante. Dans cette région, ce schéma serait commun à de nombreuses espèces pélagiques ou démersales qui quittent saisonnièrement la zone nord-mauritanienne et migrent vers le sud en quête d'une nourriture plus abondante (Champagnat et Domain, 1978; Boëly *et al.*, 1978). A ce déterminisme de la migration par des facteurs trophiques, peuvent également se superposer, pour certaines espèces, des facteurs associés aux stratégies de reproduction (cf. chapitre 4).

2.1.2-La réponse aux fluctuations climatiques

La validité de cette hypothèse est testée en examinant la réponse du flux migratoire (calendrier et intensité) aux fluctuations climatiques annuelles. Un retard dans l'établissement de l'upwelling au Sénégal devrait se traduire par une apparition tardive des thiofs à Kayar. De même, un upwelling faible au Sénégal devrait limiter l'intensité de ce flux, la résurgence étant permanente au Cap-Blanc.

2.1.2.1-Calendrier de la saison de pêche

Le début et la fin de la saison de pêche à Kayar peuvent être aisément identifiés à partir de l'accroissement et de la chute des prises de thiof (fig. 2.4). L'association d'une espèce avec une température particulière ayant été souvent suggérée, on a testé la relation entre l'arrivée du thiof et la température de surface mesurée simultanément, ou une ou deux quinzaine auparavant (tab. 2.1). La température rencontrée varie entre 18°C et 22°C, l'arrivée du thiof à Kayar n'est donc pas associée à une température donnée. Calculée à partir du gradient de température en début de saison froide, la date d'installation de l'upwelling s'avère, par contre, être un bon indicateur du calendrier de la migration (fig. 2.5). Le début de la saison de pêche à Kayar se produit en moyenne deux quinzaines après le déclenchement de l'upwelling. L'apparition du thiof n'est donc pas synchrone avec celle de l'upwelling. Ce délai peut traduire le temps nécessaire à l'enrichissement par le développement des premiers maillons de la chaîne trophique et à la colonisation de la zone par les maillons supérieurs. Le déterminisme de la migration du thiof semble donc correspondre à un processus d'enrichissement par l'upwelling et non pas à l'initiation de la migration par une température donnée.

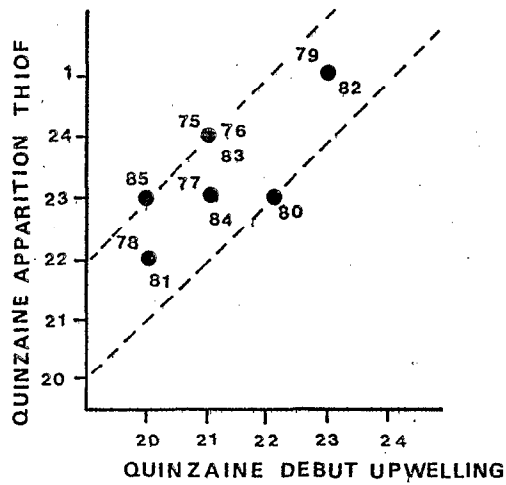


Figure 2.5 : Quinzaine d'apparition du thiof et de l'upwelling à Kayar.

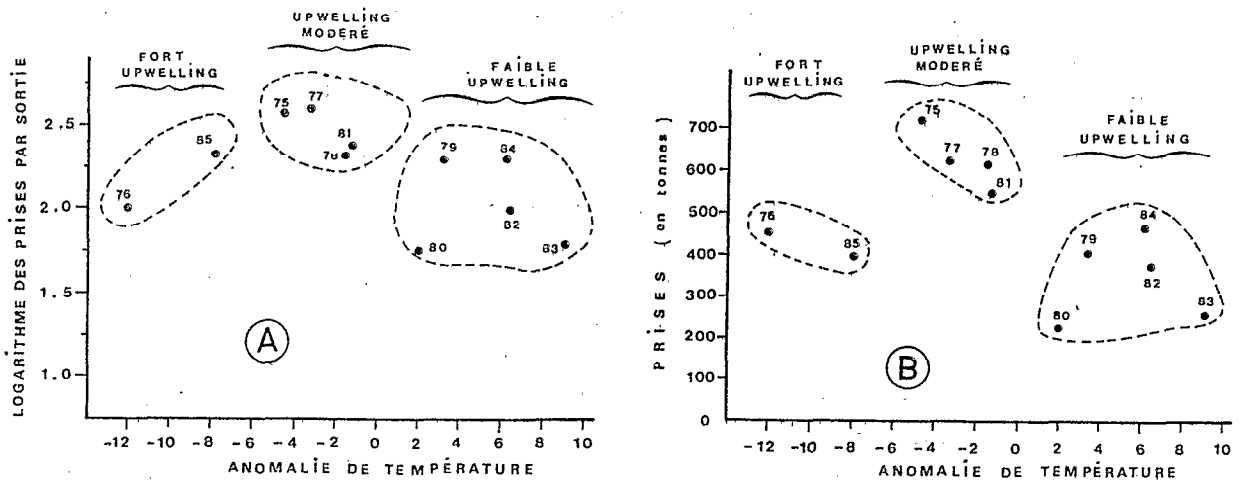


Figure 2.6 : Prises par sorties et prises de thiof à Kayar en fonction de l'intensité des upwellings de 1975 à 1984.

2.1.2.2-Intensité de la migration

La moyenne des prises par sortie d'octobre à juin permet d'estimer l'abondance apparente du thiof dans la zone kayaroise. En supposant que la pêche exploite de façon intensive les poissons présents dans la zone, on peut en première approximation considérer que ce paramètre est un indicateur de l'intensité du flux migratoire. La relation entre les moyennes annuelles des prises par sortie et celles de l'intensité de l'upwelling est en forme de dôme (fig. 2.6). L'abondance apparente, considérée comme un indice de l'intensité du flux migratoire, serait proportionnelle, jusqu'à un certain seuil, à l'intensité de l'upwelling. Au delà de cette valeur limite, une chute de l'abondance apparente dans la zone est observée. Ces observations sont en accord avec l'hypothèse de l'influence des facteurs trophiques sur le déterminisme de la migration. L'existence d'une plage optimale (upwelling d'intensité moyenne) pour laquelle les facteurs environnementaux maximisent la production est un fait observé à de nombreuses reprises (Huntsman et Barber, 1977; Barber et Smith, 1981) et confirmé par la modélisation (Walsh, 1975). Le seuil pour lequel l'abondance apparente du thiof est maximale correspondrait alors aux upwellings pour lesquels le développement de la chaîne trophique est optimale. D'autres facteurs peuvent également affecter les rendements dans les upwellings de forte intensité : des vents trop forts peuvent diminuer l'efficacité de la pêche, une dérive rapide des eaux froides vers le large peut également disperser et éloigner les zones de forte productivité en dehors de la zone côtière, ceci entraînant une diminution de la disponibilité du poisson pour la pêche artisanale.

2.1.3-La migration du thiof : la réponse à un processus

L'ensemble des faits présentés confirment l'hypothèse selon laquelle le déterminisme de la migration du thiof répond à un processus spatio-temporel intégrant un effet local, celui de l'upwelling sénégalais, et une téléconnection entre la résurgence du Cap-Blanc et celle du Cap-Vert. L'existence d'un gradient nord-sud entre ces résurgences et l'intensité de ce gradient semble déterminer le calendrier et le flux migratoire. Une analyse multivariée des séries temporelles de prises par sorties de thiof à Kayar, des indices d'upwelling à Nouhadibou et à Yoff à l'aide d'un modèle auto-régressif (Cury et Roy, 1986) aboutit à des conclusions identiques.

Reprenant ces hypothèses, Samba et Laloë (à paraître) ont obtenu des résultats similaires en analysant l'apparition et les captures du thiof et du tassergal à Saint-Louis. Le déclenchement de l'upwelling sénégalais associé à une relaxation de l'upwelling du Cap Blanc serait le processus déclenchant la migration de nombreuses espèces entre le Cap-Blanc et le Sénégal.

Le développement d'un modèle prédictif basé sur ces résultats et permettant d'estimer quelques semaines à l'avance l'arrivée du thiof sur la Grande Côte du Sénégal et d'anticiper le succès de la saison de pêche serait maintenant envisageable. En effet, les cartes thermiques fournies par le satellite METEOSAT et traitées au CRODT/ISRA de Dakar permettent de suivre en temps réel la dynamique des résurgences le long de la côte ouest-africaine. Cependant, l'opportunité et le succès d'une telle opération reste fortement influencés par l'accueil et l'intérêt que lui porteront les professionnels et les gestionnaires. Il n'est pas certain que ce type de prédiction à court terme soit d'un intérêt majeur pour une pêcherie aussi adaptative et à la recherche constante des opportunités que représentent les pêcheurs artisans.

2.2-UPWELLING ET PECHE DES ESPECES PELAGIQUES COTIERES DE COTE D'IVOIRE : UNE APPROCHE GLOBALE (2)

L'écosystème côtier ivoiro-ghanéen est original à plus d'un titre (cf. chapitre 1). Deux saisons d'upwellings, l'une de faible intensité en début d'année et la seconde d'amplitude plus importante au cours de l'été boréal, contribuent à accroître la production biologique de cet écosystème de façon significative par rapport aux régions avoisinantes. Que le vent ne soit pas le seul facteur responsable de l'upwelling, la faiblesse relative des vents, la proximité de l'équateur, l'ensemble de ces caractéristiques en font une région particulièrement intéressante pour l'étude de la réponse des stocks aux fluctuations environnementales.

2.2.1-La pêcherie ivoirienne

La pêcherie industrielle basée à Abidjan, composée de petits senneurs, exploite depuis le début des années 1960 le stock de pélagiques côtiers de Côte d'Ivoire (Chaboud et Deme, à paraître) (fig. 2.7). Les prises sont composées en majeure partie de sardinelles (*Sardinella aurita* et *S. maderensis*), viennent ensuite le pelon (*Brachydeuterus auritus*), le maquereau (*Scomber japonicus*) et les divers (*Carangidae*, *Engraulidae* et *Scombridae*) (fig. 2.8). Depuis que les statistiques sur cette pêcherie sont disponibles, l'exploitation a été marquée par des fluctuations extrêmement importantes des débarquements (tab. 2.2), et notamment par une quasi disparition des prises de *S. aurita* entre 1973 et 1975 (voir à ce propos Binet, 1982). Une analyse des relations entre Prise par Unité d'Effort (PUE) et effort de pêche indiquent que les variations d'abondance et des prises des espèces pélagiques de Côte d'Ivoire ne peuvent être décrites de façon satisfaisante en utilisant uniquement l'effort de pêche comme variable explicative (fig. 2.9). Ces lacunes de la "théorie des pêches" classique pour décrire les fluctuations des stocks pélagiques soulignent la nécessité d'une approche nouvelle, intégrant d'autres mécanismes, d'autres processus pour

(2) : *Oceanologica Acta*, 1987, 10, 3, p 347-357.

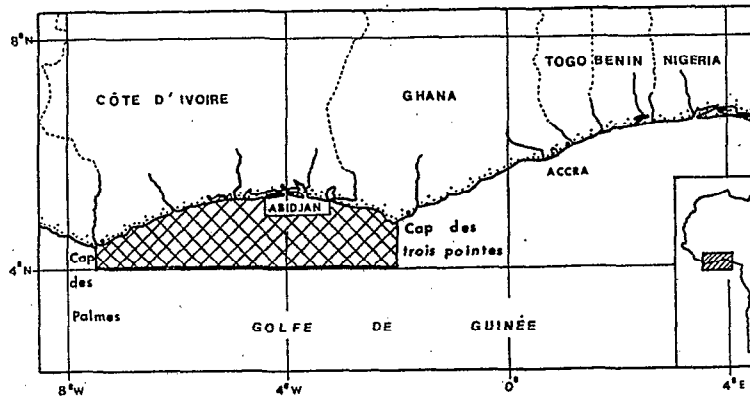


Figure 2.7 : Carte du littoral de la Côte d'Ivoire.

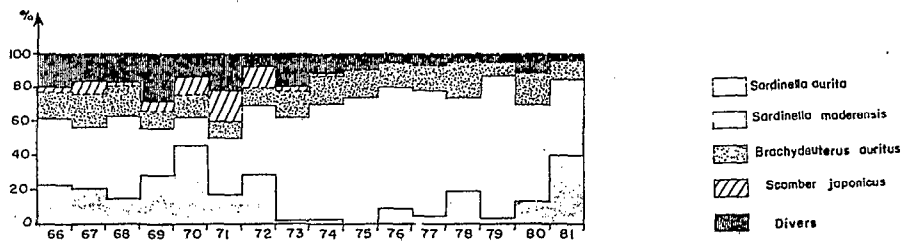


Figure 2.8 : Composition (en %) par espèces des captures annuelles de la pêche ivoirienne de 1966 à 1981.

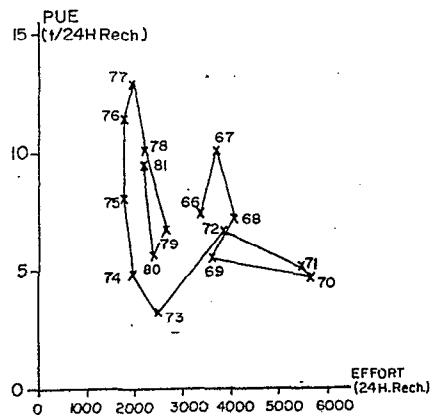


Figure 2.9 : Relations entre les PUE annuelles (t/24h de recherche) des espèces pélagiques côtières et l'effort de pêche (24h de recherche) de la flottille des senneurs abidjanais.

décrire l'évolution des prises (Sharp et Csirke, 1983; Troadec, 1989). Prendre en compte la variabilité naturelle des écosystèmes apparaît indispensable pour analyser ces ressources fluctuantes, même en l'absence de pêche (Soutar et Isaacs, 1969). Concernant la pêcherie ivoirienne, ces remarques nous ont conduit à introduire dans un modèle dit global, analysant les captures en fonction de l'effort, une composante climatique suivant la démarche proposée par Fréon (1984) et Fréon (à paraître). Il est en effet légitime de penser que la pêche et l'abondance des espèces pélagiques en Côte d'Ivoire, espèces à vie courte et capturées essentiellement, jusqu'aux années quatre-vingt, pendant l'upwelling, sont particulièrement sensibles aux fluctuations de l'environnement.

2.2.2-Choix d'un modèle et des variables

Le modèle exponentiel (Fox, 1970) est retenu car il fournit des niveaux d'abondance non nuls pour des efforts élevés, ce qui se justifie dans le cadre d'une approche plurispécifique. Un terme linéaire rajouté à ce modèle permet de prendre en compte la dépendance de la biomasse vis-à-vis des facteurs environnementaux. Dans cette nouvelle expression du modèle, la part de la variabilité des PUE induite par l'environnement varie en fonction des niveaux d'effort (fig. 2.10). Elle diminue quand le taux d'exploitation augmente, c'est un comportement qui paraît vraisemblable, le facteur pêche devenant le paramètre dominant. Ce modèle exclut bien évidemment les situations extrêmes telles qu'une exploitation intensive associée à des mauvaises conditions climatiques, situation qui peut alors conduire à un effondrement du stock.

L'alimentation des petits pélagiques côtiers est majoritairement constituée de phyto et de zooplancton. Elle est donc directement tributaire de la production primaire et secondaire, elles mêmes fortement dépendantes de l'intensité des résurgences. Introduire dans le modèle un terme caractérisant, d'une année à l'autre, l'intensité des upwellings ivoiriens pour prendre en compte l'abondance de la nourriture disponible semble donc se justifier.

Le recrutement des petits pélagiques côtiers, très fluctuant d'une année à l'autre, est fortement influencé par les facteurs environnementaux lors du développement des stades larvaires (Cushing, 1982; Sharp 1980; Lasker, 1985). Les lieux et les périodes de ponte des sardinelles en Côte d'Ivoire correspondent approximativement aux zones et aux périodes d'upwelling. Il a par ailleurs été observé que l'abondance des larves est fonction de l'intensité des upwellings (FAO, 1980). Un upwelling fort permettrait d'assurer des conditions optimales pour le recrutement d'une classe d'âge, à l'inverse une résurgence de faible intensité serait un facteur limitant. *S. aurita* est recrutée à l'âge d'un an, il semble également que les autres espèces soient recrutées tôt, vers un an, l'exploitation se poursuivant sur une ou deux

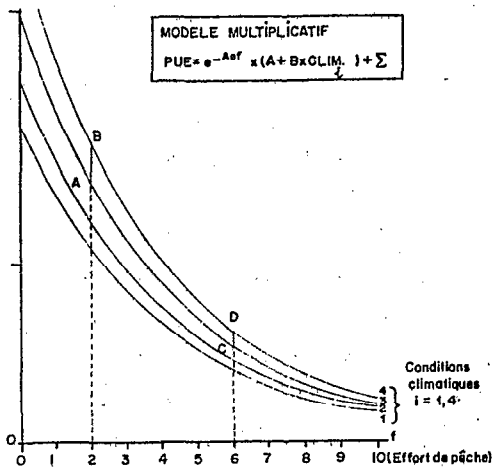


Figure 2.10 : Schéma théorique de l'évolution des PUE en fonction de l'effort de pêche pour quatre situations climatiques différentes.

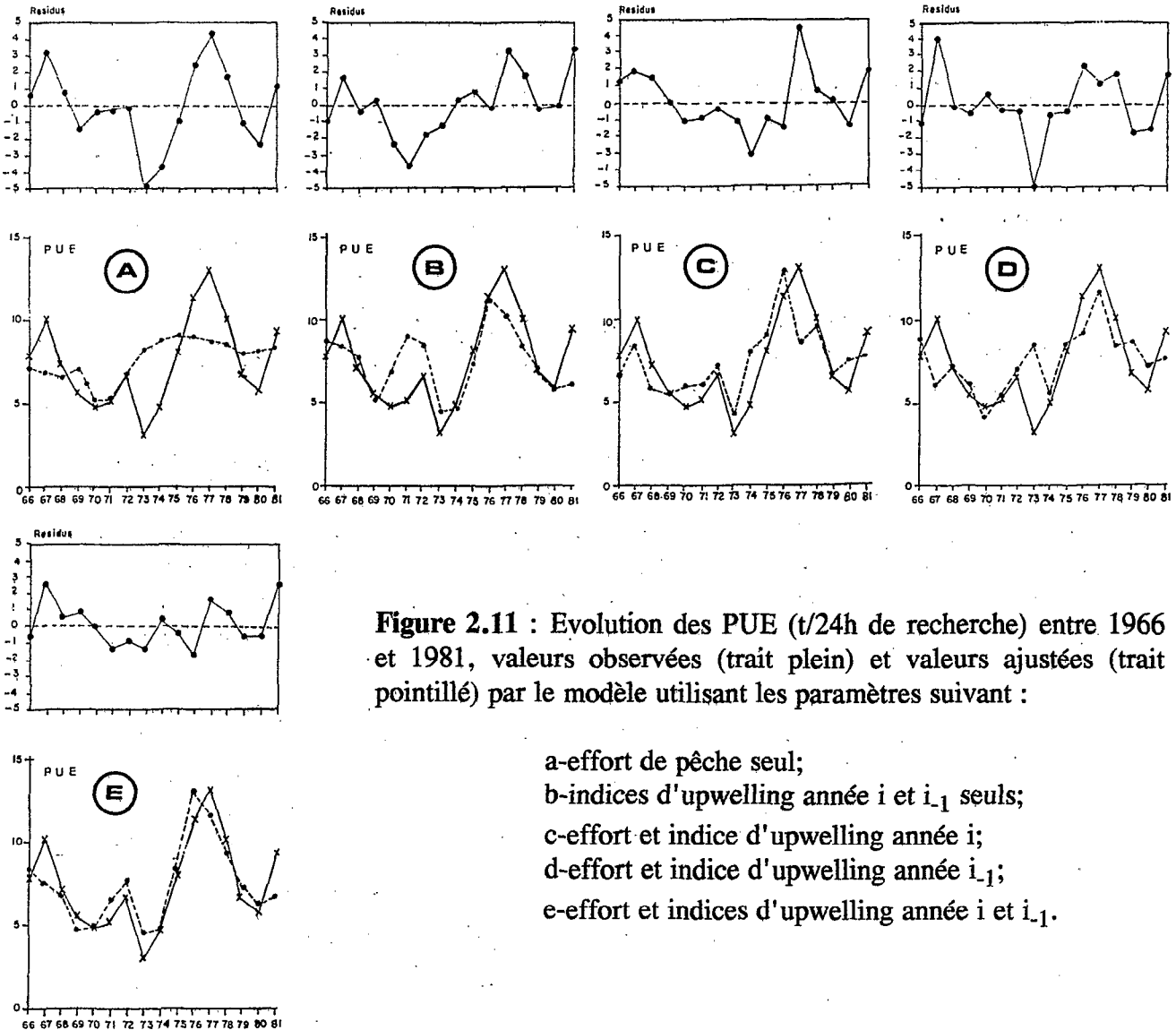


Figure 2.11 : Evolution des PUE (t/24h de recherche) entre 1966 et 1981, valeurs observées (trait plein) et valeurs ajustées (trait pointillé) par le modèle utilisant les paramètres suivant :

- a-effort de pêche seul;
- b-indices d'upwelling année i et i_{-1} seuls;
- c-effort et indice d'upwelling année i ;
- d-effort et indice d'upwelling année i_{-1} ;
- e-effort et indices d'upwelling année i et i_{-1} .

classes d'âge. Ces faits conduisent à prendre en compte l'effet de l'environnement sur le recrutement, et amènent à intégrer dans le modèle les conditions environnementales de l'année précédant la pêche afin de tenir compte du décalage entre la reproduction et le recrutement.

Le modèle empirique ainsi bâti intègre l'effort de pêche, les conditions environnementales de l'année en cours et celles de l'année précédente. La variabilité de l'environnement, ici l'intensité des upwellings, est évaluée à partir de la moyenne des anomalies de température de surface (données bateaux marchands) au cours des deux saisons d'upwelling. A des valeurs négatives de cet indice correspondent des températures au dessous de la moyenne et des upwellings intenses.

2.2.3-Interprétation des résultats du modèle

La contribution respective de chacun des processus supposés influencer les rendements de la pêcherie est évaluée par comparaison des ajustements obtenus en intégrant successivement dans le modèle l'un ou plusieurs des paramètres décrivant ces processus (fig. 2.11).

L'effort de pêche à lui seul explique une faible part de la variabilité des rendements (fig. 2.11-a), un bien meilleur ajustement est obtenu en ne prenant en compte que les paramètres d'environnement (fig. 2.11-b).

Le modèle intégrant l'effort de pêche et, alternativement, l'un ou l'autre des processus environnementaux, améliore de façon significative l'ajustement obtenu (fig. 2.11-c et 2.11-d). Cependant, des résidus importants demeurent pour les années 1974 et 1977 avec le modèle intégrant l'effort de pêche et les conditions environnementales de l'année en cours. Pour les années 1967, 1973 et 1976, la qualité de l'ajustement par le modèle intégrant le processus associé au recrutement se dégrade.

Le modèle final intégrant le taux d'exploitation ainsi que les deux processus environnementaux permet d'ajuster de façon satisfaisante les données calculées aux données observées (fig. 2.11-e). Les résidus sont faibles et stationnaires. Ce modèle semble donc pertinent pour décrire les variations de la PUE de cette pêcherie au cours de la période étudiée.

Ces différents ajustements confirment les hypothèses émises sur la dynamique du stock considéré :

-ils mettent en évidence la part prépondérante des processus environnementaux pour expliquer la dynamique temporelle sur le moyen terme de la pêche ivoirienne de petits pélagiques.

-l'effet, sur les rendements, des conditions environnementales rencontrées lors de la pêche est illustré par les années 1967, 1973 et 1976, caractérisées par une forte anomalie climatique. En 1967 et 1976, la prise en compte d'un fort upwelling par le modèle intégrant l'indice de l'année en cours, permet d'ajuster correctement les PUE. L'ajustement se dégrade quand seul l'indice précédant l'année de la pêche est utilisé. L'effet inverse (upwelling faible) est décrit par la situation rencontrée en 1973, année pendant laquelle les plus faibles PUE sont observées. L'abondance et la concentration de la nourriture favoriserait l'accroissement de la biomasse et sans doute sa disponibilité.

-la contribution du succès ou de l'échec du recrutement est illustrée par les années 1968, 1974 et 1977 où les PUE ne peuvent s'expliquer par les conditions environnementales rencontrées lors de la pêche. Les forts rendements de 1968 et 1977 ne sont correctement estimés que par la prise en compte des upwellings intenses de 1967 et 1976 qui ont eu des effets bénéfiques sur le recrutement. Inversement, seule la prise en compte du faible upwelling en 1973, néfaste pour le succès du recrutement, permet un bon ajustement des PUE de 1974.

Ce modèle ne prétend pas à partir d'une analyse aussi globale démontrer les mécanismes de l'impact des upwellings et de la pêche sur l'exploitation des stocks. Il a permis cependant de mettre en évidence et de confirmer l'effet de processus connus comme susceptibles d'avoir un impact sur le rendement des pêcheries. La prise en compte du succès du recrutement est sans doute le résultat le plus significatif pour des ressources aussi sensibles aux fluctuations climatiques que sont les pélagiques côtiers. La corrélation positive entre intensité de l'upwelling et le recrutement a d'autre part été confirmée par une analyse plus détaillée de ce processus (cf. chapitre 3).

2.3-LES CHANGEMENTS INTERVENUS DEPUIS LES ANNEES 1980 EN COTE D'IVOIRE

2.3.1-L'explosion de la population de *Sardinella aurita* : les faits

D'importants changements de la dynamique des ressources pélagiques et notamment de celle de *S. aurita*, sont intervenus en Côte d'Ivoire depuis les années quatre-vingt (Binet *et al.*, à paraître; Pezennec *et al.*, à paraître). Parmi ceux-ci, le fort accroissement de la biomasse de *S. aurita* observé depuis 1980 (tab. 2.3) est sans doute celui qui a le plus marqué la pêche. Cet accroissement de la biomasse s'est accompagné d'une croissance plus rapide et d'une taille moyenne des individus plus élevées. Des faits nouveaux concernant la dynamique de la pêche sont également apparus. La saison de pêche, limitée auparavant aux périodes d'upwelling, s'étend maintenant sur l'ensemble de l'année. Les zones de pêche, traditionnellement situées dans la partie est du littoral ivoirien, s'étendent aujourd'hui jusqu'au cap des Palmes (fig. 2.7). Il semble également que la pêche artisanale ait tiré partie de l'accroissement de la ressource pour se développer au cours de cette période (Ecoutin *et al.*, à paraître).

