
BIOLOGIE ET ÉCOLOGIE DES POISSONS PÉLAGIQUES CÔTIERS DU LITTORAL IVOIRIEN

Émile MARCHAL

Introduction

Les recherches en biologie et en écologie des poissons pélagiques ont commencé en Côte-d'Ivoire au début des années soixante. Les premières études ont surtout porté sur la caractérisation des espèces ou populations par comparaison avec les caractéristiques établies dans d'autres régions tant pour les adultes que pour les stades larvaires (MARCHAL, 1965a, b, 1966c, 1967a), sur la saisonnalité de certaines propriétés physiologiques (MARCHAL, 1966b), et sur les fluctuations de l'abondance en relation avec certains paramètres de l'environnement (MARCHAL, 1966a). À partir de 1966, la restructuration du Centre de recherches océanographiques et le renforcement des équipes de recherche permettent le développement d'un programme d'observation plus systématique basé sur les débarquements de la flottille commerciale et sur l'extension des observations du milieu physique (MARCHAL, 1967b).

De 1969 à 1972, un programme d'« étude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers » apporte des moyens supplémentaires ; une série de campagnes d'observation du milieu physique et biologique du plateau continental, du cap des Palmes au cap des Trois-Pointes (FAO, 1974), peut ainsi être entreprise.

À partir de 1973 une autre approche est choisie avec la réalisation de plusieurs campagnes de détection acoustique destinées à évaluer la distribution et l'abondance des ressources pélagiques.

Les échantillonnages biologiques des débarquements, arrêtés pendant plusieurs années, ont repris récemment de façon intensive et permettront de compléter les connaissances encore bien fragmentaires sur la biologie et l'écologie de ces espèces.

Espèces principales

Dix-sept espèces appartenant à six familles constituent la quasi-totalité de la faune ichtyologique pélagique côtière, ce qui n'exclut pas la présence sporadique mais parfois abondante d'autres espèces telles que le « voilier » (*Istiophorus americanus*), ou d'espèces qui vivent généralement près du fond mais peuvent, dans certaines circonstances, se rencontrer en pleine eau.

La liste suivante indique la répartition géographique générale de chaque espèce.

Clupéidés

Sardinella aurita : Atlantique tropical et Méditerranée, océans Indien et Pacifique.

Sardinella maderensis : Atlantique tropical oriental et Méditerranée.

Sardinella rouxi : golfe de Guinée.

Ilisha africana : golfe de Guinée.

Ethmalosa fimbriata : golfe de Guinée.

Engraulidés

Engraulis encrasicolus : Atlantique oriental, tropical et tempéré nord, Méditerranée.

Carangidés

Chloroscombrus chrysurus : Atlantique tropical.

Vomer setapinnis : Atlantique tropical.

Decapterus rhonchus : Atlantique tropical oriental.

Decapterus punctatus : Atlantique tropical oriental.

Trachurus trecae : Atlantique tropical oriental.

Scombridés

Scomber japonicus : Océan tropical mondial.

Auxis thazard : Océan tropical mondial.

Euthynnus alleteratus : Océan tropical mondial.

Scomberomorus tritor : Atlantique tropical oriental.

Haemulidés

Brachydeuterus auritus : Atlantique tropical oriental.

Balistidés

Balistes carolinensis : Atlantique tropical.

Caractéristiques biologiques

NUTRITION

Peu d'observations directes et suivies ont été faites en Côte-d'Ivoire sur le régime alimentaire et le mode de nutrition. DIA (1972) a comparé la composition des contenus stomacaux des trois espèces de sardinelles à celle de traits de plancton effectués à proximité de la pêche. Apparemment, les sardinelles se comportent plutôt en filtreurs « actifs » que « passifs » : elles sélectionnent des essaims de plancton monospécifiques. En réalité, la différence avec la composition des traits de filets n'est peut-être qu'apparente car un trait va « moyenner » la composition du zooplancton dans un volume important, alors que le contenu stomacal peut ne refléter que le voisinage immédiat du poisson. L'étude portait aussi sur la différence possible de régime des trois espèces eu égard à la différence de leur filtre branchial : celui-ci est très serré chez *Sardinella aurita*, moyennement chez *Sardinella maderensis* et lâche chez *Sardinella rouxi* (figure 1). Si, effectivement, les proies sont nettement plus grandes dans les estomacs de cette dernière espèce, il n'y a, en revanche, pas de différence notable chez les deux autres. La part pondérale du phy-