Il est important de noter que l'explosion de la population de *S. aurita* ne s'est pas faite au détriment d'une autre espèce. Si la période d'expansion du baliste (*Balistes carolinensis*) au début des années soixante-dix semble correspondre au déclin de la population de *S. aurita*, celle-ci s'est poursuivie jusqu'au début des années quatre-vingt quand *S. aurita* avait déjà recouvré son niveau d'abondance antérieure (Caverivière, à paraître). Les stratégies d'occupation du milieu par ces deux espèces permettent également d'exclure une compétition directe entre les deux populations. Parmi les changements ayant accompagné l'accroissement de la population de *S. aurita*, l'accroissement des captures d'anchois dans la zone ivoiro-ghanéenne et la disparition du maquereau, suggèrent qu'il y a une diminution de l'influence néritique et raccourcissement de la chaîne alimentaire (Binet *et al.*, *op. cit.*).

La récupération par le stock de *S. aurita*, dès 1978, d'un niveau d'abondance équivalent à celui rencontré avant l'effondrement est également un fait remarquable. La sardine de Californie et l'anchois du Pérou sont des ressources qui n'ont pas encore récupéré leur niveau d'abondance original après un effondrement (Marr, 1960; MacCall, 1983; Pauly et Tsukayama, 1987; Cury, 1988). De même la sardine du Japon est restée plus de trente ans à un niveau très bas (Kondô, 1980). Ceci souligne le caractère exceptionnel du recouvrement de *S. aurita* en Côte d'Ivoire.

2.3.2-L'hypothèse d'une modification de la circulation

Binet *et al.* (*op. cit.*), ont analysé dans le détail ces changements et proposé comme hypothèse une modification locale de la circulation entraînant une augmentation de la rétention larvaire devant le littoral ivoirien. Cette hypothèse est séduisante, elle s'appuie sur une théorie récente (Sinclair, 1988) et sur des changements climatiques à grande échelle qui intéressent l'ensemble du Golfe de Guinée.

Cependant, cette hypothèse ne peut rendre compte de certains faits observés. Une modification de la circulation ne permet pas d'expliquer l'augmentation des tailles moyennes et de la vitesse de croissance (FAO, 1974; COPACE, 1989). Il semble également discutable d'attribuer l'accroissement d'une population à une modification de la zone de rétention larvaire dans une région où le facteur limitant le succès de la reproduction serait essentiellement la production de nourriture (Cury et Roy, 1989; cf. chapitre 3). D'autre part, si la capacité biotique de l'écosystème ivoirien est restée inchangée depuis les années soixante, il paraît surprenant que les populations de pélagiques latentes dans l'ouest de la Côte d'Ivoire aient attendu les années quatre-vingt pour exploiter le potentiel présenté par l'upwelling ivoirien. Il est alors vraisemblable que des migrations à partir du Ghana, auraient permis, à un faible coût énergétique pour les espèces, de coloniser cette zone; des migrations d'amplitude plus importante étant par ailleurs observées sur la façade Atlantique de l'Afrique de l'Ouest (Boëly *et al.*, 1978; Fréon, 1988) et entre le Congo et l'Angola (Cury et Fontana, 1988).

2.3.3-Une seconde hypothèse : l'intensification des upwellings

Des modifications qualitatives de la dynamique des populations (changement des aires de répartition des larves, compétition entre espèces, ...) pourraient être en partie responsables des changements observés. Cependant, un accroissement d'un tel ordre de grandeur, jamais atteint auparavant, dans une zone où des populations latentes existaient et pour des espèces planctonophages comme les sardinelles, conduit à prendre en considération la capacité biotique de l'écosystème.

Ces remarques nous amènent à rechercher les indices d'une augmentation de la production primaire et secondaire dans l'écosystème ivoirien, suite à une intensification des résurgences. Mise à part une intensification de l'upwelling dans la partie est de la Côte d'Ivoire au cours de l'été boréal, aucune tendance significative ne ressort de l'analyse des températures des stations côtières (Arfi *et al.*, à paraître; Herbland et Marchal, à paraître). Parmi les autres facteurs pouvant traduire un accroissement de l'intensité de cette résurgence, il nous est apparu intéressant de

rechercher une éventuelle modification du régime des vents dont on peut estimer les effets sur la résurgence en calculant un IUC (cf. chapitre 1).

Un IUC mensuel couvrant la période 1964-1988 est calculé en suivant la procédure décrite en annexe. La zone considérée s'étend du Cap des Palmes jusqu'à 3°W et de 3°N à la côte. Deux séries ont été construites, l'une correspondant à la Petite Saison Froide (PSF, janvier à mars), la seconde à la Grande Saison Froide (GSF, juin à septembre). Chacune de ces séries est ensuite filtrée pour éliminer le signal saisonnier et la tendance est estimée par un ajustement avec un polynôme de degré un ou deux. Un traitement identique a été appliqué à la série de vitesse de vent en GSF.

L'IUC en PSF montre un accroissement continu et linéaire depuis le début des années soixante, celui de la GSF est caractérisé par une relative stabilité de 1964 à 1975, pour ensuite croître de manière continue jusqu'en 1988 (fig. 2.12). Cet accroissement de l'IUC va se traduire par une remontée de la thermocline vers la surface d'amplitude de plus en plus importante. Un tel processus peut ne pas être détectable à partir des données de température côtière si la thermocline n'atteint pas la surface. Une thermocline moins profonde associée à un brassage vertical par le vent plus intense dû à l'accroissement simultané du vent (fig. 2.12) peut entraîner une augmentation de la production primaire et secondaire au cours des saisons d'upwelling. Il est important de noter que les vitesses de vent maximales ne dépassent pas le seuil critique de 6 m.s⁻¹, au delà duquel le brassage par le vent devient un facteur limitant de la production et du succès du recrutement des pélagiques (cf. chapitre 1 et 3).

Ces observations concordent avec une augmentation de la capacité biotique de l'écosystème ivoirien. L'accroissement de la production primaire et secondaire, résultant de l'intensification des upwellings ivoiriens à partir de la fin des années soixante-dix, aurait tout d'abord favorisé le succès du recrutement, conduisant ainsi à une multiplication de la population et à un recouvrement rapide du stock de *S. aurita* après l'effondrement de 1973. On sait qu'un tel recouvrement ne peut se produire que par la succession de forts recrutements. En Côte d'Ivoire, cela implique un accroissement de la production des upwellings (Cury et Roy, 1989; cf. chapitre 3). Cette augmentation de la production aurait ensuite permis à l'écosystème ivoirien de soutenir une biomasse de petits pélagiques planctonophages plus importante et aurait conduit à la situation observée aujourd'hui: des biomasses et des prises en constante augmentation depuis les années quatre-vingt.

Le modèle global intégrant des paramètres climatiques que nous avons proposé s'avère inapte à décrire cette nouvelle situation. Les changements qualitatifs observés dans les populations depuis les années quatre-vingt suggèrent que l'écosystème, dans son ensemble, s'est transformé. Il est alors évident que ce modèle,

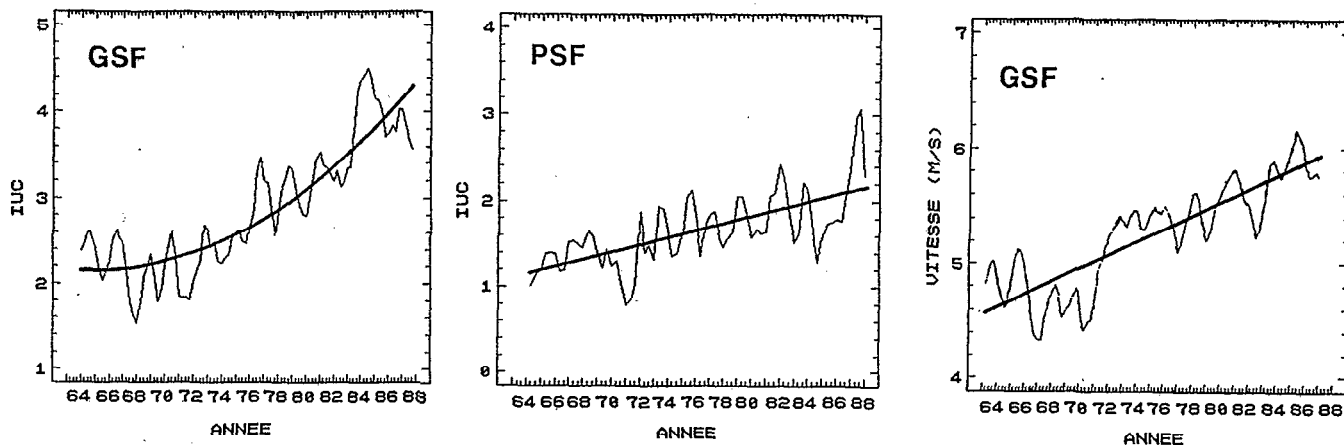


Figure 2.12 : Séries d'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) et de vent ($m.s^{-1}$) par mois, filtrées de la variabilité saisonnière, et tendance de 1964 à 1988 pour la PSF et la GSF devant la Côte d'Ivoire.

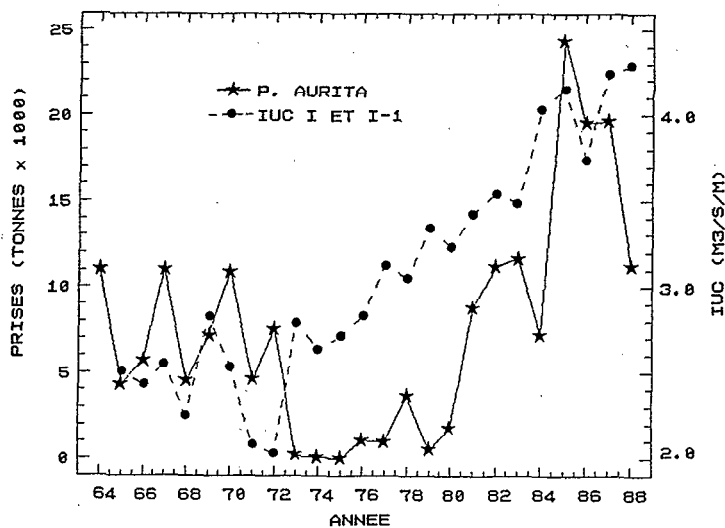


Figure 2.13 : Prises de *S. aurita* (tonnes $\times 10^3$) en Côte d'Ivoire et moyenne des IUC (PSF et GSF) de l'année en cours et de l'année précédente, de 1964 à 1988.

calibré sur des données antérieures, ne peut rendre compte de ces changements. Cependant, la variabilité de l'upwelling serait toujours le facteur déterminant le recrutement et l'abondance (Binet *et al.*, *op. cit.*). Les résultats de ce modèle nous offre une manière simple d'illustrer les changements de l'environnement qui intéressent la dynamique du stock de *S. aurita*. On peut construire un indice d'upwelling composite intégrant l'année en cours et l'année précédente. Cet indice est la moyenne, sur deux années, des IUC de PSF et de GSF. L'évolution comparée de cet indice et des prises de *S. aurita* depuis 1964 jusqu'à 1988, illustre notre propos (fig. 2.13) :

-les premiers signes de recouvrement du stock à partir de 1976-1977, correspondent à une intensification des upwellings (IUC moyen -année en cours et année précédente- dépassant en 1977 les valeurs observées sur la période antérieure);

-l'augmentation des prises à partir de 1980 accompagne celle de l'intensité des upwellings.

Cette intensification des upwellings justifie également les changements observés au niveau des tailles moyennes et de la vitesse de croissance, rendues plus importantes du fait de l'intensification de la résurgence et de la production. D'autre part, cette hypothèse est cohérente avec l'extension de la biomasse à l'ensemble du plateau continental ivoirien qui permet maintenant, du fait de l'augmentation de la production globale, d'entretenir une population plus importante. L'hypothèse d'une intensification de la résurgence ivoirienne sous l'effet du vent est également en accord les observations concernant la diminution de l'influence néritique et du raccourcissement de la chaîne alimentaire dans l'écosystème ivoirien. Les considérations développées par Cury et Fontana (1988) sur les stratégies démographiques de *S. maderensis* et *S. aurita* suggèrent que cette dernière espèce est opportuniste et serait plus apte à profiter d'une intensification de la production. C'est effectivement ce qu'on observe en Côte d'Ivoire où les captures de *S. maderensis* sont restées relativement stables depuis les années soixante-dix.

Il faut cependant noter que cette hypothèse conduit à l'établissement d'un schéma de circulation différent de celui sur lequel s'appuie l'hypothèse de Binet *et al.* (*op. cit.*). En effet d'après les observations réalisées dans les upwellings de la façade ouest-africaine, une intensification de la composante parallèle à la côte du transport d'Ekman entraîne généralement une modification de la structure verticale des courants, le sous-courant ayant tendance à s'éloigner vers le large et à disparaître des petits fonds (Smith, 1981; Rébert, 1983; Mittelstaedt, 1983). Une telle situation se traduirait en Côte d'Ivoire par une intensification de la circulation vers l'est, à l'inverse du schéma proposé par Binet *et al.* (*op. cit.*). Le déplacement du coeur de l'upwelling vers l'est pendant la GSF depuis le début des années quatre-vingt (Arfi *et*

al., à paraître) ne peut être expliqué par nos observations. L'upwelling ivoiro-ghanéen étant le résultat d'interactions complexes entre différents mécanismes physiques (cf. chapitre 1), qu'un seul facteur ne puisse expliquer l'ensemble des changements observés dans la dynamique des résurgences paraît cependant concevable.

Les données disponibles aujourd'hui ne permettent de discriminer l'une ou l'autre de ces hypothèses. L'absence de série continue de mesures de production primaire et secondaire rend difficile toute extrapolation, à partir de l'IUC, concernant la production globale de l'écosystème. L'existence de tendance similaire dans des séries peut être fortuite, et en l'absence de mesure directe permettant d'étayer le processus proposé, on doit se garder de toute conclusion hâtive. Un modèle numérique de la dynamique de la circulation sur le plateau continental, comparant les structures avant et après 1975 apparaît à l'heure actuelle comme un des seuls outils capable de résoudre ces difficultés.

2.4-CONCLUSION

Les deux exemples traités soulignent l'existence d'une adaptabilité et d'une réponse des stocks à la variabilité des conditions environnementales en Afrique de l'Ouest. On peut être tenté de développer à partir de ces résultats des modèles prédictifs d'une année à l'autre. L'intérêt de développer de tels modèles ne nous semble pas être toujours un objectif pertinent pour la recherche. L'adaptabilité et la polyvalence des pêcheries artisanales les rendent en effet particulièrement aptes à prendre en compte et à exploiter les changements de la ressource. Ces caractéristiques limitent d'autant l'intérêt de prédire à court terme. Les défis que ces pêcheries lancent aux scientifiques sont de toute autre nature, une première étape serait de développer des outils permettant d'intégrer la complexité et les multiples contraintes qui conditionnent la dynamique de ces systèmes. Les règles et les objectifs qui orientent la recherche et l'aménagement dans des pêcheries industrielles, ne sont pas toujours les plus pertinents pour les pêcheries des PVD. Ils ne sont pas toujours transposables pour la gestion et l'aménagement des ressources instables que sont les espèces pélagiques côtières des upwellings.

Parmi les modèles bâtis, certains d'entre eux se sont avérés robustes à l'épreuve du temps, et leur validité a pu être étendue à d'autres espèces. Par contre, d'autres s'avèrent incapables de décrire le système sur la période récente. Une analyse erronée ne semble pas être la cause de cet échec, une transformation de l'ensemble de l'écosystème semble plutôt devoir être envisagée. Face à ces problèmes, on pourrait alors être tenté de considérer ces recherches comme peu valorisantes. De telles considérations ont été récemment évoquées par Walters et Coolie (1988) pour mettre en doute l'intérêt de poursuivre de telles recherches. A ces arguments, on peut opposer l'intérêt qu'offrent aux scientifiques ces modèles comme outils de

compréhension de la dynamique d'un système. Sans une connaissance des processus contrôlant la dynamique d'une pêcherie et face aux questions posées par les changements climatiques à grande échelle qui semblent se dessiner pour les prochaines décennies, la recherche sera démunie pour tenter d'évaluer l'impact de ces changements. Nous ne prétendons pas pouvoir à l'heure actuelle offrir des certitudes quant au devenir des ressources face aux bouleversements climatiques qui s'annoncent, ces connaissances offrent cependant la possibilité de choisir parmi les nombreux scénarios possibles, ceux qui paraissent les plus probables.

année	quinz. arrivée	Temp. q.-2	Temp. q.-1	Temp. q
1975	24	20,8	21,0	20,0
1976	24	20,0	19,2	20,0
1977	23	23,9	23,8	19,0
1978	22	23,9	24,1	21,8
1979	1	22,0	19,2	19,0
1980	23	25,2	22,0	22,2
1981	22	23,5	22,4	22,3
1982	1	23,2	20,8	19,3
1983	24	23,8	20,1	18,3
1984	23	26,2	24,3	22,5
1985	23	24,0	22,1	19,8

Tableau 2.1 : Quinzaine d'arrivée du thiof et température de surface à Kayar mesurée simultanément et une ou deux quinzaines auparavant.

année	prises totales	S. mader.	S. aurita	B. auritus	S. japo.	divers	effort	PUE
1966	23468	9346	5258	3662	341	4816	3420	7,73
1967	34457	12253	7506	6712	2356	5631	3746	10,13
1968	29100	14012	4296	5225	582	4985	4073	7,34
1969	23652	6382	6732	2769	1064	6706	3616	5,59
1970	26886	5991	10908	3603	2652	6733	5716	4,78
1971	28743	9227	4932	2789	5241	6554	5484	5,4
1972	28564	11518	8381	3086	3513	2066	3930	6,69
1973	9146	5539	181	1395	217	1813	2483	3,20
1974	11095	7610	268	1859	61	1296	2024	4,94
1975	11568	8637	10	1860	1	1060	1768	8,11
1976	17434	12407	1506	2582	11	928	1824	11,40
1977	24605	18335	1046	3635	0	1483	2003	13,07
1978	20826	11598	3795	1480	6	947	2200	10,18
1979	18301	15566	445	1356	0	924	2681	6,85
1980	14543	8421	1811	2661	0	1650	2409	5,75
1981	21932	9879	8775	2431	7	1073	2207	9,43

Tableau 2.2 : Evolution des prises (tonnes), de l'effort de pêche (24h de recherche) et des PUE (tonnes par 24h de recherche des différentes espèces pélagiques de Côte d'Ivoire exploitées par les senneurs abidjanais entre 1966 et 1981.

année	indus.	artis.	année	indus.	artis.
1963	500	-	1976	1049	-
1964	10900	-	1977	937	-
1965	4300	-	1978	3629	-
1966	5774	-	1979	454	1265
1967	11022	-	1980	1827	908
1968	4433	-	1981	8782	1515
1969	7115	-	1982	11207	6200
1970	10911	-	1983	11681	15356
1971	4471	-	1984	7168	12043
1972	7560	-	1985	24387	18500
1973	181	-	1986	19510	20000
1974	45	-	1987	19609	14000
1975	9	-	1988	11300	5968

Tableau 2.3 : Prises (tonnes) de *S. aurita* de la pêche industrielle et artisanale en Côte d'Ivoire de 1963 à 1988, (d'après Pezennec *et al*, à paraître). Les écarts observés entre ce tableau et le tableau 2.2 proviennent d'une mise à jour récente des données (O. Pezennec, comm. pers.).

UNE FENETRE ENVIRONNEMENTALE OPTIMALE POUR LE SUCCES DU RECRUTEMENT DES ESPECES PELAGIQUES COTIERES (*)

INTRODUCTION

Une grande part de la variabilité naturelle des ressources pélagiques trouve son origine dans le recrutement (Sissenwine, 1984). Dans une revue des hypothèses concernant la variabilité du recrutement, Lasker (1989) a identifié jusqu'à huit processus susceptibles d'influencer le succès de la reproduction. Parmi ceux-ci, les processus environnementaux apparaissent comme déterminants (Cushing, 1982). L'hypothèse de la "coïncidence" émise par Cushing (1975) et celle de la "stabilité" développée par Lasker (1975, 1981) apparaissent étant comme les processus environnementaux susceptibles de contrôler le succès du recrutement des espèces pélagiques côtières. Une autre hypothèse suggère que la dispersion des larves par le jeu des courants, pourrait également contribuer de façon significative à la variabilité du recrutement dans les upwellings (Parrish *et al.*, 1981; Parrish *et al.*, 1983). Récemment, la théorie des "membres-vagabonds" développée par Sinclair (1988) s'oppose aux approches énergétiques classiques pour lesquelles la disponibilité de la nourriture est le facteur limitant. Cet auteur souligne l'importance pour les populations des phénomènes spatiaux comme l'effet de la taille des aires de rétention larvaire. Il rappelle également qu'une des contraintes majeures des stratégies de reproduction est le retour aux frayères d'origine, contrainte qui est soumise aux aléas de l'environnement dans un milieu dispersif comme l'océan.

Afin d'explorer les effets de l'environnement sur le recrutement des espèces pélagiques des upwellings, nous avons retenu les hypothèses de la "stabilité" (Lasker) et de la "coïncidence" (Cushing). L'effet de la dispersion considéré par Parrish *et al.* (1983) ne sera pas pris en compte, les espèces pélagiques côtières des upwellings visant à se reproduire hors des zones et des périodes caractérisées par une dérive superficielle importante. Ce point sera abordé dans le détail dans le chapitre 4.

(*) *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, , 1989, 46, 4, p670-680.

3.1-UN SCHEMA THEORIQUE POUR LE SUCCES DU RECRUTEMENT DANS LES UPWELLINGS

S'interroger sur le déterminisme du recrutement conduit à analyser les facteurs permettant d'assurer la survie des larves. En effet, pour les espèces pélagiques côtières, la survie au cours des premiers stades larvaires joue un rôle important pour le recrutement futur, des mortalités massives pouvant entraîner l'échec d'une reproduction et plus tard du recrutement.

L'hypothèse de la coïncidence est fondée sur une contrainte alimentaire : le succès du recrutement est assuré quand la production de larves coïncide avec celle de leurs proies. Pour Lasker, la contrainte n'est pas la quantité de nourriture produite mais sa disponibilité : des vents trop forts engendrent des turbulences qui désagrègent les essaims de plancton, faisant ainsi descendre leur densité au dessous du seuil minimal pour assurer la survie larvaire. Cette hypothèse, fait intervenir la notion de stabilité dans les couches superficielles, elle met en oeuvre un processus physique, bien que la nourriture soit également le facteur permettant ou non la survie des larves.

Dans les upwellings, intensité de la résurgence et vitesse du vent sont étroitement corrélés (cf. chapitre 1). La turbulence, qui est estimée par le cube de la vitesse du vent (Niiler et Kraus, 1977; Elsbery et Garwood, 1978), va donc s'accroître simultanément avec l'intensification d'une résurgence (chapitre 1, fig. 1.5).

Ces remarques nous amènent à bâtir le schéma théorique suivant pour expliquer la variabilité du succès du recrutement dans les zones d'upwelling (fig. 3.1) :

-dans des upwellings faibles à modérés, le brassage par le vent ne dépasse pas une certaine limite. L'accroissement de la production primaire et secondaire qui résulte d'une intensification de la résurgence, permet d'accroître la survie larvaire. Recrutement et upwelling sont positivement corrélés. La production de nourriture est alors le facteur limitant;

-dans les upwellings de forte intensité, le brassage sage par le vent conduit à désagréger les essaims de nourriture et de larves, limitant ainsi la survie des larves pendant la période critique. Recrutement et intensité des résurgences sont alors corrélés négativement. Dans cette gamme d'intensité d'upwelling, le facteur limitant est la turbulence engendré par le vent;

-il existe une valeur optimale du vent pour laquelle les effets de ces deux facteurs limitant seraient minimisés.

3.2-VALIDATION DU SCHEMA THEORIQUE

La validation du schéma théorique pose certaines difficultés méthodologiques. En effet, l'environnement n'est pas le seul facteur qui influence le recrutement. On ne peut négliger les effets de densité-dépendance, relatifs à la taille du stock parental. Un traitement multivarié, permettant de séparer la contribution de la relation stock-recrutement de celle de l'environnement, s'avère donc nécessaire. D'autre part, la relation que nous voulons tester n'est pas linéaire, utiliser les outils classiques de la statistique en choisissant *a priori* une transformation des variables, limiterait d'autant la validité de notre démonstration. Des outils exploratoires comme celui développé par Breiman et Friedman (1985) s'avèrent ici particulièrement utiles. Cette méthode permet d'explorer les relations existant entre des variables, sans émettre d'hypothèse restrictive sur la forme de ces relations.

Cet algorithme calcule par itérations successives et de façon empirique, les transformations à appliquer à une variable dépendante et à des variables explicatives de façon à maximiser le coefficient de corrélation entre ces variables. L'unicité de ces transformations a été démontrée (Breiman et Friedman, 1985). L'algorithme converge vers une solution optimale et produit, non pas une équation, mais une transformation empirique lissée de l'ensemble des points pour chacune des variables. Les formes de ces transformations sont ensuite visualisées en traçant chacune des variables transformées en fonction des variables originelles. Cet algorithme diffère de ceux utilisés traditionnellement en statistique par le fait qu'aucune hypothèse restrictive n'est émise au préalable sur la forme, l'appartenance à une famille connue ou la monotonie de la transformation. Une estimation du pourcentage de variance expliquée par ces transformations est donnée, elle permet d'évaluer la pertinence du choix du modèle.

Cette méthode exploratoire a été utilisée en océanographie par Mendelsshon et Cury (1987, 1989), Mendelssohn et Mendo (1987) et Roy (à paraître). Comme dans toute analyse empirique, l'interprétation des transformations obtenues doit être effectuée avec précaution, les formes obtenues doivent impérativement être validées par une interprétation correspondant à un processus connu ou réaliste. Des tests complémentaires sont réalisés en observant la stabilité des transformations obtenues en supprimant une ou plusieurs variables explicatives.

3.3-RECRUTEMENT ET INTENSITE DES RESURGENCES DANS LES PRINCIPAUX UPWELLINGS MONDIAUX

La validité du schéma théorique est testée à l'aide de cet outil statistique dans trois des principales régions d'upwelling mondiales pour lesquelles les données des

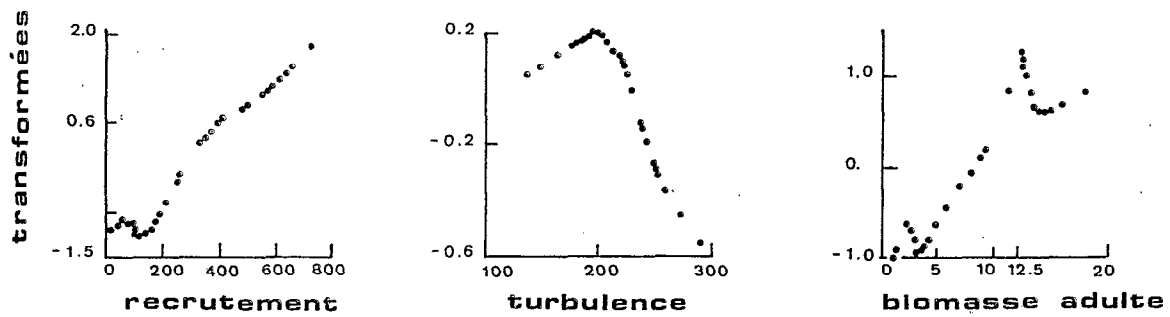
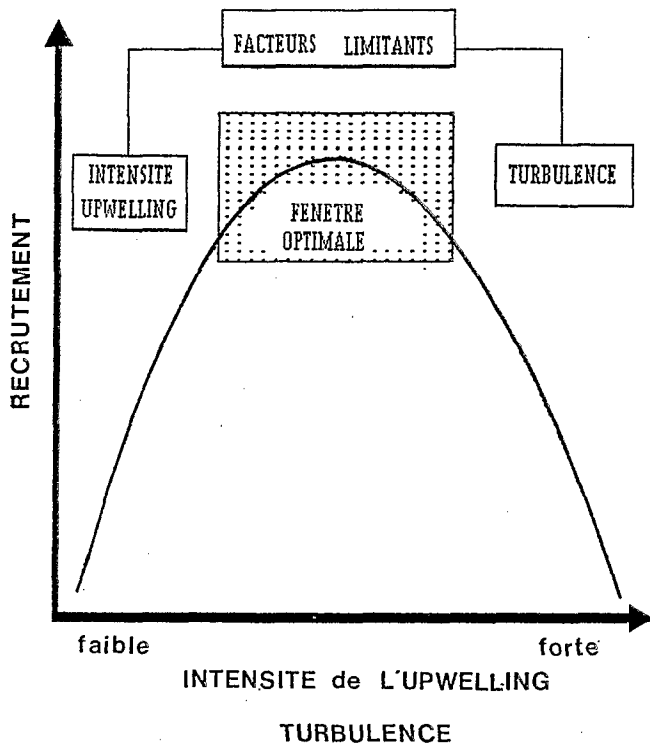


Figure 3.2: Transformations optimales du recrutement (nb. de recrues x 10^9), de la turbulence ($m^3 \cdot s^{-3}$) et de la biomasse d'adultes ($t \times 10^6$), pour l'anchois du Pérou.

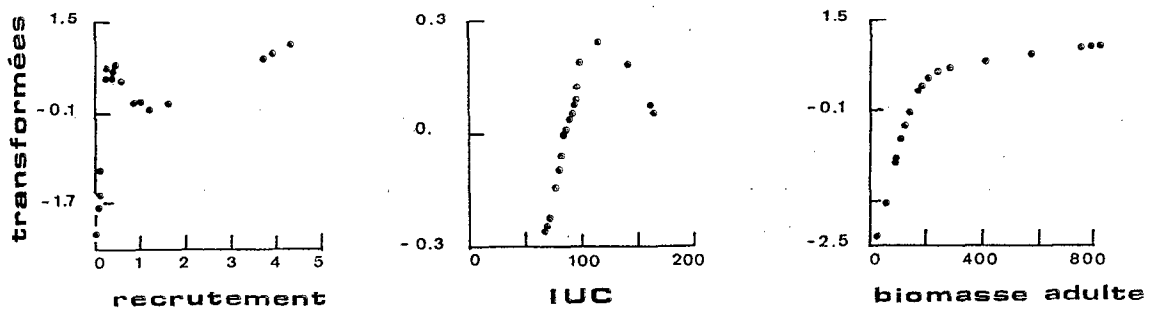


Figure 3.3: Transformations optimales du recrutement (nb. de recrues x 10^9), de l'indice d'upwelling ($m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100m^{-1}$) et de la biomasse d'adultes ($t \times 10^3$), pour la sardine du Pacifique.

pêcheries pélagiques sont accessibles. La pêcherie sud-africaine n'a pu être traitée, faute de données.

3.3.1-L'anchois du Pérou

La dépendance du recrutement de l'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*) vis à vis des facteurs environnementaux a été soulignée (Walsh *et al.*, 1980; Mendelsohn et Mendo, 1987), de même que l'existence d'une relation avec la biomasse d'adultes (Csirke, 1980; Santander, 1987). Les données utilisées proviennent d'une synthèse des aspects biologiques et environnementaux de la pêcherie péruvienne (Pauly et Tsukayama, 1987). Le recrutement annuel (nombre de poissons âgés de trois mois) et la biomasse d'adultes sont issus d'une analyse des populations virtuelles de 1953 à 1982 (Pauly *et al.*, 1987) (1). L'effet du vent et celui de l'upwelling sont estimés à partir d'un indice annuel caractérisant la turbulence (vitesse du vent au cube) dans la zone de reproduction (Mendo *et al.*, 1987). Nous n'avons pas pris en compte un indice d'upwelling car turbulence et IUC sont étroitement corrélés; l'introduction de ce paramètre n'améliore pas l'ajustement.

La transformation estimée pour le recrutement est pratiquement linéaire (fig. 3.2). Celle de la turbulence est un forme de dôme avec un maximum autour de $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-3}$, ce qui correspond à une valeur de vent située entre 5 et 6 m.s^{-1} (fig. 3.2). La transformation du stock parental croît de façon linéaire avec cependant un décrochement pour les fortes valeurs (fig. 3.2). Ces transformations permettent d'estimer 70% de la variance de la série de recrutement. La forme de ces transformations suggère que le recrutement est corrélé de façon positive avec la biomasse d'adulte. La relation entre recrutement et turbulence est non-linéaire. Elle traduit qu'un accroissement de l'upwelling a un effet bénéfique sur le recrutement pour les valeurs de vent n'excédant pas 5-6 m.s^{-1} . Pour upwellings plus forts, le brassage par le vent a un effet négatif sur le recrutement.

3.3.2-La sardine du Pacifique

Cette analyse est basée sur les données de MacCall (1979) concernant la biomasse d'adultes (poissons âgés de 2 ans et plus) de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax caerulea*) et le recrutement (classe d'âge de 2 ans) calculé par une analyse de cohorte. Un indice d'upwelling annuel est calculé à partir des données

(1) Une correction et une mise à jour de ces données sont parues en 1989 (Pauly *et al.*, 1989). Une analyse effectuée à partir de ce nouveau jeu de données confirme la validité de nos résultats (Mendelsohn, 1989).

mensuelles d'intensité de l'upwelling à la latitude de Monterey (Bakun, 1973). Les transformations ont été calculées en associant l'indice d'upwelling et la biomasse d'une année avec le recrutement dont cette biomasse est issue, c'est à dire l'indice de recrutement estimé deux ans auparavant.

La transformation du recrutement (fig. 3.3) présente une forte pente positive pour les faibles valeurs, suivie d'une légère décroissance et croît à nouveau de façon linéaire pour les valeurs supérieures à $1,0 \times 10^9$. La transformation de l'indice d'upwelling est en forme de dôme avec un point d'inflexion autour de $120 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot 100\text{m}^{-1}$ (fig. 3.3), cette valeur correspond à une composante de vent parallèle à la côte d'environ $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. La transformée de la biomasse montre une forme très proche d'une relation stock-recrutement de Beverton et Holt (fig. 3.3). Ce modèle permet d'expliquer 87% de la variance du recrutement. Ces résultats peuvent être interprétés de la manière suivante :

-le recrutement, après avoir été transformé suivant le modèle de la figure 3.3, est corrélé de façon positive avec l'intensité de l'upwelling pour des vents inférieurs à $5\text{-}6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, et décroît ensuite quand la vitesse du vent dépasse ce seuil;

-il existe une relation de densité-dépendance entre la biomasse d'adultes et le recrutement.

3.3.3-Les stocks ouest-africains

Pour les différents stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest, des données de recrutement ne sont disponibles que pour la pêcherie de sardines marocaine (*Sardina pilchardus*). Concernant les stocks de sardinelles du Sénégal et de Côte d'Ivoire, seules des données de PUE sont disponibles. Afin de conserver une unité dans notre démonstration et de la simplifier, nous ne traiterons pas ces deux dernières pêcheries, cependant on pourra se reporter à l'article original dans lequel le traitement de ces exemples est détaillé.

Le recrutement des sardines dans la pêcherie marocaine est estimé à partir des PUE d'âge 0 et 1 (Belvèze et Erzini, 1983; Belvèze, 1984). Un indice annuel de la turbulence est calculé d'après les données mensuelles à 28°N durant la période de reproduction (octobre à avril) (Belvèze 1984).

Les transformations permettent d'expliquer 21% de la variance observée dans le recrutement. La prise en compte de la biomasse d'adulte (non disponible) aurait sans doute permis d'accroître de façon significative la part de la variance expliquée. La transformée du recrutement à l'allure d'une transformation

logarithmique (fig. 3.4). Celle de la turbulence est en forme de dôme, avec un point d'inflexion situé autour de $120 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$, ce qui correspond à une vitesse de vent voisine de $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (fig. 3.4).

3.4-UNE FENETRE ENVIRONNEMENTALE OPTIMALE POUR LE RECRUTEMENT

Pour les trois zones d'upwelling analysées et les espèces considérées, la forme de la relation entre le recrutement et l'intensité des upwellings est en forme de dôme. Le point d'inflexion se situe toujours, quelque soit la zone, autour de $5-6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Pour des valeurs de vent inférieures à ce seuil, intensité de l'upwelling et succès du recrutement sont positivement corrélés, la production est alors le facteur limitant le succès du recrutement. Pour des valeurs de vent supérieures, une intensification de la résurgence a des conséquences néfastes sur le recrutement, le brassage par le vent est alors le facteur limitant. Ces résultats sont en accord avec le schéma théorique proposé. Deux facteurs limitant conditionnent le succès du recrutement, la relation entre ce paramètre et l'intensité des upwellings est en forme de dôme et il existe une valeur optimale unique qui maximise le succès du recrutement des pélagiques côtiers dans les zones d'upwelling.

Parrish *et al.* (1983) ont souligné l'importance du transport vers le large (composante normale à la côte du transport d'Ekman) dans les upwellings, une trop forte dérive pouvant entraîner une dispersion des larves et être préjudiciable pour le recrutement. La vitesse du vent et l'intensité de ce transport étant étroitement corrélés (cf. chapitre 1), il est difficile de séparer les effets de ce processus de celui également néfaste de la turbulence. Cependant, l'existence d'une valeur optimale de vent, commune aux différentes régions et quelque soit la latitude, permet de penser que le brassage par le vent est sans doute le facteur dominant. En effet, si la contribution du transport d'Ekman est prédominante, sa variation, pour des vitesses de vent identiques, entre des régions situées à des latitudes différentes, ne peut conduire à la mise en évidence d'une valeur de vent optimale commune à l'ensemble des zones. D'autre part, les espèces pélagiques ont pour la plupart développé des stratégies de reproduction visant à éviter les zones et les périodes caractérisées par une dérive importante vers le large (cf. chapitre 4).

Une vitesse de vent de $5-6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ a une signification physique et biologique. Concernant la dynamique des couches superficielles de l'océan, $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ est considérée comme la valeur à partir de laquelle la tension du vent exerce un mélange significatif au sein de la colonne d'eau (Kullenberg, 1976, 1978). D'un point de vue biologique, $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ est aussi une valeur seuil à partir de laquelle le brassage par le vent désagrège les essaims de plancton (Therriault et Platt, 1981, Demers *et al.*, 1987). Ces auteurs ont montré que si la vitesse du vent dépasse ce seuil, le brassage des couches

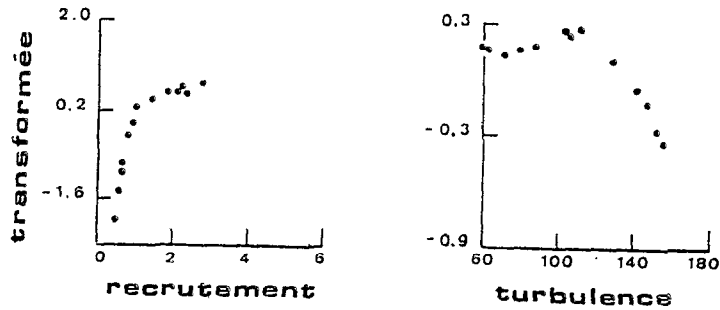


Figure 3.4: Transformations optimales du recrutement ($t \times \text{jour}^{-1}$) et de la turbulence ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$) pour la sardine du Maroc.

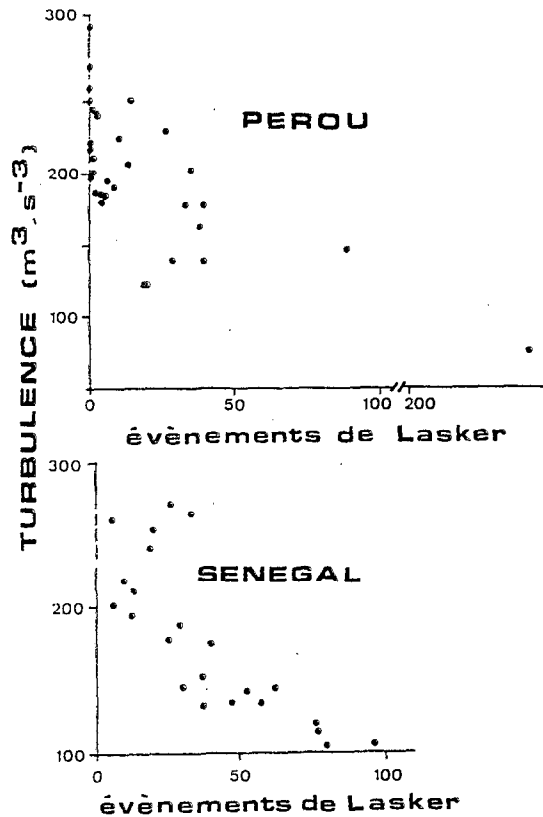


Figure 3.5: Relation entre l'indice annuel de la turbulence ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$) et l'occurrence des "événements de Lasker" au Pérou et au Sénégal (d'après Mendelssohn et Mendo, 1987 et les données de la station météorologique de Dakar-Yoff). Le nombre "d'événements de Lasker" est le nombre de périodes de 4 jours pendant lesquelles le vent n'excède pas $5,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$.

superficielles devient le facteur dominant de la variabilité des essaims de plancton. Au dessous de ce seuil, cette variabilité serait le reflet de processus biologiques. L'existence d'une valeur de vent située autour de 5-6 m.s⁻¹, optimale pour le recrutement, est donc en accord avec la dynamique que l'on observe au niveau du plancton qui constitue la nourriture des larves.

L'hypothèse de la stabilité de Lasker fait référence, non pas à une vitesse de vent donnée, mais à la succession de périodes de calmes et de coups de vent, dont les effets sur la survie larvaire ont été confirmés par Peterman et Bradford (1987) et Wroblewski *et al.* (1989). Bien qu'ayant travaillé à partir de vitesses de vent moyennes et non pas sur des indices reflétant l'occurrence de séquences de vent, nos résultats sont en accord avec ces observations. En effet, le nombre "d'événements de Lasker", défini comme étant le nombre de période de 4 jours pendant lesquelles le vent n'excède pas 5 m.s⁻¹ (Mendelsohn et Mendo, 1987; Pauly, 1989), est corrélé négativement avec la vitesse du vent (fig. 3.5).

CONCLUSION

Dans un article abordant les relations entre l'intensité des upwelling et l'abondance des populations de pélagiques côtiers, Dickson *et al.* (1988) s'interrogeaient sur la signification des corrélations, parfois positives et parfois négatives, entre ces deux facteurs. L'hypothèse de la "fenêtre environnementale optimale" suggère que dans les régions où la vitesse du vent ne dépasse pas le seuil optimal, intensité de l'upwelling et succès du recrutement sont positivement corrélés; dans les régions caractérisées par des vents forts, la corrélation est inversée. Dans les zones où le régime des vents oscille autour de la valeur optimale, la corrélation entre ces deux paramètres est tantôt positive, tantôt négative. Le schéma théorique que nous avons proposé permet de rendre compte d'une relation, entre l'environnement et le recrutement, différente d'une région à l'autre ou d'une époque à l'autre, répondant ainsi aux interrogations soulevées par Dickson *et al.* (1988).

La démarche développée dans ce chapitre illustre l'intérêt d'une approche comparative pour l'étude des relations entre la dynamique des ressources et l'environnement. Une synthèse de quelques unes des hypothèses concernant la variabilité du recrutement dans les zones d'upwelling nous a tout d'abord conduit à bâtir un schéma théorique de la relation entre le succès du recrutement et l'intensité des upwellings. Ensuite, la comparaison des situations observées dans différentes régions, sur différentes espèces, a permis de valider ce schéma et de le calibrer.

LES STRATEGIES DE REPRODUCTION DES CLUPEIDES DANS LES ZONES D'UPWELLING (*)

INTRODUCTION

Il est communément admis que les animaux possèdent une stratégie de reproduction qui a évolué sur le long terme afin d'assurer la survie de leur progéniture (Taylor et Taylor, 1979; Potts et Wootton, 1984). Chez de nombreuses espèces et en particulier pour les espèces pélagiques côtières, le stade larvaire est particulièrement sensible aux fluctuations du milieu (cf. chapitre 3). La survie des larves lors de cette phase critique détermine l'importance des classes d'âge ultérieures (Hjort, 1913). Les stratégies spatio-temporelles de la reproduction des poissons pélagiques, comme celles d'autres espèces côtières, sont le résultat d'une adaptation à certains facteurs environnementaux afin d'assurer la survie larvaire (Garcia, 1977; Fréon, 1988). Une étude comparative, dans différents milieux, de la dynamique spatio-temporelle de la reproduction d'espèces voisines est menée afin d'identifier les processus et les paramètres environnementaux qui jouent un rôle clé (Parrish *et al.*, 1983).

En Afrique de l'Ouest, les upwellings saisonniers ou permanents modifient profondément les conditions trophiques des écosystèmes côtiers (Dessier, 1981; Minas *et al.*, 1982; Binet, 1983). A l'échelle saisonnière, se succèdent des périodes de forts enrichissements caractérisées par une production intense et des périodes où la production est fortement ralentie. Du Maroc au Sénégal, la dynamique des résurgences partage des caractéristiques communes. Le moteur de ces upwellings est le vent. Cependant, l'intensité de ces résurgences est hétérogène et des particularités locales telle que la topographie du plateau continental, l'orientation du vent par rapport à la côte existent d'une région à l'autre (cf. chapitre 1). Devant les côtes ivoiro-ghanéennes et les côtes congo-angolaises, le vent local n'est pas le seul facteur à l'origine de la résurgence, des ondes internes générées dans la partie ouest de l'Atlantique tropical sont en partie responsables du refroidissement observé à la côte (O'Brien *et al.*, 1978; Servain *et al.*, 1982).

(*) *Aquat. Living Resour.*, 1989, 2, p21-29. Par rapport à l'article original, le paragraphe concernant la dynamique temporelle de la reproduction a été sensiblement remanié.

De nombreux travaux de biologie ont été menés au Maroc, au Sénégal, en Côte d'Ivoire-Ghana et au Congo. Ils ont permis pour les différentes espèces de clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *S. maderensis*) de localiser les nurseries et le calendrier de la reproduction. Il apparaît que les schémas de reproduction diffèrent d'une zone à l'autre. Le milieu physique est également hétérogène le long du littoral ouest-africain. Nous examinerons s'il est possible d'interpréter ces schémas de reproduction par la nature des différents écosystèmes côtiers de l'Atlantique tropical.

4.1-LOCALISATION DES ZONES DE REPRODUCTION

4.1.2-Les faits

Les zones de reproduction des clupéidés sont assez bien identifiées le long des côtes ouest-africaines (fig. 4.1). Elles ne sont pas uniformément réparties à l'intérieur des zones d'upwelling (Boëly et Fréon, 1979). Devant la côte marocaine, trois zones de reproduction ont été localisées, elles se situent entre Larache et Casablanca (36°N à 32°N), entre le Cap Ghir et El Ayoun (30°N à 27°N) (Belvèze, 1984) et entre le Cap Bojador et le Cap Barbas (26°N à 22°N) (Conand, 1975; Domanevsky et Barkova, 1976). Dans la zone sénégal-mauritanienne, les reproductions massives se situent sur le banc d'Arguin au sud du Cap Blanc (18°30'N à 21°N) et du sud de la péninsule du Cap Vert jusqu'au littoral de la Sierra Leone (8°N à 14°30'N) (Conand, 1977; Boëly *et al.*, 1982). En Côte d'Ivoire et au Ghana, il semble que la reproduction de *S. maderensis* et *S. aurita* soit mieux répartie spatialement bien que dans certaines zones on observe de plus fortes concentrations de larves. Dans la zone ivoiro-ghanéenne, les principales aires de ponte de *S. aurita* sont situées entre 0° et 2° W à l'est du Cap des Trois Pointes (ORSTOM/FRU, 1976), dans une zone où le plateau continental s'élargit. Au Congo et en Angola, les informations disponibles ne permettent pas de localiser de façon précise les zones de ponte.

La côte située au nord de la presqu'île du Cap-Vert est une zone d'upwelling mais n'est pas une nursery. De même, la région située entre le Cap Barbas et le Cap Blanc où l'upwelling est permanent, n'est pas une zone de reproduction. Il arrive également que les adultes abandonnent au moment de la ponte des zones apparemment favorables pour se reproduire ailleurs. Au Maroc, les adultes quittent les principales zones de pêche situées au coeur de l'upwelling (Safi, Essaouira et Agadir) pour se reproduire plus au sud (Belvèze, 1984).

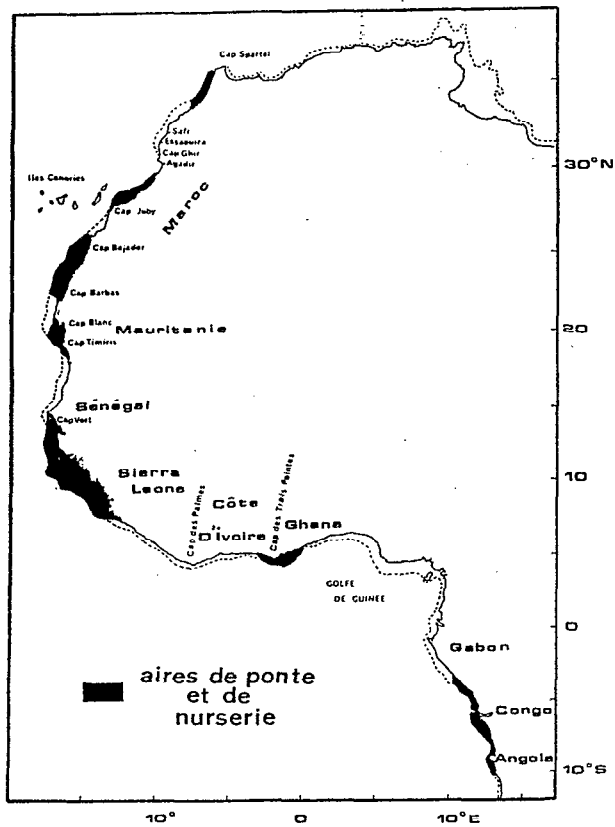


Figure 4.1: Répartition des principales aires de ponte et de nurseries des sardines (*Sardina pilchardus*) et sardinelles (*Sardinella aurita* et *maderensis*) le long des côtes ouest-africaines.

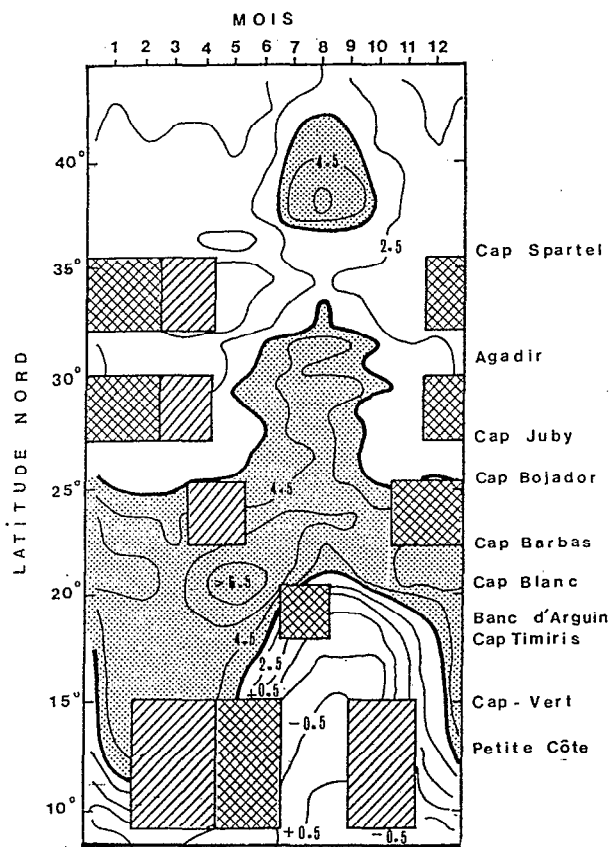


Figure 4.2: Evolution spatio-temporelle des upwellings représentée par les différences de température entre la côte et le large (d'après Wooster *et al.*, 1976) et des principales aires et périodes de reproduction des sardines et sardinelles dans l'Atlantique Est, entre 5° et 45° Nord.

4.1.2-Interprétation

La répartition des aires de reproduction semble indiquer que les aspects trophiques ne sauraient être les seuls paramètres permettant d'expliquer leur localisation. Les zones de reproduction ne correspondent pas toujours aux milieux les plus productifs. Quelles peuvent être les raisons de la distribution discontinue des zones de reproduction ? Ces zones ont-elles une spécificité et présentent-elles un avantage pour la reproduction par rapport à d'autres ?.

Une caractéristique topographique commune aux aires de reproduction en Afrique de l'Ouest semble pouvoir être identifiée (fig. 4.1) : à l'exception de la zone située entre le Cap Spartel et Safi et de la zone congo-angolaise, les nurseries sont situées là où le plateau continental s'élargit. S'y reproduire peut procurer les avantages suivant:

-sur un plateau large et peu profond, les mouvements verticaux les plus intenses se font au niveau de la rupture de pente du talus et non pas à la côte (cf. chapitre 1). Sur le plateau peut se former une cellule de circulation, indépendante de celle observée au delà du talus et qui limite les pertes par advection vers le large. Cette cellule est séparée de celle du large par une zone frontale (Brink, 1983) qui réduit la dérive des larves au delà du plateau. Les larves disposent ainsi de plus de temps pour effectuer leur développement (Binet, 1988).

-sur un plateau large et en présence d'un contre-courant sub-superficiel, le transfert de la production vers l'échelon secondaire se fait plus rapidement et à moindre distance de la côte, permettant ainsi de maintenir une biomasse importante dans la zone littorale (Binet, 1988). Ces structures sont favorables à l'alimentation des larves (Binet, 1988).

-un plateau continental large peut limiter l'action des grands prédateurs océaniques, notamment dans les zones peu profondes près de la bordure littorale. Devant les côtes sénégalaises, les concentrations de thonidés se situent au niveau des accores du plateau, à environ 20 milles du littoral sur la côte sud et à proximité immédiate de la côte au nord de la presqu'île du Cap-Vert où le plateau est étroit. Un plateau continental large peut, vraisemblablement, créer une situation où la probabilité de rencontre avec un prédateur est moindre.

Dans les écosystèmes où les upwellings sont générés par le vent (upwelling au sens d'Ekman), la présence d'une baie ou un changement d'orientation de la côte créent localement des discontinuités et atténuent le transport vers le large. Entre 20 et 25° nord, l'upwelling est permanent mais présente des disparités locales. Dans cette zone, la nursery s'est établie entre le Cap Bojador et le Cap Barbas où

l'intensité de l'upwelling présente un minimum local du fait de l'orientation de la côte. La nursery du Banc d'Arguin, située au sud du Cap Blanc, est également une zone où la dérive des eaux superficielles est atténuée par un plateau continental étendu et par la présence d'une baie peu profonde protégée des vents dominants. Ces particularités topographiques créent des situations favorables à la reproduction, les larves ne sont pas dispersées en dehors des zones côtières et elles disposent de plus de temps pour effectuer leur développement (FAO, 1985; Binet 1988).

La zone de reproduction située au nord du Cap Juby, celle située entre le Cap Bojador et le Cap Barbas, le Banc d'Arguin en Mauritanie, la Petite Côte du Sénégal et le Cap des Trois Pointes sont autant d'exemples où les particularités topographiques (largeur et orientation du plateau continental) semblent jouer un rôle important pour la localisation des nurseries. Ces aspects ne sont sans doute pas les seuls facteurs déterminant la localisation des zones de reproduction, un milieu favorable doit limiter les pertes par advection mais également satisfaire les besoins énergétiques des larves. Dans les upwellings, les poussées zooplanctoniques se font sur le panache des eaux résurgentes (Grall *et al.*, 1974). Dans un upwelling fort, la biomasse de zooplancton peut être repoussée au large (Vives, 1974; Hargreaves, 1978). Cette dispersion de la nourriture est également un des facteurs pouvant expliquer l'absence de nurseries dans les zones d'upwelling intense.

Ces résultats sont en accord avec les observations de Parrish *et al.* (1983) sur les zones de reproduction des clupéidés et des engraulidés dans les principaux upwellings mondiaux.

4.2-DYNAMIQUE TEMPORELLE DE LA REPRODUCTION

4.2.1-Les faits.

Les espèces pélagiques côtières de l'ouest-africain se reproduisent toute l'année avec cependant des pontes saisonnières intenses. Entre le Cap Spartel et le Cap Juby (fig. 4.2), la saison de ponte de *S. pilchardus* a lieu principalement en hiver et secondairement au printemps (Furnestin et Furnestin, 1959; Belvèze et Erzini, 1983). Au large du Sahara (fig. 4.2), entre le Cap Bojador et le Cap Barbas, la ponte principale se situe d'octobre à décembre, une ponte secondaire a lieu en avril-mai (FAO, 1985). Dans la zone sénégal-mauritanienne (fig. 4.2), la reproduction des deux espèces de sardinelles (*S. aurita* et *S. maderensis*) est assez étalée sur un cycle annuel (Boëly *et al.*, 1982). Au Sud du Cap-Vert, les observations menées au cours des années soixante-dix ont permis d'identifier deux périodes d'intense reproduction. La ponte principale a lieu de février à juin (avec un maximum en mai-juin) et une seconde ponte est observée de septembre à novembre (Fréon, 1988). A partir du mois de juin, les adultes quittent la zone sénégalaise et migrent vers le Nord jusqu'au Banc

d'Arguin où une ponte est observée en juillet-août (Boëly *et al.*, 1982). Dans la zone ivoiro-ghanéenne (fig. 4.3), la reproduction de *S. aurita* est maximale au cours des deux saisons d'upwelling, en janvier-février et en juillet-août (ORSTOM/FRU, 1976). La ponte de *S. maderensis* est plus étalée au cours de l'année. Dans la zone congo-angolaise, le schéma de la reproduction de ces deux espèces est identique à celui de la Côte d'Ivoire et du Ghana: la reproduction de *S. aurita* est maximale en mai-juin et celle de *S. maderensis* est étalée au cours de l'année avec cependant une intensification au cours des deux saisons d'upwelling (fig. 4.3) (Ghéno et Fontana, 1981).

Deux comportements opposés apparaissent face à la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest. Du Maroc au Cap-Blanc, la période de reproduction la plus intense se situe en dehors de la phase d'activité ou pendant la période d'activité minimale de l'upwelling : au nord du Maroc, la reproduction a lieu en hiver et au début du printemps, devant la côte du Sahara elle a lieu d'octobre à décembre. Par contre, dans la zone sénégal-mauritanienne, elle semble continue du printemps à l'été mais se déplace du sud vers le nord en suivant la phase de décroissance de l'upwelling (Fréon, 1988). Dans le Golfe de Guinée, les périodes d'intense reproduction coïncident avec les saisons d'upwelling.

4.2.2-Interprétation.

Ces contrastes concernant le calendrier de la reproduction de mêmes espèces ou d'espèces proches sont surprenants. Aux latitudes élevées où les vents sont en général plus forts qu'aux basses latitudes, la reproduction est décalée par rapport aux périodes d'upwelling. Dans les zones moins septentrionales, reproduction et upwelling sont en phase.

Prendre en compte les paramètres contrôlant le succès de la reproduction est une des contraintes que doivent surmonter les populations soumises à une forte variabilité environnementale. Le brassage par le vent et la production de nourriture sont les deux facteurs limitant le succès du recrutement dans les zones d'upwelling (cf. chapitre 3). La relation entre ces deux paramètres étant variable suivant la latitude (cf. chapitre 1), on est amené à étudier leur évolution saisonnière conjointe dans les trois principales zones de reproduction, pour ensuite la confronter au calendrier de la reproduction (fig. 4.4). Il ressort un trait commun à l'ensemble des périodes de reproduction des espèces réparties le long de la côte ouest africaine (fig. 4.4) : leur calendrier semble établi de manière à correspondre aux périodes où la vitesse du vent se situe autour de $6,0 \text{ m.s}^{-1}$. Cette valeur est celle de la fenêtre environnementale optimale pour le recrutement (cf. chapitre 3). Autre point à souligner, l'activité reproductrice se produit indépendamment de la présence simultanée d'une phase d'upwelling . Il semble donc se dessiner le schéma suivant :

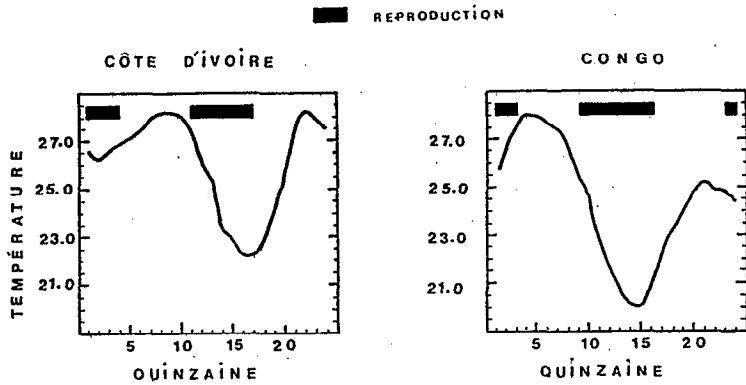


Figure 4.3: Cycle moyen annuel de la température de surface aux stations côtières de Côte d'Ivoire (Abidjan) et du Congo (Pointe Noire) et périodes d'intense reproduction des sardinelles.

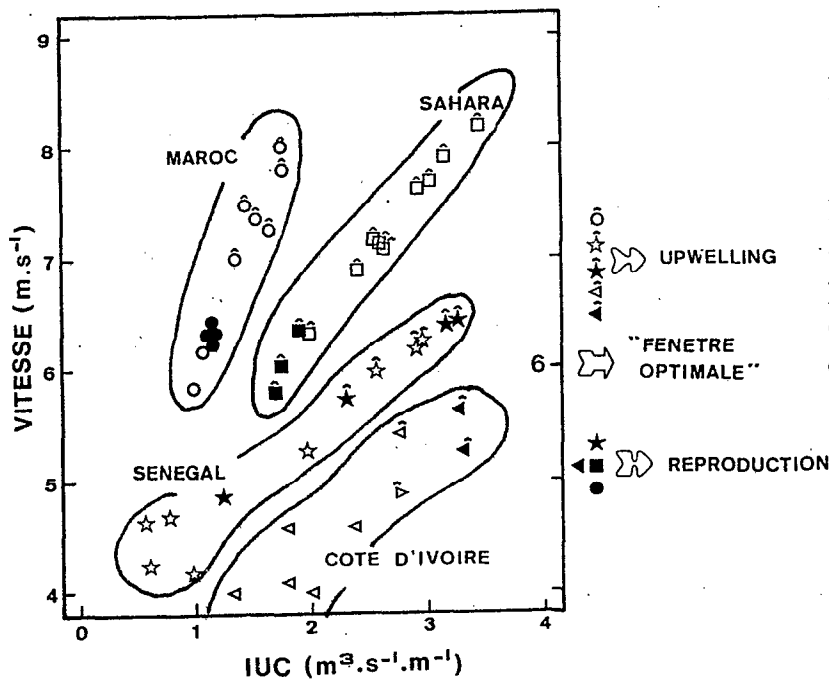


Figure 4.4: Vitesse moyenne du vent (m.s⁻¹) par mois et moyennes mensuelles de l'IUC (m³.s⁻¹.m⁻¹) dans les zones Maroc nord, Sahara nord, Sénégal sud et en Côte d'Ivoire. Les périodes de reproduction ainsi que celles d'upwelling sont repérées pour chacune des zones.

ZONES	MAROC	SAHARA	SENEGAL	COTE D'IVOIRE
upwelling	mars à août	permanent	décembre à mai	juin à septembre
reproduction	nov. à févr.	nov. à janv.	mars à juin	juill. et août

les stratégies de reproduction de ces espèces répondent à un comportement opportuniste qui vise à se rapprocher de la fenêtre optimale :

-dans les régions où la vitesse du vent pendant la période de l'upwelling ne dépasse pas ou reste voisine de $6,0 \text{ m.s}^{-1}$, l'activité reproductrice se développe pendant la résurgence. Une telle stratégie permet à la reproduction d'être en phase avec le maximum de production;

-dans les régions septentrionales où la saison d'upwelling est caractérisée par des vents dépassant cette valeur optimale, le calendrier de la reproduction est décalée par rapport à celui de la résurgence. La reproduction s'effectue pendant les périodes où le vent s'atténue et se situe autour de $6,0 \text{ m.s}^{-1}$. Cette stratégie permet de s'affranchir des effets néfastes consécutifs à un brassage par le vent trop important.

L'intensité du vent serait le facteur déterminant le calendrier de la reproduction dans une zone déterminée. Cette caractéristique des stratégies de reproduction des clupéidés traduit la nécessité d'assurer la survie larvaire en évitant de se reproduire dans les milieux trop turbulents (hypothèse de la stabilité de Lasker).

A cet aspect hydrodynamique, se superposent vraisemblablement des aspects qualitatifs de la production qui ne peuvent être négligés. Un cycle de production déséquilibré (cf. chapitre 1), conduisant à un décalage temporel entre le maximum de production planctonique et la saison d'upwelling, est inadapté si le calendrier de la reproduction n'est pas décalé par rapport à celui de la résurgence. Un tel décalage entre les phases de reproduction et d'upwelling apparaît au Maroc, dans une zone caractérisée par un type de production déséquilibré. Un cycle de production équilibré permet de synchroniser la reproduction avec le développement de l'upwelling (Sénégal-Côte d'Ivoire-Ghana). En Afrique de l'Ouest, la frontière entre les deux types de production se situe au niveau du Cap Blanc, cette frontière correspond sensiblement à celle délimitant les zones où le vent dépasse $6,0 \text{ m.s}^{-1}$ (cf. chapitre 1). On peut alors penser qu'aux contraintes hydrodynamiques subies par les larves se superpose cet aspect qualitatif, en rapport direct avec la nourriture accessible. Lasker (1989) a ainsi résumé l'importance de ces aspects qualitatifs de la production : "... la productivité absolue n'est peut-être pas la variable la plus importante parmi les déterminants de la survie larvaire. L'adéquation des proies aux besoins trophiques des larves serait plus importante, ces agrégations de proies pouvant apparaître par taches au sein de vastes étendues de faible productivité. A l'inverse, même lorsqu'une productivité élevée donne naissance à des concentrations importantes de particules de taille convenable, celles-ci peuvent très bien ne pas convenir aux besoins nutritionnels et à la survie des larves".

Concernant le calendrier de la reproduction, les résultats de Parrish *et al.* (1983) semblent indiquer que les espèces pélagiques côtières ont un comportement visant à minimiser les pertes advectives vers le large en se reproduisant en dehors des périodes d'upwelling maximales. Parmi les exemples que ces auteurs ont traités, seule la reproduction de l'anchois du Pérou, située aux alentours de 8°S, échappe à cette règle, la période d'intense reproduction étant en phase avec la période d'intensité maximale de l'upwelling. Il faut noter que le brassage par le vent dans cette zone ne dépasse pas $220 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ (voir figure 7, *in* Parrish *et al.*, 1983), cette valeur maximale correspond à un vent voisin de $6,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Ces auteurs n'ont pas analysé les stocks ouest-africains, et notamment ceux du Sénégal, de la Côte d'Ivoire et du Congo qui ont un comportement identique à celui de l'anchois du Pérou et sont également situés à des latitudes peu élevées. Dans ces zones, des vents relativement faibles, en dessous du seuil de $6,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, peuvent donner lieu à des résurgences intenses (cf. chapitre 1) où les espèces se reproduisent. Ceci nous amène à penser que le facteur déterminant le calendrier de la reproduction ne serait non pas la dérive vers le large mais le brassage par le vent. En effet, la prise en compte des seuls stocks, situés à des latitudes élevées où seuls des vents forts, le plus souvent supérieurs à $6,0 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, peuvent entraîner une résurgence significative, conduit à observer une concordance entre le calendrier de la reproduction et la période où le transport vers le large est minimal. Cette concordance ne serait que fortuite. Dans les zones étudiées par Parrish *et al.* (*op. cit.*), la nécessité d'éviter les périodes pendant lesquelles le brassage par le vent est intense conduit à se reproduire pendant les périodes de faible activité du vent et donc pendant celles où la dérive vers le large est également minimale. Ces remarques ne remettent évidemment pas en cause les conclusions de ces auteurs concernant la nécessité pour les espèces de se reproduire en dehors des zones où la dérive vers le large est intense.

4.3-LES STRATEGIES DE REPRODUCTION FACE A LA VARIABILITE DE L'ENVIRONNEMENT

Les upwellings sont des milieux fluctuants soumis à une variabilité couvrant un large domaine de fréquences. En Afrique de l'Ouest, les stratégies de reproduction des clupéidés semblent étroitement associées à la variabilité saisonnière de l'environnement. Cependant, des fluctuations inter-annuelles peuvent perturber le schéma saisonnier et modifier d'une année à l'autre les caractéristiques du milieu. Les stratégies de reproduction s'adaptent-elles à cette variabilité ? Nous tenterons de répondre à cette question en examinant les Rapports Gonado-Somatiques (RGS) de *S. aurita*, obtenus à partir de l'échantillonnage réalisé au Sénégal depuis la fin des années 1970 dans des upwellings d'intensité variable. Une forte variabilité inter-annuelle des RGS de *S. aurita* au Sénégal a été constatée par Fréon (1988), cet auteur l'attribue aux conditions climatiques.

L'évolution mensuelle des RGS au cours de la saison d'upwelling va nous permettre d'estimer la période de ponté et d'examiner ensuite si des modifications du calendrier de la reproduction se produisent suivant l'intensité des upwellings. Les observations couvrent la période 1977-1988 avec cependant des données manquantes de 1981 à 1983 et en 1986. La vitesse moyenne du vent de décembre à mai, entre 1977 et 1988, permet de classer les saisons d'upwelling en deux catégories : upwelling fort si la vitesse moyenne du vent est supérieure à $5,0 \text{ m.s}^{-1}$, upwelling faible dans les autres cas. Le choix de $5,0 \text{ m.s}^{-1}$ n'est pas arbitraire et fait référence à la fenêtre environnementale optimale. Cette classification conduit à calculer deux séries moyennes, constituées par les moyennes mensuelles des RGS. L'examen de ces deux séries aboutit aux constatations suivantes :

-quand le vent moyen en période d'upwelling ne dépasse pas $5,0 \text{ m.s}^{-1}$ (1978, 1979, 1984, 1987, 1988), les valeurs maximales de RGS sont observées en mars (fig. 4.6);

-quand le vent moyen dépasse ce seuil (1977, 1980, 1985), les RGS sont maximum en mai (fig. 4.6), précédant de peu la phase de relaxation de l'upwelling. Ce décalage du maximum des RGS peut être interprété comme le signe d'un retard de l'activité reproductrice de l'espèce.

Une modification du calendrier de la reproduction semble se produire suivant l'intensité du vent en saison d'upwelling : pour des vents inférieurs à $5,0 \text{ m.s}^{-1}$, upwelling et reproduction sont en phase; pour des valeurs supérieures, la reproduction se fait pendant la phase de relaxation de l'upwelling. Les stratégies de reproduction des sardinelles devant le Sénégal semblent répondre aux fluctuations inter-annuelles de l'environnement. L'hypothèse permettant d'expliquer ces modifications pourrait être la nécessité de se reproduire dans des conditions favorables pour assurer la survie des larves, en évitant de se reproduire dans des milieux trop turbulents. Pour des raisons équivalentes à celle soulignées dans le paragraphe concernant le calendrier de la reproduction, les aspects trophiques peuvent également être un paramètre important. Des modifications qualitatives de la production (cycles équilibrés-déséquilibrés) peuvent apparaître suivant l'intensité du vent (cf. chapitre 1). Des aspects trophiques, comme la nourriture disponible pour les adultes, peuvent influencer la maturation sexuelle; ils sont également susceptibles de rendre compte d'une modification du calendrier de la reproduction.

Cet exemple illustre l'adaptabilité des stratégies de reproduction des clupéidés face aux fluctuations inter-annuelles du milieu. Une modification semblable du calendrier de la reproduction, suite à une intensification de l'upwelling, a été observée sur le stock de sardines de Californie au cours des années cinquante (Dickson *et al.*, 1988). Des faits identiques ont été observés pour l'anchois du Pérou depuis le début des années quatre-vingt, il semble cependant que, pour cette espèce, la dynamique de

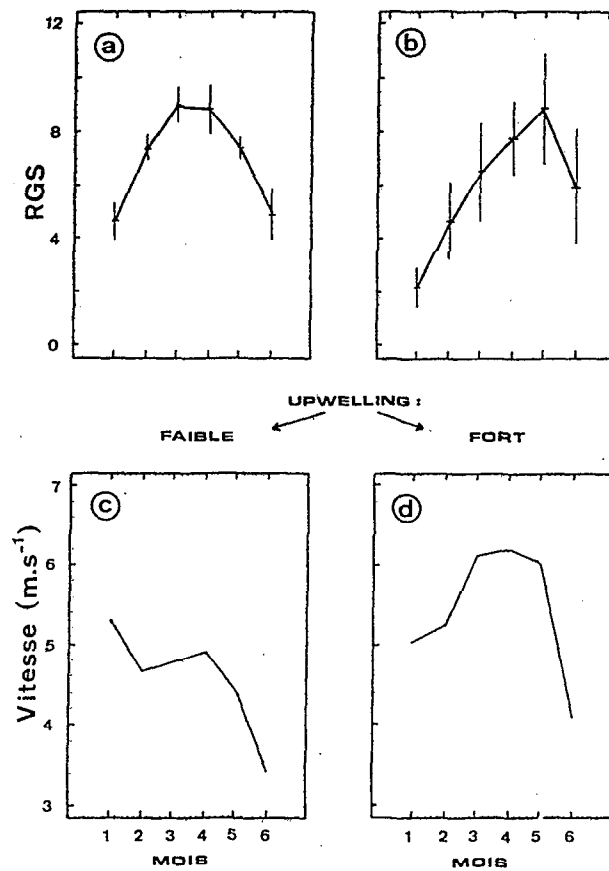


Figure 4.5: Moyennes mensuelles des Rapports Gonado-Somatiques (RGS) en période d'upwelling faible (a) et fort (b) au Sénégal. Valeurs moyennes par mois de la vitesse du vent ($m.s^{-1}$) au Sénégal pour des saisons d'upwelling faible (c) et fort (d).

l'environnement ne soit pas en cause, des changements de comportements de la population en seraient responsables (Pauly et Soriano, 1987).

CONCLUSION

Dans l'étude spatiale et temporelle de la reproduction il est apparu que l'hydroclimat joue un rôle important. Les mortalités différentielles des larves dues à des reproductions dans des strates spatio-temporelles plus ou moins favorables ont vraisemblablement fait émerger des comportements ou stratégies telle la dynamique temporelle de la reproduction ou les migrations liées à la ponte. La sélection naturelle a favorisé et favorise les individus qui possèdent un comportement assurant un meilleur succès de la reproduction.

Il existe de nombreux contre-exemples où les observations ne valident pas le schéma proposé. Si des saisons de reproduction intense sont observées, il n'en demeure pas moins que la reproduction des espèces tropicales s'étale tout au long du cycle annuel. De même, des pontes secondaires ont lieu dans des zones où le plateau continental est étroit et où la stabilité est faible (par exemple sur la côte nord du Sénégal). De nombreuses "écarts" au schéma présenté existent et sont autant de faits qui contredisent l'existence d'un modèle simple de la dynamique de la reproduction. Face à un environnement capricieux, les poissons pélagiques côtiers des upwellings, espèces à vie courte, ne peuvent se permettre de concentrer leur activité de reproduction sur une seule période de l'année. Les risques encourus par une population composée d'un faible nombre de classes d'ages seraient alors trop importants (Paulik, 1981). Les zones d'upwelling sont composées de structures hétérogènes plus au moins propices et variables dans le temps et l'espace. Cette hétérogénéité crée de multiples situations ponctuellement favorables mais au devenir incertain. Une stratégie opportuniste de ponte conduit à exploiter ces événements au caractère imprévisible. Les écarts au modèle théorique qui suppose un environnement stable et reproductible d'une année à l'autre, sont alors inévitables. Certaines pontes vont évoluer dans un milieu défavorable, leur succès sera alors compromis. Cependant, face à l'importante variabilité et au caractère imprévisible des milieux tropicaux, la reproduction dans des zones spatio-temporellement moins favorables pourrait constituer un mécanisme régulateur. Pour des situations climatiques anormales ces pontes, auparavant peu profitables, seraient nécessaires au renouvellement de la population. L'adaptabilité des mécanismes de la reproduction, c'est à dire leur variance par rapport au modèle, permet au schéma que nous avons proposé d'exister et de se maintenir. La dynamique spatio-temporelle des espèces pélagiques répond vraisemblablement à un "modèle" où la variabilité et l'adaptabilité sont grandes pour faire face à un milieu capricieux et changeant comme peuvent l'être les upwellings des côtes ouest-africaines.

"Notre voyage dans le golfe de la Basse-Californie fut un modèle d'inefficacité. Nous atteignîmes la destination prévue, nous trouvâmes ce que nous voulions et effectuâmes, sur ce matériel, le travail qu'il fallait faire."

John Steinbeck, La mer de Cortez.

"Although we can discern individual parts in any system, the nature of the whole is always different from the mere sum of its parts. Another important aspect of systems is their intrinsically dynamic nature. Their forms are not rigid structures but are flexible yet stable manifestations of underlying processes."

Fridjof Capra, The turning point : science, society and the rising of culture.

CONCLUSION GENERALE

Avant de conclure par une réflexion sur les relations entre l'environnement et les systèmes biologiques et d'examiner les apports de cette étude, il nous a semblé intéressant d'aborder un sujet d'actualité qui nous interpelle chaque jour un peu plus. Les bouleversements climatiques annoncés pour les prochaines décennies suscitent en effet de nombreux débats au sein de la communauté scientifique, ce thème est à l'origine de la mise en place de nombreux programmes de recherche examinant les relations entre l'environnement, au sens large, et nos sociétés industrielles. Notre objectif ne sera pas, bien sur, de discuter de l'origine de ces bouleversements, ni de tenter une quelconque prévision à partir des éléments dont nous disposons. Notre sujet sera plutôt d'examiner s'il est possible, à partir de scénarios climatiques supposés apparaître sur le long terme et des résultats rassemblés ici, de bâtir des scénarios biologiques illustrant la réponse de ces écosystèmes et des populations qui les constituent.

RÉFLEXIONS SUR LA RÉPONSE DES POPULATIONS FACE AUX TENDANCES CLIMATIQUES SUR LE LONG TERME

Nous abordons un domaine, celui du futur lointain, pour lequel l'incertitude est grande et rend notre discours spéculatif. En effet, rien ne permet aujourd'hui d'affirmer que les tendances observées sur l'intensité des upwellings ouest-africains vont se prolonger au cours des prochaines décennies. Prédire le climat n'est pas l'unique domaine pour lequel nous sommes démunis. L'incertitude est également grande concernant le comportement et l'évolution des populations marines face à une modification de l'environnement. C'est ce dernier point qui sera examiné à partir de quelques exemples.

La migration du thiof

La relaxation de l'upwelling nord-mauritanien depuis la fin des années soixante-dix s'accompagne d'une intensification de la résurgence sénégalaise (chapitre 1, fig. 1.19). Cette évolution conjointe sur le long terme de ces upwellings se traduit par un renforcement du gradient nord-sud entre les deux zones. Est-il possible d'en évaluer les conséquences sur la migration du thiof ? Cette migration semble répondre à l'établissement d'un gradient saisonnier entre les deux résurgences (cf. chapitre 2). Une accentuation de ce gradient serait *a priori* favorable à une intensification du flux migratoire vers le Sénégal. Cependant, la relation entre les prises et les rendements de thiof à Kayar et l'intensité locale de l'upwelling présente un point d'inflexion pour les résurgences trop intenses (fig. 2.6). Un upwelling trop fort atténuerait l'efficacité de la pêche ou le flux migratoire. D'autre part, une diminution du brassage par le vent dans l'upwelling nord-mauritanien peut également entraîner un accroissement de la production locale, favorisant ainsi la rétention de la population dans la zone (cf. chapitre 1). Il est difficile aujourd'hui de privilégier l'un ou l'autre de ces scénarios. Malgré un schéma déterministe, une grande incertitude demeure quant au devenir de la migration du thiof face à l'évolution climatique sur le long terme. De multiples facteurs, parfois antagonistes, contrôlent la migration. Une stratégie donnée ne conduit pas à optimiser un seul processus mais à chercher un compromis, une hiérarchisation des solutions, pour trouver un scénario viable pour l'ensemble des paramètres (Cury, 1989).

L'écosystème ivoirien

Les changements observés depuis les années soixante-dix au sein de l'écosystème ivoirien semblent compatibles avec l'hypothèse d'un accroissement de l'effet du vent (chapitre 2). Le maintien au cours de la prochaine décennie de la tendance observée depuis la fin des années soixante-dix, ne pourra qu'accentuer les

caractères qui se sont exprimés ces dernières années. Concernant les pélagiques côtiers, rien ne permet cependant d'affirmer qu'un accroissement des ressources accompagnera l'intensification de l'upwelling. On sait déjà que, au delà d'une certaine limite, toute intensification du vent se traduit par des effets néfastes sur le recrutement (cf. chapitre 3). L'effet bénéfique de l'accroissement de la production locale s'opposerait alors à des contraintes sur le recrutement. Une modification du calendrier de la reproduction pourrait cependant minimiser ces contraintes.

Les changements observés en Côte d'Ivoire illustrent peut-être mieux que tout autre discours, les difficultés associées à la prédiction des conséquences d'une modification de l'environnement climatique. La réponse de l'écosystème ivoirien à une modification des contraintes environnementales a pu être quantifiée et un scénario explicatif a été bâti (chapitre 2). Ce scénario permet de rendre compte des bouleversements apparus en Côte d'Ivoire, cependant ce scénario n'a été proposé qu'*a posteriori*. Bien que les modèles que nous ayons bâtis soient déterministes, ils ne prennent en compte que certains aspects de la dynamique des écosystèmes, rendant ainsi aléatoire toute extrapolation dans le futur. Face à des changements environnementaux semblables, l'émergence d'autres solutions que celle qui est apparue aurait été imaginable, sans qu'il soit possible pour nous d'identifier au préalable la direction vers laquelle l'écosystème va s'orienter.

Les stratégies de reproduction

Le vent joue un rôle déterminant pour le succès du recrutement et le développement des stratégies de reproduction des poissons pélagiques côtiers dans les upwellings (cf. chapitres 3 et 4). Toute modification durable de ces processus peut entraîner des changements considérables : bouleversements de la chaîne trophique, de la composition spécifique, variation importante de l'abondance des espèces. Le brassage par le vent joue un rôle clé dans l'établissement et le maintien des stratégies de reproduction (cf. chapitre 4). Les tendances calculées sur la série de données 1964-1988 (chapitre 1, tab. 1.) permettent d'extrapoler sur la prochaine décennie les valeurs de vitesse de vent et d'IUC observées aujourd'hui. Avant de poursuivre, nous tenons à souligner le caractère hautement spéculatif de ce type d'extrapolation sur des données climatiques. Une démarche identique à celle qui nous a conduit à situer les périodes et les zones de reproduction sur un diagramme à deux dimensions représentant l'évolution moyenne, par mois, de la vitesse du vent et de l'IUC dans les trois principales zones de reproduction (cf. chapitre 4), permet d'évaluer quelles pourront être les conséquences de l'évolution climatique sur les stratégies de reproduction (fig. 5.1). La région où des changements considérables pourraient se produire est la zone Sahara nord, on note en effet que pendant la majeure partie de l'année, l'upwelling dans cette zone se développerait avec des vents inférieures à $6,0 \text{ m.s}^{-1}$ (fig. 5.1). Dans la prochaine décennie, les conditions environnementales

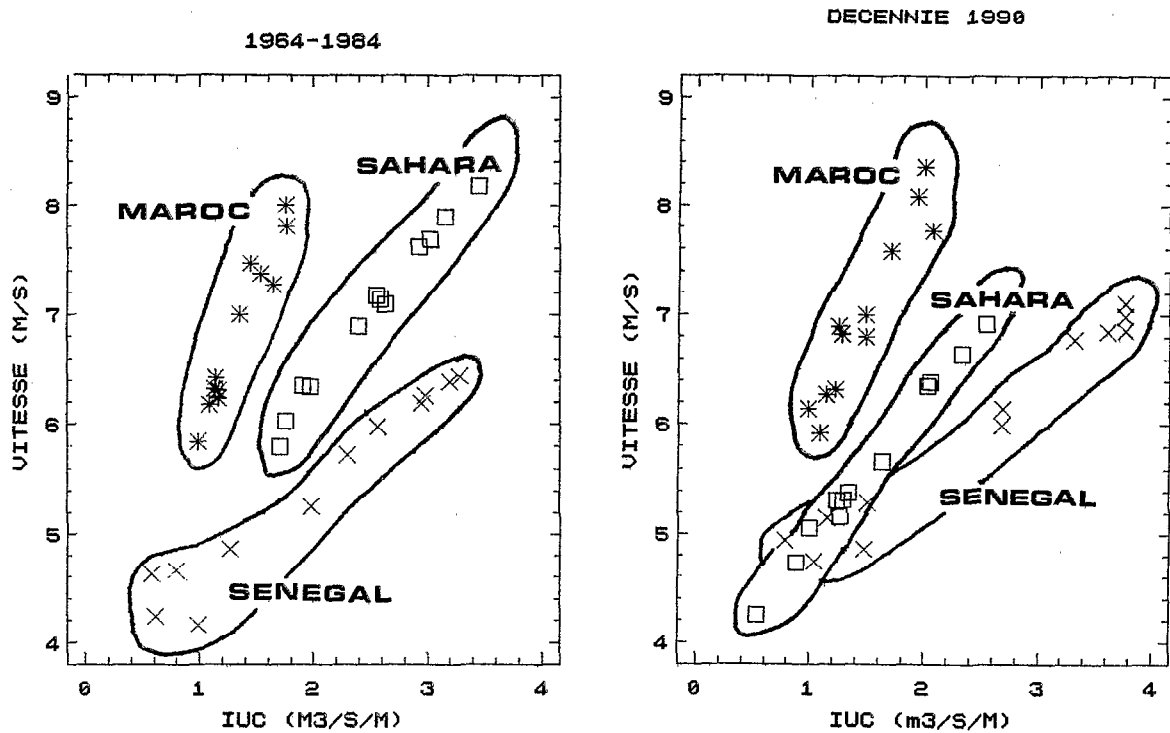


Figure 5.1 : Relations entre la vitesse du vent ($m.s^{-1}$) et l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) (moyennes mensuelles) pour les zones Sénégal sud, Sahara nord et Maroc nord, A : moyenne 1964-1988, B : extrapolation pour la décennie 1990.

seraient alors favorables à une reproduction dans la zone Sahara nord s'étendant sur une période beaucoup plus longue que lors des années passées. Le brassage par le vent serait également plus faible et aurait sans doute des répercussions significatives sur la production primaire et secondaire (cf. chapitre 1). Au Sénégal, on note que la majeure partie de la saison d'upwelling se produirait avec des vents supérieurs à $6,0 \text{ m.s}^{-1}$, on pourrait alors s'attendre à un décalage de la saison de reproduction en dehors de celle de l'upwelling. Au Maroc, les conditions environnementales seraient également moins favorables au succès de la reproduction, les vents dépassant $6,0 \text{ m.s}^{-1}$ tout au long de l'année. Quelles seraient les répercussions de ces changements sur la dynamique et l'abondance des ressources ? On ne peut évidemment répondre à cette question, de nouveaux comportements, de nouvelles stratégies d'exploitation du milieu par les espèces devraient apparaître, leurs conséquences en terme de biomasse totale, exploitable par la pêche, nous est inconnue.

LES RELATIONS ENTRE L'ENVIRONNEMENT ET LES SYSTEMES BIOLOGIQUES

A chacune des étapes de leur cycle biologique, les espèces devront adopter des stratégies pour faire face aux contraintes environnementales. Ces contraintes pourront être différentes et parfois antagonistes suivant le stade de développement des individus. Ainsi dans certain cas, assurer le succès du recrutement conduit les adultes à quitter les zones où la nourriture est abondante pour se reproduire dans des zones moins productives (cas de la sardine marocaine; Belvèze, 1984). La stratégie adoptée par une espèce n'est donc pas toujours celle qui optimise au mieux les besoins immédiats de l'individu. Une telle stratégie peut être à un instant donné sub-optimale, par contre sur le long terme, elle permet d'assurer la pérennité de la population.

Satisfaire aux exigences des individus à un instant donné conduit à trouver un compromis à partir d'un ensemble de paramètres. Il est donc en général illusoire de chercher un seul facteur explicatif. L'existence de deux facteurs limitants pour le succès du recrutement en est un exemple. Il est vraisemblable que la "fenêtre optimale" mise en évidence ne correspond pas au niveaux d'enrichissement les plus importants, inversement cette fenêtre ne coïncide pas avec les conditions de stabilité les plus favorables. En terme d'analyse, cela conduit souvent à observer, à nouveau, un comportement sub-optimal face à un facteur. Une analyse multivariée permet de surmonter ces difficultés par la prise en compte des variables les plus significatives.

Il est également rare de constater qu'un paramètre possède une action continue et linéaire sur l'ensemble de sa gamme de variabilité, de même cette action pourra se modifier au cours du développement d'un individu. A nouveau, la fenêtre environnementale offre l'exemple de telles discontinuités : l'effet du brassage par le vent sur le recrutement ne deviendrait significatif que pour des vitesses supérieures à

6,0 m.s⁻¹. Dans l'analyse des systèmes vivants, l'existence de seuil, de bornes dans le domaine d'action d'un facteur, sont des règles générales. On doit s'attendre à de tels comportements et nos outils d'analyse doivent être prêts à prendre en compte ces caractéristiques.

Suivant la terminologie employée par Bakun (1989), la vulnérabilité du recrutement face à l'environnement constituerait un "maillon faible" dans le cycle de l'espèce : les événements qui se produisent à ce stade de l'ontogénie vont conditionner la réussite ou l'échec de l'ensemble de la population. L'existence de tels "goulots d'étranglement" permet de hiérarchiser les contraintes susceptibles de jouer un rôle important. Une sélection, *a priori*, de ces contraintes permet alors de réduire considérablement le nombre de paramètres et de processus à prendre compte pour décrire les traits majeurs de la dynamique de ces ressources.

Des stratégies de reproduction opportunistes comme celles des pélagiques côtiers conduisent à exploiter l'ensemble des situations ponctuellement favorables. Dans des milieux instables et fluctuants comme les upwellings côtiers, le succès du recrutement peut alors être le résultat de la réussite d'une seule ou de quelques unes de ces multiples tentatives. Des phénomènes ponctuels, dans le temps ou dans l'espace, peuvent alors déterminer l'abondance d'une cohorte et plus tard celle de la population.

APPORTS DE CETTE ETUDE

Analyser et modéliser la réponse des ressources pélagiques côtières aux fluctuations de l'environnement marin est le fil conducteur de cette étude. A partir de la dynamique spatio-temporelle de l'environnement, il est apparu possible de partiellement rendre compte des stratégies adoptées par les espèces, des fluctuations d'abondance et des changements observés. Des approches en terme de processus, comparatives ou empiriques se sont avérées particulièrement utiles et nous offrent un cadre théorique pour aborder ce type d'étude.

A l'aide de modèles simples, d'outils statistiques appropriés et de paramètres récoltés en routine, il s'est avéré possible de mettre en évidence certains processus clés influant sur la dynamique des ressources pélagiques. Malgré l'incertitude liée à cette démarche, les échelles spatiales et temporelles pertinentes ont été mise en évidence, offrant maintenant la possibilité d'orienter de nouvelles recherches vers les processus les plus significatifs.

Concernant les fluctuations climatiques sur le long terme et le devenir des ressources pélagiques côtières ouest-africaines, il nous semble important de souligner à nouveau l'incertitude qui s'y attache. Prédire est aujourd'hui hors de nos capacités.

Observer les premiers signes de modifications de certains processus que nous savons être déterminants, prendre conscience que des changements importants peuvent apparaître et développer des stratégies permettant de s'adapter à ces éventuelles modifications, nous apparaissent aujourd'hui comme la seule attitude permettant de prendre en compte l'incertitude sur le futur. Ceci entraîne des contraintes en matière de gestion et d'aménagement de ces écosystèmes. Les méthodes classiques de la théorie des pêches qui supposent un environnement stable, un système en équilibre et réversible sont aujourd'hui inadaptées pour répondre aux défis qui se dessinent aujourd'hui. Les objectifs de l'aménagement ne sont plus seulement, comme dans les années 1960, d'évaluer les ressources. Cette stratégie qui a prouvé son utilité lors du développement de la grande pêche au cours des dernières décennies, atteint aujourd'hui ses limites pour la gestion des ressources instables et fluctuantes que sont les espèces pélagiques côtières. Pour un océanographe, la recherche devra s'orienter vers de nouvelles directions et abandonner peut-être les approches mécanistes et déterministes, pour prendre en compte la capacité des systèmes vivants à apprendre et à se transformer face à un univers fluctuant et incertain.

Calcul des séries d'IUC à partir des observations météorologiques des bateaux marchands

Les observations météorologiques récoltées par les navires marchands le long des côtes africaines constituent une base de données intéressante, car homogène le long des côtes. Bien que la qualité des données n'atteigne pas celle des stations météorologiques côtières, ces données permettent de s'affranchir des particularités locales attachées aux sites de ces stations côtières (brise de terre, relief modifiant localement le champ de vent, etc) rendant difficile toute étude comparative à l'échelle régionale.

L'Indice d'Upwelling Côtier (IUC) pour huit régions situées le long de la façade ouest du continent africain (chapitre 1, fig. 1.15) est calculé de 1964 à 1988 à partir d'un fichier rassemblant les observations météorologiques individuelles recueillies par les bateaux marchands. Ce fichier est constitué des paramètres suivants :

- date
- position
- température de surface de la mer
- composantes NS et EW du vent.

Ce jeu de données a été extrait du fichier TDF11 du National Climatic Center (USA).

A-VALIDATION DES DONNEES

Après avoir extrait les données dans chacune des huit zones, un premier test a permis d'éliminer les valeurs jugées aberrantes (température supérieure à 32°C ou inférieure à 8°C, vitesse du vent supérieure à 100km/h). Pour chaque zone, les écart-types mensuels de la température de surface et des deux composantes du vent ont été calculés. Les valeurs situées au delà de plus ou moins trois fois cet écart-type ont été éliminées. Le nombre de données par mois après traitement dans chacune des zones est présenté sur la figure A.1. Dans chacune des zones, l'année 1969 et les premiers mois de 1971 sont caractérisés par un faible nombre de données (inférieur à

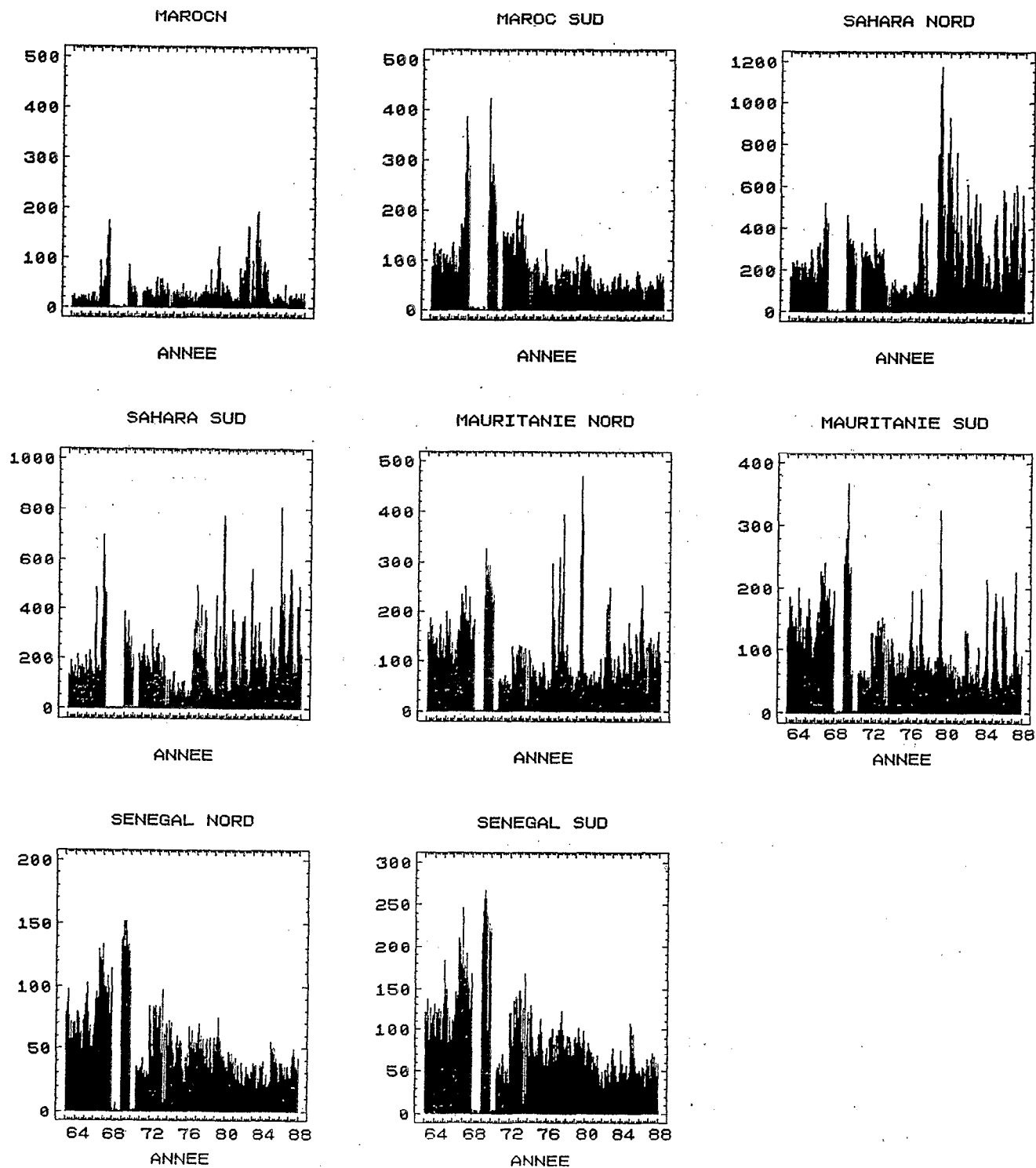


Figure A.1 : Nombre d'observations météorologiques, par mois, réalisées par les bateaux marchands dans les huit régions côtières entre 12°30'N et 30°N.

10/mois). Mis à part la zone Maroc nord pour laquelle le nombre moyen de données par mois est de l'ordre de 20, dans les autres zones, plus fréquentées car traversées par des lignes de navigation, le nombre moyen d'observations mensuel varie entre 50 et plus de 100.

La vitesse moyenne du vent par mois (moyenne du module des observations individuelles) de 1964 à 1988, ainsi que le cycle moyen mensuel de ces vitesses ont été calculés pour chacune des huit régions (tab. A.2 à A.10).

B-CALCUL DE L'INDICE D'UPWELLING COTIER

A partir des observations de vent individuelles, la composante normale à la côte du transport d'Ekman a été calculée :

$$(1) \quad IUC = \frac{\rho \cdot Cd \cdot V^2}{2 \cdot \Omega \cdot \sin(\psi)}$$

ρ = densité de l'air

Cd = coefficient de rugosité à l'interface air-mer

V^2 = composante du vent parallèle à la côte au carré

Ω = vitesse angulaire de rotation de la terre

ψ = latitude

La côte est modélisée en prenant comme référence l'orientation de l'isobathe 100m (tab. A.1). La latitude utilisée est la latitude moyenne de la zone considérée (tab. A.1). La densité de l'air a été prise égale à 0.0012 g.cm³. Un coefficient Cd variable permet de rendre compte des variations de la vitesse du vent le long de la côte; ceci permet une comparaison, plus proche de la réalité, de l'intensité de ces upwellings. Les valeurs de Cd , déterminées à partir de la littérature (Hellerman et Rosenstein, 1983; Smith, 1988), sont les suivantes :

$Cd = 0.0010$ pour les vitesses inférieures à 5 m.s⁻¹

$Cd = 0.0017$ pour les vitesses comprises entre 5 et 8 m.s⁻¹

$Cd = 0.0024$ pour les vitesses supérieures à 8 m.s⁻¹

En chacune des zones, une série mensuelle de 1964 à 1988 est construite en faisant la moyenne par mois des IUC positifs, ceci afin de ne prendre en compte que la composante vers le large du transport d'Ekman, responsable de la résurgence (tab. A.11 à A.18). Ces observations positives représentent, en dehors de la zone

Maroc, plus de 80% des observations totales. Le cycle moyen mensuel de l'IUC dans chacune des régions est calculé à partir de ces séries (tab. A.19).

C-TRAITEMENT

Après avoir désaisonnalisée et rendue stationnaire chacune des séries mensuelles, le calcul des autocorrélations est réalisé (chapitre 1, fig. 1.17; cf. chapitre 1 pour la discussion des résultats).

Pour les zones où l'upwelling est saisonnier, de nouvelles séries ne comportant que la période d'activité de la résurgence sont construites. Un seuil fixé arbitrairement à $1.5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ est utilisé pour ce découpage (tab. A.1). Dans les zones où l'upwelling est permanent, l'intégralité des séries est conservée. Ces huit séries mensuelles d'IUC en période d'upwelling sont désaisonnalisées à l'aide d'une moyenne mobile (la périodicité étant annuelle pour les upwelling permanents, ou égale à la durée de la saison d'upwelling pour les régions où la résurgence est saisonnière). Ces séries filtrées permettent d'évaluer les fluctuations interannuelles de l'IUC en saison d'upwelling le long de la côte ouest-africaine. Un ajustement de ces séries désaisonnalisées par un polynôme de degré 1 ou 2 permet ensuite de mettre en évidence d'éventuelles tendances sur le long terme (chapitre 1, fig. 1.19; tab. 1.12).

ZONE	CALENDRIER	ORIENTATION	LATITUDE MOYENNE
MAROC NORD	Mars - Août	240	29°N
MAROC SUD	Permanent	220	26°30'N
SAHARA NORD	Permanent	205	23°30'N
SAHARA SUD	Permanent	190	21°N
MAURITANIE NORD	Permanent	260	19°N
MAURITANIE SUD	Oct. à juin	190	17°N
SENEGAL NORD	Déc. à mai	220	15°20'N
SENEGAL SUD	Déc. à mai	180	13°30'N

Tableau A.1 : Calendrier des résurgences, orientation moyenne de la côte (isobathe 100m) et latitude moyenne utilisée dans le calcul de l'IUC.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	7.4	4.6	6.9	7.3	7.1	6.2	7.6	6.4	4.7	5.8	6.6	6.5
1965	6.9	5.9	7.6	8.6	6.6	7.6	8.8	6.1	5.6	5.3	5.5	8.5
1966	3.7	5.9	6.0	8.2	9.4	7.8	7.4	7.4	7.1	4.8	7.1	5.6
1967	5.7	5.6	6.2	7.3	7.3	7.1	9.3	8.0	4.8	6.0	5.8	6.1
1968	9.2	8.2	6.6		8.3	7.8		6.6	6.1	2.5		6.1
1969	1.5							7.4	8.1			
1970	6.5	7.0	6.5	6.7	7.3	5.9	7.2	8.5	6.2	5.3	7.0	7.4
1971		2.8	5.1			5.6		8.8	6.4	5.0	6.8	5.5
1972	6.5	6.9	6.2	8.0	8.6	6.7	8.4	6.9	4.4	5.0	6.0	6.8
1973	5.5	7.9	7.4	5.8	7.3	7.3	8.8	8.3	6.3	6.8	6.1	6.5
1974	6.4	8.3	8.2	9.0	6.9	8.7	7.7	7.8	7.3	8.5	5.6	6.4
1975	6.7	6.9	9.4	7.5	7.3	9.3	7.1	6.3	6.9	6.0	7.1	6.6
1976	5.1	6.8	8.1	7.2	7.9	5.4	5.9	6.9	8.2	8.3	7.1	5.8
1977	5.4	5.3	6.3	7.1	9.2	7.7	9.0	8.3	5.8	6.8	6.7	5.9
1978	7.9	5.1	8.8	7.9	7.2	7.3	7.7	7.9	6.9	6.9	5.6	5.3
1979	6.8	6.1	6.2	9.2	7.3	7.4	6.9	5.4	4.4	5.1	6.5	6.8
1980	5.6	6.1	6.2	6.3		8.5	8.0	8.7	6.0	5.8	7.4	8.0
1981	5.3	7.4	7.4	5.1	8.6	5.3	8.0	8.0	7.5	5.5	5.9	4.3
1982	6.0	6.9	4.5	4.9	8.0	6.3	6.1	5.3	4.4	6.1	5.7	6.3
1983	6.3	7.6	6.1	5.5	6.1	5.2	7.4	5.6	3.8	3.6	3.7	5.6
1984	9.5	5.6	5.6	6.0	6.4	5.0	6.4	5.2	4.6	5.0	6.2	7.2
1985	6.2	6.6		9.6	7.6	8.0	8.9		7.1	6.1	5.4	6.6
1986	6.9	6.2		8.8	9.1	6.7	9.0	8.4		9.9	7.2	5.9
1987	6.1	7.6	7.7	7.8	6.6	8.2		5.7	5.5	6.4	6.1	6.0
1988	8.1	6.8	9.9	8.1	7.4	7.0		9.2	6.0	3.9	6.6	5.9

Tableau A.2 : vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Maroc Nord de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	5.3	6.2	6.7	6.5	7.7	6.6	9.1	7.4	5.8	6.5	5.9	7.1
1965	6.4	4.4	7.1	8.9	6.4	7.5	9.2	7.6	6.3	3.7	6.0	8.1
1966	4.7	5.8	6.3	7.6	6.7	7.2	8.0	7.1	6.4	5.0	7.3	7.1
1967	6.7	7.1	7.1	4.9	6.4	7.6	8.9	7.8	7.4	6.2	5.5	6.1
1968		8.2	9.0		7.2	7.3		8.1	7.8	4.6		
1969	5.7						9.7	8.4	8.8			
1970	5.7	6.8	5.4	7.9	6.6	7.3	8.7	9.1	7.3	5.8	6.4	5.7
1971			6.6			6.6		8.4	6.0	5.8	5.1	6.2
1972	7.2	6.9	5.6	6.7	8.4	7.1	7.6	8.4	5.6	4.1	6.0	6.4
1973	5.8	7.3	7.3	5.6	7.1	7.1	8.4	8.6	7.2	6.5	5.2	5.8
1974	7.6	7.9	7.8	7.7	6.4	8.6	9.3	8.7	9.4	7.6	6.3	7.1
1975	6.8	6.0	8.6	7.7	6.8	7.6	8.0	7.4	8.7	6.9	7.8	6.1
1976	5.6	7.3	6.9	6.3	6.7	6.6	6.1	6.7	6.8	7.3	7.3	5.7
1977	6.8	6.2	7.9	7.3	7.0	6.9	9.9	8.9	6.9	6.2	6.8	5.0
1978	6.9	5.6	9.7	7.9	8.0	8.1	8.8	9.0	5.8	5.6	7.2	5.3
1979	6.4	6.3	7.7	8.6	7.7	7.9	8.8	8.3	7.4	5.5	8.2	6.9
1980	6.2	7.0	6.5	5.9	7.1	8.4	8.4	7.9	7.1	6.3	6.9	7.9
1981	7.0	6.5	5.9	5.9	7.3	7.3	9.2	8.1	7.8	6.4	5.8	5.4
1982	6.5	7.3	8.9	6.3	9.3	7.7	9.6	7.9	7.3	6.8	7.2	8.4
1983	8.3	6.7	7.7	7.8	8.5	7.4	8.8	7.7	6.9	6.6	5.1	6.4
1984	9.2	8.8	7.3	7.4	7.8	6.8	8.7	7.8	6.3	7.3	6.4	7.0
1985	6.5	6.5	8.5	7.7	6.9	7.4	9.5	9.4	7.9	7.9	5.0	7.4
1986	7.5	6.9		8.3	8.4	7.0	8.6	8.5	7.5	7.8	7.7	8.4
1987	5.1	6.9	7.4	7.6	7.9	8.6	9.1	8.1	6.7	6.0	6.9	6.7
1988	8.9	7.0	8.7	8.4	6.9	7.1	9.0	8.9	7.3	6.2	6.2	6.5

Tableau A.3: Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Maroc sud de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	5.4	6.2	6.9	7.5	7.8	7.5	8.6	7.3	6.8	5.9	5.4	7.2
1965	6.1	4.8	8.2	8.7	7.0	7.5	8.9	7.2	6.9	4.1	6.1	7.6
1966	4.9	6.3	6.6	8.2	6.5	7.6	8.5	7.4	6.5	5.9	7.5	7.4
1967	5.9	6.8	7.3	5.9	7.1	7.7	9.0	8.0	7.2	6.7	5.4	5.8
1968	8.1			5.1	8.1	5.7	6.8	3.8	8.1	5.1		
1969	4.0						6.8	7.6	9.2		2.0	7.8
1970	5.8	6.9	6.1	7.7	6.5	8.3	7.7	7.9	7.6	6.2	6.1	6.2
1971		8.1	7.1	7.8		7.6		8.5	7.1	5.6	5.3	6.9
1972	7.3	7.6	6.9	6.4	8.4	8.5	8.6	8.2	6.8	4.9	6.8	6.6
1973	6.7	7.5	6.9	6.3	8.2	8.4	8.8	8.6	7.5	7.3	5.6	6.1
1974	8.2	8.2	7.7	8.2	7.4	9.1	9.3	7.0	8.8	7.3	6.5	7.1
1975	6.8	6.8	9.3	7.6	8.2	8.6	7.4	8.3	8.7	7.9	6.8	4.8
1976	5.6	6.3	7.4	7.3	7.5	7.5	7.9	6.6	7.7	6.6	7.8	6.1
1977	6.8	8.1	8.5	6.1	7.2	8.7	9.3	8.3	7.4	6.1	6.1	4.9
1978	6.8	5.1	8.6	7.7	8.6	9.4	6.8	7.8	6.6	6.0	6.3	5.9
1979	5.9	7.5	7.9	8.5	8.3	8.8	8.4	8.5	6.8	5.3	5.9	5.4
1980	5.1	6.1	5.1	5.5	7.0	7.7	8.4	7.1	6.3	5.8	5.6	6.9
1981	6.2	6.9	6.3	6.8	8.0	7.3	8.4	7.2	7.8	6.3	5.6	7.4
1982	6.5	6.9	7.3	5.8	7.7	7.9	8.1	9.1	7.1	6.9	5.9	7.3
1983	6.3	5.6	5.9	7.5	7.8	7.0	9.3	8.4	6.1	5.1	4.5	5.4
1984	9.5	6.2	5.7	5.5	7.1	7.4	6.2	8.1	6.6	6.5	5.4	7.0
1985	6.1	6.9	6.6	6.8	6.9	8.1	9.1	7.4	7.4	5.3	5.2	6.2
1986	7.8	6.4	8.5	8.6	7.5	7.3	7.4	8.1	6.3	6.2	7.0	5.8
1987	4.4	7.2	5.4	7.2	7.8	8.3	7.9	7.7	5.2	5.7	4.9	5.4
1988	7.1	7.1	6.9	8.4	8.6	7.6	8.7	8.1	6.6	6.0	5.3	5.3

Tableau A.4 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Sahara nord de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	4.5	5.4	7.5	8.1	7.6	8.4	7.4	7.2	7.1	6.3	5.7	6.6
1965	6.6	5.2	8.7	8.6	7.9	7.5	8.8	8.2	6.8	5.0	5.5	7.2
1966	5.4	6.6	6.0	8.2	6.7	8.0	9.4	7.3	7.1	6.3	6.0	6.5
1967	5.7	7.9	7.4	6.6	7.8	8.5	7.2	8.2	6.1	6.5	5.5	5.8
1968	7.1	5.5					6.6	5.1	5.0	4.6	4.6	8.9
1969					9.2		7.1	6.6	7.1		2.0	7.9
1970	6.5	6.1	6.1	8.0	7.3	9.2	7.7	8.4	7.9	6.8	6.4	6.7
1971		5.6	6.1	6.1		9.4		8.2	7.5	5.8	5.8	6.3
1972	7.6	8.1	7.2	7.3	8.9	9.2	9.0	8.7	7.5	5.8	7.1	6.8
1973	6.0	7.5	7.7	6.7	9.2	9.1	8.5	8.4	6.9	8.0	5.6	6.7
1974	7.9	8.6	9.0		8.2		7.0	7.3		8.1	7.3	6.4
1975	6.4	7.6	8.4	8.8	9.3	9.6	6.5	8.4	7.9	8.1	7.8	4.7
1976	6.2	8.0	8.0	8.5	8.7	8.2	9.2	7.3	8.9	7.3	7.4	6.8
1977	6.6	7.9	8.1	7.0	8.2	8.9	9.0	7.2	7.2	6.4	5.3	5.7
1978	7.2	5.6	8.3	9.2	9.1	9.1	6.8	7.6	6.0	5.8	5.5	5.2
1979	5.2	7.5	7.2	8.4	9.0	9.7	8.0	7.9	6.5	6.3	6.1	5.3
1980	5.7	5.9	5.9	6.6	7.9	8.9	6.3	6.9	6.6	6.3	5.9	6.8
1981	6.1	7.6	7.1	9.1	9.1	7.6	7.8	7.8	8.4	6.1	5.5	9.0
1982	5.1	6.3	6.6	6.1	9.2	8.3	7.5	7.7	6.4	6.1	5.6	6.8
1983	5.5	5.7	6.7	8.7	9.1	7.6	7.6	7.4	6.6	6.1	5.3	5.4
1984	8.6	5.9	6.7	5.4	8.7	7.0	6.9	7.4	7.0	6.1	5.8	6.2
1985	6.3	7.3	8.0	7.7	8.2	8.0	7.2	7.0	6.2	5.4	6.0	6.5
1986	8.5	7.6	9.0	9.0	8.2	8.3	6.2	5.9	5.6	6.3	6.2	6.1
1987	5.5	7.2	4.5	7.3	8.6	8.7	7.6	7.6	6.1	6.1	5.0	5.5
1988	5.9	6.1	6.7	8.2	8.6	8.3	6.9	6.7	6.8	6.6	5.6	5.4

Tableau A.5 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Sahara sud de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	5.2	5.4	7.7	8.4	6.4	7.5	5.6	6.2	6.0	6.2	5.9	6.8
1965	6.4	5.9	7.7	7.7	7.7	7.4	6.5	6.3	6.4	6.2	5.8	5.9
1966	5.5	6.4	6.4	7.5	7.3	7.4	8.1	6.2	5.8	5.8	6.2	6.2
1967	5.7	8.4	6.8	7.3	8.0	7.7	5.1	6.4	5.4	6.1	6.9	6.5
1968	6.2	7.0	7.8	7.9	9.0	8.0	7.1	7.1	6.6	4.8	6.0	6.8
1969	6.1				6.9		8.7	5.8	3.0		3.8	8.2
1970	7.1	5.8	6.6	7.4	7.8	8.7	5.7	6.3	6.9	7.8	7.1	7.1
1971		2.5	7.7	8.9	7.6			5.7	6.8	5.4	5.7	6.3
1972	7.5	7.6	8.2	7.9	8.6	8.7	7.2	6.8	7.1	7.4	7.1	7.3
1973	6.3	7.9	7.6	7.6	8.9	8.4	7.9	6.8	6.8	7.7	6.5	7.3
1974	7.3	7.8	8.4	9.6	8.4		7.1	6.0	7.4	7.0	7.5	6.3
1975	6.2	7.6	7.8	8.1	8.9	8.6	5.6	5.8	6.2	7.1	7.2	5.9
1976	6.4	7.7	8.3	8.8	9.0	8.4	8.6	5.7	7.7	8.4	6.9	7.1
1977	7.4	7.1	7.0	6.0	8.4	7.3	8.4	7.2	6.2	7.8	5.1	5.4
1978	8.4	4.9	7.4	7.1	7.7	7.2	7.2	6.9	5.2	6.2	5.4	5.7
1979	4.8	7.3	7.2	7.6	8.9	8.3	7.0	7.1	7.2	7.9	6.7	6.2
1980	6.1	6.6	7.7	5.7	5.8	6.0	6.9	6.9	6.7	7.4	6.2	7.3
1981	6.7	6.8	7.7	9.1	8.5	9.1	7.6	7.2	7.0	8.7	6.8	7.3
1982	7.2	7.6	6.3	7.4	9.4	8.2	7.3	6.9	8.8	8.6	5.6	6.7
1983	6.0	4.8	5.3	5.7	6.9	5.9	6.7	6.1	5.7	5.6	7.0	6.0
1984	8.7	6.8	6.4	7.4	7.7	6.3	4.8	5.9	4.3	5.5	6.6	6.4
1985	6.0	6.6	7.1	8.5	8.5	7.3	6.3	5.3	5.5	5.2	5.9	5.9
1986	8.0	7.8	8.1	8.4	6.9	6.8	5.7	6.3	4.8	5.2	4.7	5.1
1987	5.1	5.0	4.6	6.9	7.9	7.4	7.9	7.7	5.1	6.6	5.4	5.1
1988	7.2	6.0	5.1	8.2	8.7	7.9	5.8	5.9	5.9	5.7	5.6	5.5

Tableau A.6 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Mauritanie nord de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	5.4	4.8	7.1	7.5	5.3	6.3	4.7	4.5	5.0	5.1	5.8	6.6
1965	6.9	6.1	7.0	7.3	6.6	5.9	4.8	4.6	5.2	6.1	5.4	6.8
1966	5.7	6.1	5.9	6.6	6.8	5.4	5.7	5.0	4.8	4.9	6.2	6.1
1967	5.9	7.9	6.2	7.8	7.5	6.0	4.1	4.3	4.4	5.5	6.6	6.2
1968	6.5	7.0	7.9	7.3	8.1	6.3	5.2	5.3	5.2	4.4	5.6	6.6
1969	6.9				8.1	7.7	8.4	5.8				7.0
1970	7.4	5.6	6.6	6.4	7.0	6.5	4.8	4.6	5.3	6.3	6.5	6.8
1971	8.6		9.7	9.6	9.2			4.3	5.2	4.8	6.7	6.0
1972	7.6	7.5	7.4	7.5	7.9	6.7	4.9	5.5	5.9	6.8	6.4	7.6
1973	6.4	7.2	7.5	6.8	7.4	6.6	6.4	5.3	6.1	6.9	6.3	7.8
1974	7.5	7.4	8.8	8.9	7.6	7.2	4.5	3.8	7.2	6.6	7.0	6.8
1975	6.8	7.2	7.4	7.8	8.5	6.7	5.0	4.6	4.9	5.6	7.5	5.8
1976	7.2	6.7	7.7	7.6	8.8	6.9	5.7	5.6	5.3	7.0	7.2	7.3
1977	7.6	7.5	6.8	6.1	7.4	6.5	6.1	6.3	5.3	7.3	5.4	6.3
1978	8.1	6.1	7.1	7.6	7.5	6.2	5.2	4.8	5.0	6.2	6.3	6.4
1979	5.7	6.6	6.5	6.9	7.8	6.4	5.8	5.5	5.3	6.9	6.6	5.6
1980	6.7	7.1	7.3	6.9	6.2	5.9	5.6	5.1	5.6	7.2	5.8	7.6
1981	6.6	7.4	7.6	8.7	8.0	7.2	5.9	5.1	5.5	6.7	6.0	7.0
1982	7.5	7.2	5.9	7.5	9.0	7.6	5.3	5.2	6.3	6.9	7.1	7.2
1983	5.5	5.7	6.3	6.3	6.2	6.3	6.0	4.5	5.8	5.5	7.3	7.2
1984	9.1	7.3	6.7	8.0	6.9	6.1	5.5	6.2	6.0	6.3	6.9	7.4
1985	6.8	6.8	7.3	6.7	7.2	6.0	5.0	5.2	6.5	5.9	7.4	7.3
1986	7.0	6.3	6.7	7.0	5.9	7.6	6.4	4.9	5.3	6.8	7.6	5.9
1987	5.4	6.0	5.6	6.9	6.7	6.8	6.3	5.8	5.8	7.7	6.6	8.1
1988	8.2	5.7	5.1	6.2	5.2	6.8	5.3	5.2	5.6	6.9	7.5	5.5

Tableau A.7 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Mauritanie sud de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	5.0	4.5	6.3	6.8	4.1	4.7	4.3	3.9	3.8	4.1	5.4	6.0
1965	6.8	5.7	6.6	6.4	6.1	4.9	4.2	4.7	3.9	5.1	4.5	6.5
1966	5.2	5.9	6.0	5.7	6.2	4.6	4.4	4.1	4.3	3.8	5.3	5.6
1967	5.2	6.8	5.8	7.3	6.6	5.0	3.9	4.1	4.2	4.7	5.8	6.8
1968	6.2	6.3	7.1	6.7	7.2	5.4	4.3	4.7	3.9	4.3	5.5	6.0
1969	6.1			7.7	6.5	7.7	5.1	5.1	3.0		2.5	3.5
1970	7.0	5.0	6.0	5.6	6.3	5.5	4.4	4.0	4.4	4.8	6.1	6.7
1971	5.1		7.7		6.1	8.9		4.0	4.6	3.8	5.8	5.8
1972	6.8	6.3	6.9	7.3	6.6	5.1	4.3	4.4	5.1	5.2	5.0	7.1
1973	5.9	7.3	7.7	6.9	6.1	5.5	4.8	4.5	5.4	5.9	5.8	7.7
1974	6.8	7.4	8.4	8.4	6.4	7.3	7.3	4.1	4.5	5.8	6.9	6.0
1975	6.4	7.5	6.7	7.1	7.4	4.9	4.4	3.6	4.5	4.8	6.9	6.1
1976	7.6	7.2	8.1	7.0	7.5	5.2	5.2	5.2	4.7	5.6	6.9	6.4
1977	7.2	7.8	6.4	6.9	6.7	5.9	4.9	5.2	4.6	6.8	5.4	6.7
1978	7.7	5.6	7.1	6.2	7.3	5.6	4.8	4.5	4.7	5.2	5.9	6.3
1979	6.8	6.4	6.9	7.3	5.8	4.5	5.3	4.8	5.2	4.9	6.8	5.2
1980	6.4	7.1	7.8	6.8	7.3	5.7	5.4	4.5	4.7	6.2	6.4	7.4
1981	6.2	6.5	6.9	7.9	6.5	6.0	4.6	4.9	4.7	6.4	5.6	6.5
1982	7.2	6.8	6.2	7.9	7.3	6.4	4.5	5.8	4.2	6.0	6.1	8.5
1983	7.1	6.6	7.4	6.9	7.9	5.4	5.9	4.6	5.0	4.2	7.3	7.4
1984	7.5	7.2	8.0	8.2	7.8	5.8	5.1	5.6	4.7	5.9	7.8	7.1
1985	7.7	7.1	7.6	7.8	7.8	6.2	3.8	4.0	4.7	4.8	5.9	7.5
1986	6.9	7.5	7.4	8.1	5.8	7.2	5.7	4.8	3.7	6.1	7.8	7.7
1987	7.4	6.1	6.8	6.3	6.9	5.9	5.1	5.3	4.8	6.9	6.3	7.4
1988	8.6	7.7	6.5	7.6	7.4	6.7	4.9	5.0	5.6	6.3	7.0	5.8

Tableau A.8 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Sénégal nord de 1964 à 1988.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	4.7	4.4	5.2	6.1	3.6	4.0	4.2	4.3	4.2	3.5	3.9	5.0
1965	5.9	5.3	5.6	5.9	4.9	4.0	4.3	4.6	4.1	4.3	3.9	5.5
1966	4.9	5.1	5.7	5.2	5.1	4.1	3.9	4.2	4.2	3.4	4.4	4.7
1967	4.8	6.3	5.3	6.5	5.6	4.1	4.0	4.7	4.1	3.7	5.4	6.6
1968	5.5	5.5	6.7	5.9	5.5	4.8	4.1	4.0	3.6	3.6	5.3	5.5
1969	6.2				4.8	5.6	5.1	5.1			4.2	3.5
1970	6.7	4.6	5.7	5.1	5.1	4.5	4.1	4.5	3.9	3.9	5.1	5.8
1971		5.3	8.5	7.8	7.8	8.0		4.3	3.8	3.6	5.6	5.0
1972	6.6	6.2	5.7	6.5	6.0	4.0	4.3	4.1	3.8	3.5	5.4	6.5
1973	5.8	7.0	6.6	5.7	5.2	4.3	4.6	4.7	4.2	3.7	5.0	6.7
1974	6.4	6.8	8.0	7.9	5.7	5.5	5.7	4.4	4.5	4.8	5.2	6.0
1975	5.9	6.3	6.1	6.7	6.3	4.6	4.1	4.6	4.2	4.1	6.0	5.6
1976	7.3	6.7	7.8	6.1	7.2	4.9	4.6	5.4	4.5	4.8	5.0	7.2
1977	6.3	6.4	5.8	6.3	5.8	4.6	4.8	4.9	3.4	4.7	4.5	5.8
1978	7.3	6.2	5.6	6.1	5.9	4.5	5.2	5.0	4.5	4.4	5.1	5.8
1979	6.2	5.7	6.6	6.2	5.5	4.6	4.5	4.2	4.3	4.9	5.7	5.4
1980	7.1	6.4	6.6	6.3	6.1	4.7	4.4	4.1	4.9	5.0	5.6	6.9
1981	6.1	6.9	6.5	6.9	5.4	5.1	4.6	4.8	4.2	4.5	5.3	6.6
1982	6.3	7.5	6.0	6.8	6.7	4.4	5.1	4.7	3.9	4.6	4.8	6.9
1983	5.8	7.2	6.2	6.0	5.5	4.9	4.9	4.7	5.0	3.9	5.5	7.1
1984	6.8	5.5	7.2	7.0	5.6	5.5	5.1	4.4	3.9	4.6	6.8	6.7
1985	7.3	7.2	7.9	7.5	6.6	4.6	4.4	4.3	5.4	4.2	6.0	5.8
1986	7.6	7.2	7.4	6.6	5.4	5.8	5.4	5.1	4.1	4.5	6.4	6.6
1987	6.4	5.8	6.2	5.6	5.7	5.0	4.7	4.7	4.3	5.5	5.6	6.3
1988	8.3	7.0	5.8	6.8	6.3	5.4	5.7	5.5	4.7	4.8	5.9	5.9

Tableau A.9 : Vitesse du vent ($m.s^{-1}$) par mois dans la zone Sénégal sud de 1964 à 1988.

	Maroc nord	Maroc sud	Sahara nord	Sahara sud	Mauri. nord	Mauri. sud	Sénég. nord	Sénég. sud
1	6.31	6.66	6.34	6.50	6.56	6.93	6.66	6.26
2	6.42	6.76	6.89	6.78	6.56	6.67	6.62	6.19
3	7.26	7.53	7.09	7.26	7.12	7.00	7.01	6.44
4	7.47	7.22	7.14	7.82	7.72	7.34	7.24	6.39
5	7.80	7.35	7.62	8.47	7.99	7.32	6.69	5.73
6	7.00	7.41	7.90	8.61	7.77	6.57	5.84	4.86
7	8.00	8.74	8.18	7.59	6.86	5.54	4.85	4.66
8	7.37	8.18	7.69	7.46	6.42	5.08	4.61	4.62
9	6.18	7.15	7.17	7.02	6.19	5.52	4.51	4.24
10	5.84	6.20	6.03	6.34	6.69	6.27	5.32	4.16
11	6.24	6.45	5.79	5.78	6.14	6.57	6.02	5.26
12	6.32	6.86	6.35	6.45	6.40	6.75	6.54	5.98

Tableau A.10 : Cycle moyen par mois de la vitesse du vent ($m.s^{-1}$) le long de la côte ouest-africaine.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	.6	.4	1.1	1.1	1.4	.7	1.6	1.0	.6	1.1	1.5	1.1
1965	1.3	.6	1.8	1.9	.9	1.5	2.3	.9	.9	.1	1.1	2.7
1966	.5	.8	.9	2.1	2.4	1.4	1.3	1.6	.8	.5	1.7	.9
1967	.9	.6	1.1	.9	1.6	1.2	2.5	1.9	.8	1.1	.7	1.1
1968	1.7	2.7	1.6	.0	2.6	1.8		.9	1.0	.0		1.1
1969	.0							2.2	2.0			
1970	.6	1.7	1.4	1.5	1.5	1.0	1.2	2.4	.9	1.0	2.0	1.2
1971		.0	.0			1.5		2.3	1.1	.8	1.4	.9
1972	1.3	.9	.8	1.9	2.0	1.5	2.2	1.2	.6	.3	.8	.9
1973	1.0	1.9	1.4	.9	1.6	1.4	2.0	1.9	1.4	1.4	1.2	1.1
1974	1.2	2.1	1.8	2.0	1.3	2.3	1.3	1.7	1.4	2.5	1.0	1.5
1975	1.6	1.5	2.8	1.5	.9	2.3	1.4	1.0	1.3	.9	1.7	1.1
1976	.5	1.4	2.1	1.0	1.6	.6	.8	1.0	2.5	2.1	1.7	.6
1977	.6	.9	1.4	1.6	3.1	1.8	2.0	1.4	.9	1.2	1.3	.8
1978	2.0	.5	2.5	1.5	1.3	1.3	1.6	1.8	1.2	1.4	1.1	.2
1979	1.5	.8	1.0	2.5	1.9	1.5	1.2	.7	.4	.4	1.3	1.8
1980	.6	1.0	.8	1.5	3.5	1.8	1.7	2.5	.7	.9	1.7	2.4
1981	.6	1.8	2.1	.5	2.5	1.0	1.7	1.6	1.2	1.0	1.1	.6
1982	1.0	1.2	.9	.2	1.7	.7	.9	.5	.3	.9	.9	1.5
1983	2.2	1.5	1.1	.7	1.0	.7	1.2	.8	.3	.3	.1	.7
1984	3.2	.9	.9	1.1	1.1	.7	1.2	.7	.5	.8	.9	1.3
1985	1.0	1.2	4.0	2.7	1.6	1.8	2.2	3.9	1.6	.8	.3	.9
1986	1.8	.6	3.0	2.2	2.8	1.1	2.3	1.4	3.3	2.9	1.5	.8
1987	.4	1.0	2.0	1.9	1.3	2.0	3.3	.6	.6	1.1	.9	1.0
1988	1.8	1.3	3.1	1.9	1.2	1.0	2.7	2.7	1.0	.2	.7	1.1

Tableau A.11: Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Maroc nord.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	.9	1.8	1.9	1.6	2.5	1.8	3.5	2.3	1.4	1.8	1.4	2.3
1965	1.6	.5	2.2	3.4	1.8	2.3	3.6	2.5	2.0	.3	1.6	3.0
1966	1.0	1.3	1.9	2.6	1.9	2.3	2.6	2.2	1.7	.8	2.3	2.2
1967	2.0	2.3	2.2	.8	1.7	2.3	3.5	2.6	2.5	1.8	1.0	1.7
1968		2.6	3.4		2.4	1.9		2.9	1.9	.4		
1969	1.0						4.1	3.0	3.2			
1970	1.1	2.0	1.2	2.8	1.9	2.3	3.3	4.0	2.3	1.3	1.9	1.2
1971			1.1			1.6		3.0	1.5	1.4	1.0	1.6
1972	2.5	1.8	1.4	2.2	3.1	2.2	2.5	3.3	1.3	.5	1.5	1.7
1973	1.4	2.4	2.3	1.1	2.4	2.2	3.1	3.3	2.2	1.9	1.1	1.2
1974	2.7	2.6	2.3	2.3	1.5	3.0	3.9	3.2	3.9	2.6	1.9	2.0
1975	2.0	1.6	3.3	2.7	1.6	2.4	2.7	2.2	3.3	1.9	2.8	.9
1976	1.5	1.8	2.0	1.4	1.8	1.7	1.5	1.9	1.9	2.2	2.5	1.2
1977	1.9	1.5	3.1	2.5	2.1	2.2	4.2	3.3	2.2	1.5	2.1	.6
1978	2.1	1.1	4.5	2.9	2.8	3.0	3.2	3.5	1.4	1.1	1.9	1.0
1979	.9	1.8	2.6	3.1	2.7	2.5	3.3	2.9	2.3	1.1	3.1	1.9
1980	1.5	2.1	1.5	1.4	2.0	3.0	3.1	2.6	2.2	1.9	2.0	3.0
1981	2.4	1.8	1.4	1.3	2.0	2.3	3.8	2.8	2.7	1.5	.9	1.1
1982	1.7	2.6	3.3	1.0	3.9	2.3	4.1	2.5	2.3	1.8	2.0	3.4
1983	2.9	1.8	2.5	2.3	3.3	2.2	3.3	2.4	1.9	1.8	.5	1.4
1984	4.1	3.7	2.1	2.2	2.3	1.8	3.1	2.5	1.8	2.4	1.6	2.0
1985	1.2	1.7	3.1	2.6	2.0	2.5	3.9	4.3	2.9	2.9	1.0	2.3
1986	2.5	1.9	4.3	3.3	3.0	2.1	3.2	3.2	2.5	2.7	2.3	2.9
1987	.7	2.0	1.8	2.8	2.6	3.3	3.8	3.0	1.8	1.5	1.9	1.2
1988	3.1	2.4	3.0	3.3	1.8	2.0	3.7	3.7	2.4	1.4	1.2	1.1

Tableau A.12 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Maroc sud.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	1.3	1.9	2.5	2.9	3.0	2.9	3.8	2.7	2.3	1.8	1.4	2.7
1965	1.8	.9	3.5	4.0	2.5	2.8	3.9	2.6	2.6	.7	1.9	2.9
1966	1.2	1.9	2.3	3.3	2.1	3.0	3.5	2.7	2.0	1.6	3.0	2.7
1967	1.5	2.2	2.7	1.7	2.6	2.9	4.2	3.2	2.5	2.3	1.4	1.5
1968	3.2	4.2	5.3	.0	3.0	1.7	2.3	.4	2.3	.7		5.1
1969	.7						2.5	2.7	4.2		.1	3.4
1970	1.7	2.3	2.1	3.1	2.1	3.5	3.3	3.1	2.8	1.8	2.0	1.6
1971		3.2	1.9	2.5		2.8		3.6	2.6	1.5	1.4	2.1
1972	2.8	3.0	2.6	2.2	3.5	3.5	3.6	3.5	2.4	1.1	2.4	2.1
1973	2.2	2.8	2.5	1.9	3.5	3.5	4.1	3.8	2.9	2.6	1.5	1.6
1974	3.3	3.5	3.0	3.5	2.7	4.1	4.1	2.5	4.0	2.8	2.0	2.1
1975	2.3	2.3	4.5	2.9	3.4	3.7	3.0	3.5	3.9	3.1	2.6	.8
1976	1.3	2.2	2.7	2.7	2.8	2.7	3.2	2.2	3.0	1.9	3.1	1.7
1977	2.3	3.3	3.8	1.8	2.5	4.0	4.4	3.5	2.6	1.9	1.8	1.0
1978	2.3	1.2	3.8	3.1	3.8	4.5	2.5	3.0	2.0	1.5	1.8	1.6
1979	1.6	3.0	3.2	4.0	3.7	3.9	3.6	3.7	2.2	1.3	1.7	1.3
1980	1.1	1.8	1.2	1.4	2.5	3.0	3.7	2.5	2.1	1.6	1.5	2.4
1981	1.8	2.5	2.0	2.4	3.2	2.6	3.7	2.7	3.1	2.1	1.5	2.8
1982	2.0	2.3	2.8	1.4	3.0	3.1	3.4	4.3	2.5	2.5	1.7	2.5
1983	1.6	1.4	1.8	2.9	3.0	2.4	4.3	3.4	1.7	1.1	.9	1.2
1984	4.8	2.1	1.8	1.6	2.6	2.7	2.0	3.3	2.3	2.1	1.4	2.5
1985	1.8	2.3	2.3	2.3	2.3	3.4	4.2	3.0	2.7	1.4	1.2	1.7
1986	2.9	1.9	3.8	4.0	2.9	2.6	2.7	3.3	2.1	1.8	2.5	1.5
1987	.7	2.5	1.4	2.9	3.0	3.5	3.2	3.0	1.2	1.5	1.0	1.4
1988	2.4	2.7	2.3	3.6	3.8	3.0	3.8	3.5	2.3	1.7	1.1	.9

Tableau A.13 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Sahara nord.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	.9	1.6	3.1	3.7	3.0	4.0	3.1	3.2	2.7	2.2	1.7	2.4
1965	2.1	1.2	4.5	4.1	3.5	3.3	4.3	3.9	2.6	1.2	1.5	2.7
1966	1.4	2.3	2.0	3.6	2.6	3.7	4.9	3.3	2.8	2.2	1.8	2.1
1967	1.5	3.4	3.3	2.5	3.5	4.0	3.0	4.1	2.1	2.2	1.6	1.7
1968	2.8	.9					2.1	1.0	.9	.8	.5	3.4
1969	5.7				4.6		2.8	1.6	2.5		.1	3.9
1970	2.3	2.0	2.3	3.7	2.9	4.7	3.5	4.1	3.6	2.5	2.4	2.4
1971		2.9	2.4	1.8		4.5		3.9	3.2	1.7	1.8	1.7
1972	3.2	3.5	3.0	3.0	4.3	4.7	4.5	4.4	3.2	1.7	2.7	2.3
1973	1.8	3.2	3.4	2.2	4.8	4.7	4.1	4.1	2.6	3.5	1.6	1.9
1974	3.1	4.0	4.8	5.8	3.7	5.8	2.7	3.3	6.3	3.7	3.0	2.1
1975	2.3	3.2	4.2	4.5	4.8	5.1	2.3	4.1	3.8	3.8	2.9	.9
1976	1.9	3.6	3.5	3.9	4.2	3.7	4.9	3.4	4.5	2.8	2.8	2.5
1977	2.7	3.5	4.1	2.9	3.8	4.6	4.7	3.1	2.7	2.2	1.3	1.6
1978	2.7	1.6	3.9	4.8	4.7	4.6	2.8	3.4	1.9	1.7	1.4	1.2
1979	1.5	3.2	2.8	4.2	4.7	5.3	3.7	3.8	2.3	2.0	2.0	1.2
1980	1.6	1.9	2.0	2.5	3.8	4.6	2.3	2.7	2.4	2.1	1.9	2.5
1981	1.9	2.9	2.8	4.8	4.5	3.2	3.4	3.5	4.1	2.0	1.5	4.7
1982	1.2	2.2	2.3	2.0	4.8	3.8	3.0	3.3	2.2	1.9	1.6	2.4
1983	1.0	1.6	2.5	4.2	4.7	3.3	3.2	3.2	2.4	1.9	1.5	1.5
1984	4.1	2.1	2.6	1.7	4.1	2.8	2.9	3.2	2.7	2.2	1.9	2.0
1985	2.3	3.1	3.7	3.5	3.8	3.6	3.1	2.9	2.2	1.6	1.9	1.8
1986	3.9	3.1	4.8	4.8	3.8	4.0	2.2	1.9	1.7	2.2	2.1	1.7
1987	1.6	2.9	1.0	3.2	4.0	4.3	3.3	3.3	2.0	1.9	1.4	1.5
1988	1.8	2.2	2.4	3.8	4.1	3.9	2.9	2.6	2.6	2.3	1.4	.9

Tableau A.14 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Sahara sud.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	1.1	1.4	3.3	3.7	2.4	3.1	1.9	2.4	2.2	2.0	1.6	2.3
1965	1.5	1.7	3.3	3.2	3.3	3.3	2.4	2.3	1.8	1.8	1.3	1.3
1966	1.2	2.2	2.1	3.0	3.1	3.0	3.8	2.3	1.7	1.6	1.4	1.3
1967	.8	3.4	2.5	2.8	3.8	3.5	1.3	2.6	1.5	1.8	2.5	1.4
1968	1.2	2.4	3.4	3.6	4.6	3.7	3.3	3.0	2.2	1.0	1.7	2.0
1969	2.5				2.0		3.8	.8	.0		.5	3.9
1970	2.5	1.6	2.3	3.0	3.5	4.5	1.8	2.4	2.6	3.2	2.7	2.0
1971		.1	2.4	3.3	.0			1.9	2.2	1.2	1.4	1.5
1972	2.8	2.6	3.7	3.3	3.9	4.3	2.9	2.8	2.6	2.9	2.2	1.8
1973	1.3	3.1	3.2	3.3	4.4	4.1	3.4	2.7	2.7	3.2	2.0	1.5
1974	1.7	2.6	3.8	5.0	3.9	5.7	2.4	2.0	3.2	2.4	2.9	1.5
1975	1.0	2.9	3.3	3.7	4.3	4.2	1.6	1.7	2.4	2.9	1.7	1.5
1976	1.5	2.9	3.5	4.5	4.5	4.2	4.2	1.9	3.1	3.6	2.2	2.5
1977	2.9	2.1	2.7	2.1	4.1	3.3	4.3	3.1	2.3	3.4	1.0	1.3
1978	3.2	1.3	3.0	2.9	3.4	3.1	3.2	2.7	1.6	1.8	.9	1.3
1979	1.2	2.4	2.6	3.4	4.8	4.2	2.8	2.9	3.3	3.4	2.1	1.0
1980	1.6	1.9	3.2	1.9	1.9	2.1	2.9	2.8	2.7	3.2	1.8	2.3
1981	1.5	2.4	3.4	4.6	4.2	4.6	3.6	3.0	2.8	4.1	1.9	2.2
1982	2.2	3.0	1.9	3.2	5.1	4.0	3.1	2.6	4.5	3.8	1.5	1.3
1983	.7	1.0	1.6	1.8	2.6	1.9	2.8	2.2	2.0	1.6	2.4	1.8
1984	3.4	1.7	2.3	3.0	3.5	2.5	1.5	2.4	1.5	1.7	2.2	1.3
1985	1.5	2.5	2.7	4.1	4.1	3.0	2.3	1.4	1.5	1.3	1.7	1.3
1986	2.1	3.2	3.4	4.0	2.9	3.0	2.2	2.2	1.2	1.4	.9	.9
1987	1.2	1.1	.9	2.9	3.5	3.3	3.6	3.3	1.5	2.7	1.6	1.2
1988	2.3	1.8	1.2	3.9	4.3	3.9	1.8	2.1	2.0	1.8	1.6	.6

Tableau A.15 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Mauritanie nord.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	1.6	1.2	3.1	3.7	1.6	2.0	.7	1.0	1.1	1.5	2.0	2.9
1965	2.8	2.1	3.1	3.1	2.5	2.0	1.0	.8	1.2	2.1	1.5	2.8
1966	1.8	2.4	2.2	2.4	3.0	1.4	1.5	1.0	1.1	1.3	2.2	2.0
1967	1.5	4.0	2.4	3.7	3.4	2.0	.4	.7	.7	1.9	2.7	2.2
1968	2.5	2.9	4.0	3.3	4.2	2.4	1.4	1.5	1.5	.9	1.8	2.8
1969	3.5				4.2	1.7	3.1	1.4				4.0
1970	3.6	1.8	2.8	2.7	3.1	2.5	.8	.9	1.4	2.5	2.8	2.8
1971	4.6		6.0	4.6	5.6			.6	1.3	1.3	2.8	2.0
1972	3.7	3.5	3.3	3.5	3.8	2.9	1.0	1.6	2.0	2.7	2.5	3.3
1973	2.2	3.1	3.9	3.0	3.4	2.6	2.2	1.0	2.2	3.0	2.4	3.4
1974	3.3	3.5	5.4	5.1	3.5	3.1	.6	.5	3.2	2.6	3.1	2.9
1975	2.9	3.5	3.5	3.9	4.6	3.0	1.0	.8	1.3	1.7	3.2	2.0
1976	3.2	3.1	3.8	3.5	5.2	2.8	1.8	1.0	1.9	3.3	3.0	3.4
1977	3.8	3.6	3.0	2.2	3.5	2.3	2.3	2.3	1.6	3.5	1.7	2.6
1978	4.2	2.3	3.2	3.8	3.5	2.2	1.4	1.0	1.3	2.4	2.5	2.5
1979	2.0	2.7	2.7	3.1	4.0	2.5	2.0	1.5	1.3	3.2	2.7	1.7
1980	2.8	3.4	3.5	3.1	2.3	1.8	1.2	1.1	1.7	3.4	1.9	3.7
1981	2.4	3.6	3.8	4.8	4.0	3.0	1.7	1.1	1.3	3.2	1.9	2.9
1982	3.2	3.1	2.3	3.7	5.4	3.3	1.5	1.1	2.2	3.2	3.3	3.0
1983	1.6	2.1	2.4	2.4	2.5	2.3	1.9	1.0	1.9	1.8	3.5	2.9
1984	5.6	3.4	2.9	3.9	3.0	2.6	1.3	2.3	2.1	2.6	3.2	3.2
1985	3.0	3.6	3.7	2.8	2.9	1.8	1.0	1.0	2.0	2.2	3.5	3.3
1986	3.2	2.4	3.0	3.2	2.1	4.0	2.0	.9	1.2	3.0	4.0	1.9
1987	1.6	2.1	1.8	3.3	2.8	2.9	1.7	1.7	1.6	3.9	3.1	4.1
1988	4.4	1.8	1.4	2.5	1.7	3.3	1.4	1.3	1.4	3.0	3.6	1.6

Tableau A.16 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Mauritanie sud.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	1.4	.9	2.0	2.5	.6	.6	.3	.3	.3	.6	1.6	2.1
1965	3.0	1.7	2.3	1.9	1.8	.7	.4	.3	.5	1.4	1.0	2.6
1966	1.5	2.0	2.0	1.3	1.9	.6	.4	.2	.6	.6	1.8	2.3
1967	1.6	2.7	1.8	2.8	2.0	.8	.1	.1	.3	1.1	1.9	2.8
1968	2.7	2.0	2.8	2.1	2.3	1.1	.3	.6	.3	.9	1.6	2.2
1969	2.8			2.0	1.3	.5	.7	1.0	.0		.2	.3
1970	2.9	1.2	1.9	1.7	1.8	.9	.3	.2	.5	1.2	2.1	3.0
1971	1.0		2.3	1.7	1.5	5.1		.3	.6	.7	1.8	2.0
1972	2.5	2.3	2.3	2.5	2.0	.9	.3	.4	1.0	1.0	1.7	3.0
1973	2.0	3.2	3.4	2.5	1.5	1.1	.3	.4	1.1	1.8	1.8	3.9
1974	2.8	3.5	4.3	3.8	1.6	1.6	1.4	.4	.6	1.9	2.6	2.1
1975	3.1	3.4	2.3	2.9	3.0	.8	.3	.1	.4	1.1	2.8	2.4
1976	3.8	3.0	3.8	2.4	3.3	1.0	.6	.3	.6	1.4	3.0	2.6
1977	3.2	3.7	1.9	2.2	2.0	1.6	.6	.7	.6	2.9	1.4	3.1
1978	3.7	1.4	2.7	1.9	2.5	1.1	.3	.4	.7	1.3	2.3	2.5
1979	2.9	2.2	2.8	2.9	1.4	.7	.7	.6	1.1	1.1	2.7	1.5
1980	2.4	3.0	3.4	2.8	2.6	1.1	.5	.4	.6	2.1	2.4	3.9
1981	2.3	2.5	2.5	3.4	1.6	1.1	.4	.5	.9	2.3	1.6	2.8
1982	3.8	2.3	2.0	3.1	2.4	1.1	.5	1.5	.6	2.4	2.2	4.9
1983	3.4	2.3	3.4	2.2	3.5	.6	.3	.3	.3	.5	3.5	3.4
1984	3.8	3.2	3.7	3.4	2.8	1.7	.5	1.0	.7	2.5	4.0	2.9
1985	3.7	3.1	3.4	3.9	2.8	1.1	.0	.2	1.2	1.2	1.8	3.7
1986	3.4	3.1	3.3	3.3	1.1	2.6	.8	.5	.3	2.2	3.9	3.8
1987	3.4	1.6	2.7	2.2	2.4	1.0	.5	.4	.8	2.9	2.5	3.5
1988	4.9	3.5	2.5	3.2	2.9	2.2	.3	.6	1.3	1.9	2.6	1.7

Tableau A.17 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Sénégal nord.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1964	1.5	1.1	2.0	3.0	.7	.6	.4	.3	.3	.6	1.0	2.0
1965	2.7	1.9	2.5	2.5	1.5	.7	.5	.3	.3	1.0	1.1	2.2
1966	1.6	2.2	2.7	1.9	1.8	.8	.6	.4	.4	.4	1.0	1.3
1967	1.4	3.1	2.3	3.0	2.3	.7	.3	.3	.3	.5	2.1	3.0
1968	2.1	2.1	3.6	2.5	2.0	1.4	.5	.8	.3	.8	1.7	2.1
1969	3.1				1.1	1.0	1.4	1.6			1.1	.4
1970	3.6	1.5	2.5	2.1	1.7	1.0	.6	.4	.5	.8	1.9	2.6
1971		1.3	4.3	4.8	4.2	4.8		.3	.4	.3	2.3	1.5
1972	3.5	3.0	2.2	3.1	2.5	.9	.7	.6	.4	.4	1.9	3.0
1973	2.3	3.9	3.6	2.7	1.4	.7	.7	.7	.9	.6	1.6	2.9
1974	2.8	3.7	5.2	4.9	2.2	2.1	.9	.5	.5	1.5	1.9	2.4
1975	2.9	3.1	2.8	3.5	3.0	.8	.6	.2	.4	.7	2.4	2.1
1976	4.2	3.3	4.9	2.9	4.2	1.2	.6	.5	.4	1.1	1.8	3.9
1977	3.0	3.3	2.6	3.1	2.3	1.0	1.0	1.0	.6	1.5	1.2	2.5
1978	4.3	2.8	2.2	2.8	2.4	.9	.9	.9	.4	1.1	1.5	2.5
1979	2.9	2.2	3.6	3.3	1.9	.9	.7	.7	.8	1.6	2.6	1.8
1980	3.8	2.9	3.2	3.3	2.9	1.4	.6	.6	1.0	1.8	2.4	3.7
1981	2.6	4.0	3.3	3.5	2.1	1.3	.8	1.0	.8	1.3	2.0	3.1
1982	2.8	4.3	2.7	3.7	3.2	.8	1.5	.7	.7	1.3	1.6	3.7
1983	1.9	4.2	3.1	2.5	2.4	.9	.6	.4	.7	.5	2.2	3.5
1984	3.9	2.3	4.3	3.8	1.9	1.9	1.3	.6	.7	1.1	3.7	3.4
1985	4.2	4.4	5.1	4.4	3.2	.9	.6	.4	.9	.7	2.7	2.6
1986	4.2	4.1	4.5	3.3	1.8	2.2	1.1	.6	.4	1.3	2.7	2.9
1987	3.0	2.4	3.3	2.5	2.0	.9	1.0	.4	1.1	2.1	2.4	3.0
1988	5.5	3.6	2.7	3.5	3.0	1.5	1.2	.5	1.4	1.4	2.6	2.3

Tableau A.18 : Valeurs mensuelles de l'IUC ($m^3.s^{-1}.m^{-1}$) de 1964 à 1988 dans la zone Sénégal sud.

	Maroc nord	Maroc sud	Sahara nord	Sahara sud	Mauri. nord	Mauri. sud	Sénég. nord	Sénég. sud
1	1.17	1.97	1.97	2.29	1.78	3.00	2.88	2.98
2	1.14	1.96	2.40	2.58	2.14	2.83	2.50	2.95
3	1.65	2.44	2.63	3.10	2.73	3.21	2.73	3.29
4	1.44	2.25	2.59	3.53	3.34	3.38	2.59	3.19
5	1.77	2.31	2.93	4.04	3.52	3.43	2.10	2.30
6	1.35	2.32	3.16	4.17	3.59	2.52	1.26	1.26
7	1.76	3.36	3.45	3.32	2.79	1.44	.46	.79
8	1.54	2.93	3.03	3.24	2.39	1.16	.47	.58
9	1.09	2.22	2.56	2.80	2.21	1.60	.63	.61
10	.99	1.61	1.76	2.18	2.41	2.50	1.54	.98
11	1.17	1.72	1.70	1.76	1.75	2.70	2.19	1.98
12	1.13	1.91	1.91	2.11	1.64	2.79	2.75	2.57

Tableau A.19 : Cycle moyen par mois de l'IUC (m³.s-1.m-1) le long de la côte ouest-africaine.

ZONE	$y = a + b \cdot t + (c \cdot t^2)$ paramètres (*) et erreur type
MAROC NORD	a = 1,4 b = 2,0.10 ⁻³ (0,1) (0,7.10 ⁻³)
MAROC SUD	a = 2,0 b = 1,6.10 ⁻³ (0,02) (0,1.10 ⁻³)
SAHARA NORD	a = 2,4 b = 4,2.10 ⁻³ c = -1,6.10 ⁻⁵ (0,1) (0,6.10 ⁻³) (0,2.10 ⁻⁵)
SAHARA SUD	a = 2,6 b = 9,0.10 ⁻³ c = -3,3.10 ⁻⁵ (0,1) (0,8.10 ⁻³) (0,3.10 ⁻⁵)
MAURITANIE NORD	a = 2,1 b = 9,2.10 ⁻³ c = -3,2.10 ⁻⁵ (0,1) (0,8.10 ⁻³) (0,3.10 ⁻⁵)
MAURITANIE SUD	a = 2,2 b = 1,5.10 ⁻³ c = -6,0.10 ⁻⁵ (0,1) (0,1.10 ⁻³) (5.10 ⁻⁵)
SENEGAL NORD	a = 1,8 b = 8,5.10 ⁻³ (0,1) (0,5.10 ⁻³)
SENEGAL SUD	a = 2,1 b = 8,3.10 ⁻³ (0,1) (0,6.10 ⁻³)

* tous significatifs pour $p > 0,01$

Tableau A.20 : Paramètres de l'équation des tendances $y = a + bt$ ou $y = a + bt + ct^2$ et erreur type (entre parenthèses) pour les huit séries d'IUC entre 1964 et 1988.

REFERENCES

- Allen, P. 1985. Ecology, thermodynamics and self-organization : towards a new-understanding of complexity. *In*: Ulanowicz R.E. et T. Platt, eds. Ecosystem theory for biological oceanography. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213, 1-26.
- Allen, P. 1988. Why the whole is greater than the sum of the parts ? *In*: W. Wolf, C.J. Soeder and F.R. Drepper eds., *Ecodynamics*. Springer Verlag. pp 2-30.
- Arfi, R. 1985. Variabilité inter-annuelle d'un indice d'intensité des remontées d'eaux dans le secteur du Cap-Blanc (Mauritanie). *J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol. 42, p1969-1978.
- Arfi, R. O. Pezennec, S. Cissoko et M. Mensah, à paraître. Variations spatiales et temporelles de la résurgence ivoiro-ghanéenne. *In* : P. Cury et C. Roy eds., *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.
- Bainbridge, V. 1960. The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Fishery publications*, Colonial Office 13, 43 p.
- Bakun, A. 1973. Daily and weekly upwelling indices, West Coast of north America 1946-71. U.S. Dep. Comm., *NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671*, 103p.
- Bakun, A. 1978. Guinea current upwelling. *Nature*, 271: 147-150.
- Bakun, A. 1986. Definition of environmental variability affecting biological processes in large marine ecosystems. *In*: K. Sherman and L.M. Alexander, eds., *Variability and management of large marine ecosystems. AAAS selected Symposium 99:89-108.*
- Bakun, A. 1987. Monthly variability in the ocean habitat off Peru as deduced from maritime observations, 1953 to 1984. *In*: D. Pauly and I. Tsukayama, eds. *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15*, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- Bakun, A. 1989. L'océan et la variabilité des populations marines. *In* : J. P. Troadec ed. *L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource commune*, pp 155-187.
- Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247, 198-201.

Bakun, A. et R.H. Parrish. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions. *In* : G. D. Sharp, ed. Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Intergovernmental Oceanographic Commission, UNESCO, Paris. IOC Workshop Rep. 28:67-104.

Barber, R. T. 1988. Ocean basis ecosystems. *In*: L. R. Pomeroy et J. J. Alberts eds. Concepts of ecosystem ecology, *Ecological studies* 67. Springer-Verlag, p171-193.

Barber, R. T. et R. L. Smith. 1981. Coastal upwelling ecosystems. *In*: A. Longhurst, ed. Analysis of marine ecosystems, Academic Press, p31-68.

Barton, E. D. 1985. Structure and variability of the central water mass front off Cabo Blanco. October 1981-April 1982. *In* : C. Bas, R. Margalef et P. Rubies, eds. Simposio Internacional sobre las areas de afloramiento mas importantes del Oeste Africano, Instituto de investigaciones pesqueras, Barcelona, Vol. 1, p. 49-61.

Belvèze, H. 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus*) peuplant les côtes Atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse de Doctorat d'état. Université de Bretagne Occidentale, 532p.

Belvèze, H. et K. Erzini. 1983. The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum) in the Moroccan Atlantic fishery. *In*: G.D. Sharp and J. Csirke eds., Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, *FAO, Fish. Rep.* 291 (2): 285-327.

Binet, D. 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche des *S. aurita* ivoiro-ghanéennes: relation sécheresse-surpêche. *Oceanologica Acta*, 5 (4): 443-452.

Binet, D. 1983. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, (2): 331-335.

Binet, D. 1988. Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest-africaine. *Aquat. living Resour.*, 1, 115-132.

Binet, D. A paraître. Dynamique du plancton dans les eaux cotières ouest-africaines. Ecosystèmes équilibrés et déséquilibrés. *In* : P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Binet, D., E. Marchal et O. Pezennec. à paraître. *Sardinella aurita* de Côte d'Ivoire et du Ghana : fluctuations halieutiques et changements climatiques. In: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Blaxter, J.H.S. et J.R. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. mar. Biol.* Academic Press, Vol.20: 1-223.

Boëly, T. et P. Fréon. 1979. Les ressources pélagiques côtières, In: Troadec J. P. et S. Garcia eds. *Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. 1ère partie: les ressources du golfe de Guinée, de l'Angola à la Mauritanie.* *FAO Doc. tech.* 186 (1), 186p.

Boëly, T. Fréon P. et B. Stequert. 1982. La croissance de *Sardinella aurita* (Val. 1847) au Sénégal. *Océanogr. trop.* 17(2): 103-119.

Boëly, T., J. Chabanne et P. Fréon. 1978. Schémas migratoires, aires de concentrations et périodes de reproduction des principales espèces de poissons pélagiques côtiers dans la zone sénégal-mauritanienne. *COPACE/PACE*, 78 (10): 63-70.

Boëly, T., J. Chabanne, P. Fréon, B. Stequert. 1982. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 350-355.

Breiman, L. et J.H. Friedman. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Amer. Stat. Assoc.* 80: 580-619.

Brink, K.H. 1983. The near-surface dynamics of coastal upwelling. *Prog. Oceanogr.*, 12: 223-257.

Castillo, S. et J. Mendo. 1987. Estimation of unregistered Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) in official catch statistics, 1951 to 1982. In: D. Pauly and I. Tsukayama, eds. *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change.* ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.

Caverivière, A. A paraître. L'explosion démographique du baliste (*Balistes carolinensis*) en Afrique de l'ouest et son évolution en relation avec les tendances climatiques. In: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Chaboud, C. et M. Deme. A paraître. Ressources instables et pêche semi-industrielle : les exemples sénégalais et ivoirien. In: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Champagnat, C. et F. Domain. 1978. Migrations des poissons démersaux le long des côtes ouest-africaines de 10° à 20° de latitude nord. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 16, 3-4, 239-261.

Colin, C. 1988. Coastal upwelling events in front of the Ivory Coast during the FOCAL program. *Oceanologica Acta* 11, 125-138.

Conand, F. 1975. Distribution et abondance des larves de clupéidés au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie en septembre, octobre et novembre 1977. *ICES CM* 1975/J4, 9p.

Conand, F. 1977. Oeufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15 (3), 201-214.

COPACE, 1989. Rapport de la consultation technique sur les petites espèces pélagiques Golfe de Guinée Ouest. 8-12 Déc. 1987, C.R.O. Abidjan, Côte d'Ivoire. Rapp. *COPACE/PACE series* 89/47: 91p.

Crawford, A. J. et L. V. Shannon. 1988. Long term changes in the distribution of fish catches in the Benguela. In: Wyatt T. and M.G. Larrañeta eds. Long term changes in marine fish populations. Int. Symp. Long Term Changes Mar. Fish Pop., Vigo 1986: 449-480.

Csirke, J., 1980. Recruitment of the Peruvian anchovy and its dependence on the adult population, p. 307-313. In: A. Saville ed. The assessment and management of pelagic fish stocks. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 177: 307-313.

Cury, P. 1988. Pressions sélectives et nouveautés évolutives: une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45 (6): 1099-1107.

Cury, P. 1989. Approches modélisatrices des relations à court, moyen et long termes entre la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers et les fluctuations climatiques. Thèse de Doctorat de Biomathématiques. Université Paris 7. 258p.

Cury, P. et A. Fontana. 1988. Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des côtes ouest-africaines. *Aquat. Living. Resour.*, 1, 165-180.

Cury, P. et C. Roy, 1986. Migration of Thiof (*Epinephelus aeneus*) and North Western african upwelling. Communication présentée au Symposium " Long term changes in marine fish populations", Vigo, Espagne, 18-21 novembre 1986.

Cury, P. et C. Roy, 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire : une approche globale. *Océanologica Acta.*, 10, 3: 347-357.

Cury, P. et C. Roy, 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670-680.

Cushing, D. H. 1975. Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge, 278p.

Cushing, D. H. 1982. Climate and fisheries. Academic Press, New York and London, 373p.

Cushing, D.H. 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J. Plankt. Res.* 11, 1-13.

Demers, S., J.C. Therriault, E. Bourget et A. Bah. 1987. Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnol. Oceanogr.*, 32(2): 327-339.

Dessier, A. 1981. la production planctonique: phytoplancton et zooplancton. *In*: Fontana A., ed. Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo, *Trav. et Doc. de l'ORSTOM*. Paris, 138, 75-150.

Dickson, R. R., P. M. Kelly, J. M. Colebrook, W. S. Wooster et D. H. Cushing. 1988. North winds and production in the eastern North Atlantic. *J. Plankton Res.*, 10, 1, 151-169.

Domanevsky, L.N. et N.A. Barkova. 1976. Some peculiarities of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) distribution and spawning along the Northwest Africa. *ICES CM* 1976/J6: 15p.

Ecoutin, J.M., K. Delaunay, J. Konan. A paraître. Les pêches artisanales maritimes. *In* : Le milieu naturel marin de Côte d'Ivoire, P. Le loueff et E. Marchal (eds). ORSTOM, Paris.

Ekman, V.W. 1905. On the influence of the earth's rotation on ocean currents. *Ark. f. Mat. Astr. och Fysik. K. Sv. Vet. Ak.*, Stockholm, 1905-06, Vol. 2, 11.

Elsbery, R.L. et R.W. Garwood. 1978. Sea surface temperature anomaly generation in relation to atmospheric storms. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, 59 (7): 786-789.

FAO, 1974. Etude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers. Côte d'Ivoire. Conclusions et recommandations du projet. P.N.U.D.- F.A.O., FI: DP/IVC/66/506, Rome, 72 p.

FAO, 1980. Rapport du groupe de travail ad hoc sur les sardinelles des côtes de Côte d'Ivoire-Ghana-Togo. *COPACE/PACE, ser. 80/21*, FAO Rome, 73p.

FAO, 1985. Rapport de la troisième réunion du groupe de travail ad hoc sur la sardine (*Sardina pilchardus Walb.*). *COPACE/PACE series 85/39* 157p.

Fox, W. W. 1970. An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans. Am. Fish. Doc.*, 1, 80-88.

Fraga, F., E.D. Barton et O. Llinas. 1985. The concentration of nutrients salts in "pure" North and south Atlantic Central Waters. In: C. Bas, R. Margalef et P. Rubies, eds. Simposio Internacional sobre las areas de afloramiento mas importantes del Oeste Africano, Instituto de investigaciones pesqueras, Barcelona, Vol. 1, p. 25-36.

Fraga, R. 1974. Distribution des masses d'eau dans l'upwelling de Mauritanie. *Thétys*, 6:5-10.

Fréon, P. 1984. Des modèles de production appliqués à des fractions de stock dépendants des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal). *Océanogr. Trop.*, 19 (1), 67-94.

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. *Etudes et Thèses, ORSTOM*, 287 p.

Fréon, P. A paraître. L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production. In: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Furnestin, J. et M.L. Furnestin. 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.

Furnestin, J. et M.L. Furnestin. 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.

Furnestin, M. L. 1957. Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 21 (1 et 2), 356 p.

Furnestin, M. L. 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. I. Répartition quantitative. *Cons. int. Explor. Mer*, CM 1976/L: 8, 5p.

Garcia, S. 1977. Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*P. duorarum notialis*. Perez Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *Trav. Doc. ORSTOM* 79:271p.

Ghéno, Y. et A. Fontana. 1981. Les stocks de petits pélagiques côtiers les sardinelles. *In: Fontana A., ed., Milieu marin et ressources halieutiques de la République Populaire du Congo*, *Trav. Doc. ORSTOM* 138: 213-257.

Gning, I., C. Roy et D. Toure. A paraître. Variabilité spatio-temporelle de la température, des nitrates et de la chlorophylle devant les cotes du Sénégal. *Doc. Sci. Cent. Rech. Oceanogr. Dakar-Thiaroye*.

Gouriou, Y. 1988. Le milieu dans l'Atlantique tropical est. *In: Fonteneau, A. et J. Marcille eds., Ressources, pêche et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique centre-est. FAO, Doc. Tech. Pêches*, 292, 11-32.

Grall, J. R., P. Laborde, P. Le Corre, J. Neveux, P. Tréguer et A. Thiriot. 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA-CHARCOT I et III. *Téthys*, 6, 11-28.

Halpern, D. 1976. Structure of a coastal upwelling event observed off Oregon during July 1973. *Deep-Sea Res.*, 23, 495-508.

Harden Jones, F. R. 1968. Fish migration. Arnold, London, England.

Harden Jones, F. R. 1984. A view from the ocean. *In: J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson et W.H. Neill, eds. Mechanisms of migration in fishes. Plenum Press. New York and London.*

Hargreaves, P. M. 1978. Relative abundance of zooplankton groups in the Northwest African upwelling region during 1968 and 1972. *In: R. Boje and M. Tomczak eds. Upwelling ecosystem, Springer-Verlag*, 62-72.

- Harris, G. P. 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 877-900.
- Haury, L.R. 1984. An offshore eddy in the California current system, part 4: plankton distributions. *Prog. Oceanogr.*, 13, 95-111.
- Haury, R. H., J. J. Simpson, J. Pelaez, C. J. Koblinsky et D. Weisenhahn. 1986. Biological consequences of a recurrent eddy off Point Conception, California. *J. Geophys. Res.*, 91, C11, 12937-12956.
- Hellerman, S. et M. Rosenstein. 1983. Normal monthly wind stress over the world ocean with error estimates. *J. Phys. Oceanogr.*, 13, 7, 1093-1104.
- Herbland, A. et E. Marchal. A paraître. Variations locales de l'upwelling, répartition et abondance des sardinelles en Côte d'Ivoire. In: P. Cury et C. Roy eds. Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines, ORSTOM, Paris.
- Herbland, A. et P. Le Loeuff. A paraître. Les sels nutritifs au large de la Côte d'Ivoire. In: Le Loeuff P., E. Marchal et J. B. Amon Kothias, eds. Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire, I le milieu marin. ORSTOM Paris.
- Hjort, J. 1913. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 19, 1-228.
- Hoar, W. S. et D.J. Randall. 1971. Fish physiology. Academic Press, 559p.
- Holling, C.S. (ed.) 1978. Adaptive environmental assessment and management. Wiley Interscience publication. Manchester University Press. Chichester, New York, Brisbane, Toronto. IIASA, 3, 377p.
- Holloday, C. G. et J.J. O'Brien. 1975. Mesoscale variability of sea surface temperatures. *J. Phys. Oceanogr.*, 5, 761-772.
- Houghton, R. W. 1976. Circulation and hydrographic structure over the Ghana continental shelf during the 1974 upwelling. *J. Phys. Oceanogr.*, 6, 909-924.
- Huntsman, S. A. et R. T. Barber. 1977. Primary production off northwest Africa : the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Res.*, 24, 25-34.
- Ingham, M. C. 1970. Coastal upwelling in the northwestern of Gulf of Guinea. *Bull. Mar. Sci.*, 20, 2-34.

Jacques, G. et P. Tréguer. 1986. Ecosystèmes pélagiques marins. Collection d'écologie, 19. Masson, Paris, 243p.

Koblinsky, C. J., J. J. Simpson et T. D. Dickey. 1984. An offshore eddy in the California current system, part 2 : surface manifestation. *Prog. Oceanogr.*, 13, 51-69.

Kondó, K. 1980. The recovery of the Japanese sardine. The biological basis of stock-size fluctuations. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 177: 332-354.

Kullenberg, G. 1976. On vertical mixing and the energy transfer from the wind to the water. *Tellus* 28: 159-165.

Kullenberg, G. 1978. Vertical processes and the vertical-horizontal coupling. *In*: J.H. Steele ed. Spatial pattern in plankton communities. Plenum Press, New-York and London, p. 43- 71.

Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relationship between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *U.S. Fish. Bull.* 73: 453-462.

Lasker, R. 1981. Factors contributing to variable recruitments of the Northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years, 1975 through 1978. *Rapp. P.v. Réun. int. Explor. Mer*, 178: 375-388.

Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 (Suppl. 1), 31-38.

Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 (Suppl. 1), 31-38.

Lasker, R. 1989. Les déterminants du recrutement. *In*: J. P. Troadec ed. L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource commune, pp 189-222.

Legendre, L. et S. Demers. 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 2-19.

Legget, W. C. 1984. Fish migrations in coastal and estuarine environments : a call for new approaches to the study of an old problem. *In*: J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson and W.H. Neill, eds. Mechanisms of migration in fishes. Plenum Press. New York and London.

LLinas, O., F. Fraga et E.D. Barton. 1985. Nutrient distributions in the central water mass front near Cabo Blanco, October 1981. *In* : C. Bas, R. Margalef et P. Rubies, eds. Simposio Internacional sobre las areas de afloramiento mas importantes del Oeste Africano, Instituto de investigaciones pesqueras, Barcelona, Vol. 1, p. 37-48.

Longhurst, A. R. 1981. Significance of spatial variability. *In*: A. R. Longhurst ed. Analysis of marine ecosystems, 415-441. Academic Press, London.

Longhurst, A. R. et D. Pauly. 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press, 407p.

Longhurst, A.R. 1983. Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf - Sierra Leone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 17, 261-285.

MacCall, A. 1979. Population estimates for the waning years of the Pacific sardine fishery. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* 20: 72-82.

MacCall, A. 1983. Variability of pelagic fish stocks off California. *In*: G.D. Sharp and J.Csirke, eds. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. *FAO Fish. Rep.* 291, (2) p101-112.

Maddox, J. 1990. What price the global greenhouse. *Nature*, 345, 287.

Mann, K. H. 1988. Towards predictive models for coastal marine ecosystems. *In*: L. R. Pomeroy et J. J. Alberts eds. Concepts of ecosystem ecology, *Ecological studies* 67. Springer-Verlag, pp 291-316.

Manriquez, M. et F. Fraga. 1982. The distribution of water masses in the upwelling region of Northwest Africa in November. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 39-47.

Marchal, E. et J. Picaut. 1977. Répartition et abondance évaluées par échantillonnage des poissons du plateau continental ivoiro-ghanéen en relation avec les upwellings locaux. *J. Res. Océanogr.*, 2, 39-57.

Margalef, R. 1978. What is an upwelling ecosystem ? *In*: Boje R. et M. Tomczak, eds. Upwelling ecosystems, 12-14, Springer Verlag, New York.

Marr, J. C. 1960. The causes of major variations in the catch of the Pacific sardine *Sardinops caerulea* (Girard). Proc. World Scientific Meeting on the biology of sardines and related species.

May, R. M. 1973. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton, N.J.: Princeton University Press.

May, R. M. 1974. Biological populations with nonoverlapping generations : stable points, stable cycles and chaos. *Science* 186, 645-647.

Medina-Gaertner, M. 1985. Etude du zooplancton côtier de la baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture. Thèse 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest: 141p.

Mendelssohn, R. 1989. Reanalysis of recruitment estimates of the Peruvian anchoveta in relationship to other population parameters and the surrounding environment, p364-385. *In*: D. Pauly, P. Muck, J. Mendo et I. Tsukayama (eds). The Peruvian upwelling ecosystem : dynamics and interactions. ICLARM conferences proceedings 18, 438p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.

Mendelssohn, R. et C. Roy. 1986. Environmental influences of the French, Ivory-coast, Senegalese and Moroccan tuna catches in the gulf of Guinea. *In*: Proceedings of the ICCAT Conference on the International Skipjack Program. Comptes-rendus de la Conference ICCAT sur le programme de l'année internationale du listao. Actes de la Conferencia ICCAT sobre el programa de Año Internacional del listao. Madrid, ICCAT, pp 170-88.

Mendelssohn, R. et J. Mendo. 1987. Exploratory analysis of anchoveta recruitment off Peru and related environmental series. p. 294-306. *In*: D. Pauly and I. Tsukayama, eds. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines

Mendelssohn, R. et P. Cury. 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 408-428.

Mendelssohn, R. et P. Cury. 1989. Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species *S. maderensis* off the Ivory Coast. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1686-1697.

Mendo, J., L. Pizarro et S. Castillo. 1987. Monthly turbulence and Ekman transport indexes, 1953 to 1985, based on local wind records from Trujillo and Callao, Peru. *In*: D. Pauly and I. Tsukayama eds. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p.

IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines

Mendoza, J., C. Roy et M. Jézéquel. 1982. Résultats préliminaires de l'étude des données historiques concernant l'hydrologie et la pêche thonnière de surface dans l'Atlantique est. *Doc. SCRS/82/62*, ICCAT, Madrid.

Minas, H.J., L.A. Codiposti, R.C. Dugdale. 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 148-183.

Mittelstaedt, E. 1983. The upwelling area off Northwest Africa. A description of phenomena related to coastal upwelling. *Prog. Oceanog.*, 12, 307-331.

Moore, D. W., P. Hisard, J.P. McCreary, J. Merle, J.J. O'Brien, J. Picaut, J.M. Verstraete et C. Wunsch. 1978. Equatorial adjustment in the eastern Atlantic ocean. *Geophys. Res. Lett.*, 5, 637-640.

Nicolis, G. et I. Prigogine. 1977. Self-organization in nonequilibrium systems. Wiley and Sons, New-York.

Nicolis, G. et I. Prigogine. 1989. Exploring complexity, an introduction. Freeman and Co, New York.

Niiler, P. P. et E. B. Kraus. 1977. One-dimensional models of the upper ocean. In: E.B. Kraus ed. Modelling and prediction of the upper layers of the ocean. Pergamon Press, New-York, p. 143-172.

O'Brien, J. J., D. Adamec et D.W. Moore. 1978. A simple model of equatorial upwelling in the gulf of Guinea. *Geophys. Res. Lett.*, 5, 641-644.

ORSTOM/FRU, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. Fishery Research Unit Tema, Cent. Rech. océanogr. Abidjan, Orstom, 62p.

Oudot, C. 1983. La distribution des sels nutritifs (NO₃-NO₂-PO₄-SiO₃) dans l'océan Atlantique intertropical oriental (région du Golfe de Guinée). *Océanogr. trop.* 18-2:201-222.

Oudot, C. et C. Roy. A paraître. Les sels nutritifs au voisinage de Dakar : cycle annuel moyen et variabilité interannuelle. In: Ph. Cury et C. Roy, eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Parrish, R. H., C.S. Nelson et A. Bakun. 1981. Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. *Bio. Oceanogr.*, 1: 175-203.

Parrish, R.H., A. Bakun, D.M. Husby et C.S. Nelson. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to Eastern boundary current pelagic fish reproduction. *In: G.D. Sharp et J.Csirke, ed. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, FAO Fish Rep.*, 291, 3, 731-777.

Paulik, G. J. 1981. Anchovies, birds and fishermen in the Peru Current. *In: M. H. Glantz et J. D. Thompson, eds. Resource management and environmental uncertainty, lessons from coastal upwelling fisheries, Wiley-Interscience*, pp 35-80.

Pauly, D. 1989. An eponym for Reuben Lasker. *Fish. Bull. U.S.*, 87, 3, p383.

Pauly, D. et I. Tsukayama (eds.). 1987. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.

Pauly, D. et M. Soriano. 1987. Monthly spawning stock and egg production of Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*), 1983 to 1982. *In: D. Pauly and I. Tsukayama, eds. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.*

Pauly, D. et M. Soriano. 1989. Production and mortality of anchoveta (*Engraulis ringens*) eggs of Peru. *In: D. Pauly, P. Muck, J. Mendo et I. Tsukayama, eds. the Peruvian upwelling ecosystem : dynamics and interactions. ICLARM conference proceedings 18, 438p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.*

Pauly, D., M.L. Palomares et F.C. Gayanilo. 1987. VPA estimates of the monthly population length composition, recruitment, mortality, biomass and related statistics of Peruvian anchoveta, 1953 to 1981, p. 142-166. *In: D. Pauly et I. Tsukayama eds. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany and ICLARM, Manila, Philippines.*

Pauly, D., P. Muck, J. Mendo et I. Tsukayama (eds). 1989. The Peruvian upwelling ecosystem : dynamics and interactions. ICLARM conferences proceedings 18, 438p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.

Peterman, M.R. et M.J. Bradford. 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Science*, 235: 354-356.

Pezennec, O., E. Marchal et F.X. Bard. A paraître. La pêche des petites espèces pélagiques en Côte d'Ivoire. *In*: P. Le loeuff et E. Marchal eds. Le milieu marin en Côte d'Ivoire. ORSTOM, Paris.

Picaut, J. 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic. *J. Phys. Oceanogr.*, 13, 1, 18-37.

Platt, T. 1978. Spectral analysis of spatial structures in phytoplankton populations. *In*: J. H. Steele, ed. Spatial patterns in plankton communities. 73-74. Plenum Press, London.

Platt, T. et K. L. Denman. 1975. Spectral analysis in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6, 189-210.

Potts, G.W et R.J. Wootton. 1984. Fish reproduction: Strategies and tactics. Academic Press. 410p.

Prigogine, I. 1961. Introduction to thermodynamics of irreversible processes. Wiley, New York.

Prigogine, I. et I. Stengers. 1979. La nouvelle alliance. Gallimard, Folio-essais: 439p.

Rébert, J. P. 1983. Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 93, 186p.

Rossignol, M. et M.T. Aboussouan. 1965. Hydrologie marine côtière de la presqu'île du Cap-Vert. Contribution à l'étude de la productivité des eaux. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 2, 166p.

Roy, C. 1989. Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal. *Oceanologica Acta*, 12, 4, 361-369.

Roy, C. A paraître. Relations entre sels nutritifs et chlorophylle : une approche exploratoire. *In*: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Roy, C. à paraître. Relations entre sels nutritifs et chlorophylle : une approche exploratoire. *In*: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Roy, C. et C. Oudot. A paraître. La variabilité des relations nitrate-température et nitrate-phosphate dans l'upwelling sénégalais. *In*: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Roy, C., P. Cury, A. Fontana et H. Belvèze. 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resour.*, 2:21-29.

Samba, A. et F. Laloë. A paraître. Upwelling sénégal-mauritanien et pêche au tassergal (*Pomatomus saltator*) sur la côte nord du Sénégal. *In*: P. Cury et C. Roy eds. *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*, ORSTOM, Paris.

Santander, H. 1987. Relationship between anchoveta egg standing stock and parent biomass off Peru, 4-14°S. p.179-207. *In*: D. Pauly and I. Tsukayama, eds. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.

Servain, J., J. Picaut et J. Merle. 1982. Evidence of remote forcing in the equatorial Atlantic ocean. *J. Phys Oceanogr.*, 12, 457-463.

Sharp, G. D. 1980. Report of the workshop on effects of environmental variation on survival of larval pelagic fishes. *In*: G. D. Sharp, ed. Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. Lima, Peru. IOC workshop Rep., 28, 15-64.

Sharp, G.D. et J. Csirke (eds.). 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. *FAO Fish. Rep.*, 291, (3), 779-1066.

Simpson, J. J., C. J. Koblinsky, J. Pelaez, L. R. Haury et D. Weisenhahn. 1986. Temperature-plant pigment-optical relations in a recurrent offshore mesoscale eddy near Point Conception, California. *J. Geophys. Res.*, 91, C11, 12919-12936.

Simpson, J. J., C. J. Koblinsky, L.R. Haury et T. D. Dickey. 1984. An offshore eddy in the California current system, preface. *Prog. Oceanogr.*, 13, 1-4.

Sinclair, M. 1988. Marine populations: an essay on population regulation and speciation. Washington Sea Grant Program. University of Washington Press. 252p.

Sissenwine, M. P. 1984. Why do fish populations vary ? *In*: R. M. May, ed. Exploitation of marine communities, Dahlem Konferenzen. Springer Verlag. pp59-94.

Smith, R. L. 1968. Upwelling. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6, 11-46.

Smith, R. L. 1981. A comparison of the structure and variability of the flow field in three coastal upwelling regions : Oregon, Northwest Africa and Peru. *In*: F.A. Richards, ed. Coastal Upwelling, American Geophysical Union, Washington, D.C.

Smith, S. D. 1988. Coefficients for sea surface wind stress, heat flux, and wind profiles as a function of wind speed and temperature. *J. Geophys. Res.*, 93, C12, 15467-15472.

Soutar, A et J. D. Isaacs, 1969. History of fish populations inferred from fish scales in anaerobic sediments off California. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.*, 13: 63-70.

Steele, J. H. 1984. Kinds of variability and uncertainty affecting fisheries. *In*: R. M. May ed. Exploitation of marine communities, 245-262. Reports Life Sciences Research Report 32, Dalhem Konferenzen, Berlin 1984. Springer-Verlag. +

Steele, J.H. 1989. The message from the oceans. *Oceanus*, 32, 2, 4-9.

Stevenson, M.R., R. Garvine et B. Wyatt. 1974. Lagrangian measurements in a coastal upwelling zone off Oregon. 4, 321-336.

Stretta, J.M. 1988. Environnement et pêche thonière en Atlantique tropical oriental. *In*: Fonteneau A. et J. Marcille eds. Ressources, pêche et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique centre-est. *J. Phys. Oceanogr.*, FAO Doc. Tech. Pêches, 292, pp 269-316.

Sund, P.N., M. Blackburn et F. Williams. 1981. Tunas and their environment in the Pacific ocean; a review. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 19, pp 443-512.

Taylor, R. A. J., L. R. Taylor. 1979. Behavioural model for the evolution of spatial dynamics. *In*: Anderson R. M., B.D. Turner, R. M. Taylor, eds. Population Dynamics, Blackwell Scientific Publications, 1-27.

Teisson, C. 1982. Application de la théorie d'Ekman à l'étude des courants et des remontées d'eaux profondes le long des côtes sénégalaises. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 106, 79p.

Therriault, J.C. et T. Platt. 1981. Environmental control of phytoplankton patchiness. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 38(6): 368-641.

Touré, D. 1983. Contribution à l'étude de l'upwelling de la baie de Gorée (Dakar-Sénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanctonique. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 93, 186 p.

Troadec, J. P. (ed.), 1989. L'homme et les ressources halieutiques: un essai sur l'usage d'une ressource renouvelable. Edition IFREMER, Brest, 817p.

Troadec, J. P. 1989. Eléments pour une autre stratégie. In: J. P. Troadec ed. L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource commune, pp 747-795.

Vives, F. 1974. Le zooplancton et les masses d'eaux des environs du Cap Blanc. *Téthys.*, 6, 313-318.

Voituriez, B. et A. Herbland. 1982. Comparaison des systèmes productifs de l'Atlantique tropical est : dômes thermiques, upwellings côtiers et upwelling équatorial. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 114-130.

Walsh, J.J. 1975. A spatial simulation of the Peru upwelling ecosystem. *Deep-Sea Res.*, 22, 201-236.

Walsh, J.J., T.E. Whitley, W.E. Esaias, R.L. Smith, S.A. Huntsman, H. Santander et B.R. DeMendiola. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *Deep-Sea Res.* 27: 1-28.

Walters, C. J. et J. S. Collie. 1988. Is research on environmental factors useful to fisheries management? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45:1848-1854.

Wooster, W. S., A. Bakun et D.R. McLain. 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. Mar. Res.*, 34, 131-141.

Wroblewski J.S., J. G. Richman et G.L. Mellor. 1989. Optimal wind conditions for the survival of larval Northern anchovy, *Engraulis mordax* : a modelling investigation. *Fish. Bull., U.S.*, 87, 3, p.387-398.

ORSTOM Éditeur
Dépôt légal : avril 1992
Impression
ORSTOM BONDY

ORSTOM Éditions
213 rue La Fayette
75480 Paris Cedex 10
Diffusion
72, route d'Aulnay
93143 BONDY Cedex
ISSN : 0767-2888
ISBN : 2-7099-1091-8

Photo de couverture :
Illustration tirée d'un ouvrage du XVI^e siècle
(référence inconnue)

Cliché : Claude Roy