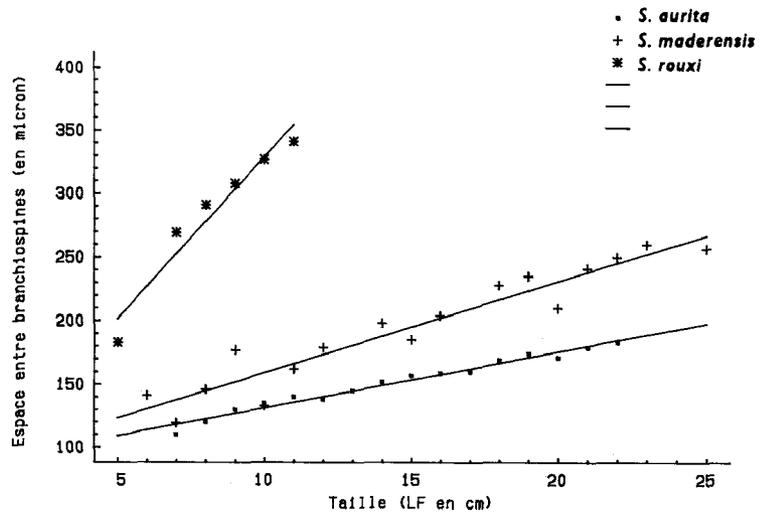


Figure 1
 Comparaison des filtres branchiaux de *Sardinella aurita*, *Sardinella maderensis*, *Sardinella rouxi*. Écartement des branchiostyles (en micron) en fonction de la taille du poisson (en cm), d'après DIA, 1972.

toplancton est très faible dans les contenus stomacaux observés. La nutrition paraît être essentiellement diurne, avec cependant des possibilités nocturnes en période de pleine lune.

D'autres observations, moins systématiques, faites sur ces espèces et sur les autres, ainsi que les informations contenues dans la littérature, permettent de classer les espèces de pélagiques côtiers en plusieurs catégories en fonction de leur mode de nutrition et de leur régime alimentaire : cette classification peut permettre de mieux comprendre leur comportement.

On distingue ainsi :

- les filtreurs, au filtre branchial plus ou moins serré ; dans cette catégorie on trouve : *Ethmalosa fimbriata*, qui se nourrit de phyto- et de zooplancton, à part à peu près égale (ALBARET, à paraître) ; *Sardinella aurita* et *Engraulis encrasicolus*, au régime composé en majorité de zooplancton (copépodes) ; *Sardinella maderensis*, à peu près exclusivement zooplanctonophage ;
- les semi-filtreurs qui, en plus d'un filtre branchial, possèdent des dents assez développées ; leur régime est surtout composé de zooplancton, d'ichtyoplancton et de petits crustacés ; on relève dans ce groupe : *Ilisha*, *Chloroscombrus* et *Vomer* ;
- les prédateurs, dont le filtre branchial est plus ou moins réduit et qui possèdent une denture fonctionnelle ; leur régime est composé en partie de zooplancton de taille assez grande, d'ichtyoplancton, de crustacés (mysidacés, euphausiacés, crevettes), de jeunes poissons ; on note dans ce groupe : *Decapterus*, *Trachurus*, *Scomber*, *Auxis*, *Euthynnus*, *Scomberomorus* ;
- les « opportunistes », qui ont une denture développée et parfois un « gésier », mais qui sont capables de se nourrir d'œufs et de larves de poissons aussi bien que de crevettes ou de poissons morts ; c'est le cas, par exemple, de *Balistes carolinensis* et de *Brachydeuterus auritus*.

ENGRAISSEMENT ET FACTEUR DE CONDITION

Les seules observations en Côte-d'Ivoire concernent les deux espèces majeures de sardinelles. Le cycle d'engraissement a été étudié sur une période de 14 mois par analyse d'un échantillon mensuel de chacune des espèces (MARCHAL, 1966b). La teneur en graisse a été déterminée par extraction chimique, la teneur en eau par dessiccation. Ces deux valeurs sont très fortement corrélées négativement, comme cela a déjà été observé pour d'autres espèces. Un cycle saisonnier apparaît nettement chez ces deux clupéidés (figure 2) avec un minimum d'engraissement très marqué en juin-juillet (environ 1 % de l'extrait sec en matière grasse). À ce minimum fait suite une augmentation rapide de l'engraissement culminant à un maximum en novembre (*Sardinella aurita*) ou octobre (*Sardinella maderensis*), le maximum étant plus élevé chez la première que chez la seconde (15 % contre 10 %). Chez *Sardinella aurita* la teneur en graisse chute ensuite brutalement pour marquer un second minimum en janvier suivi d'un nouveau cycle d'engrais-

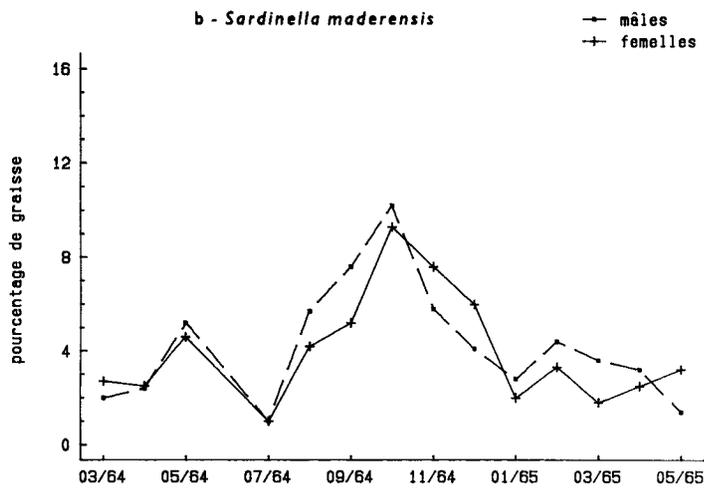
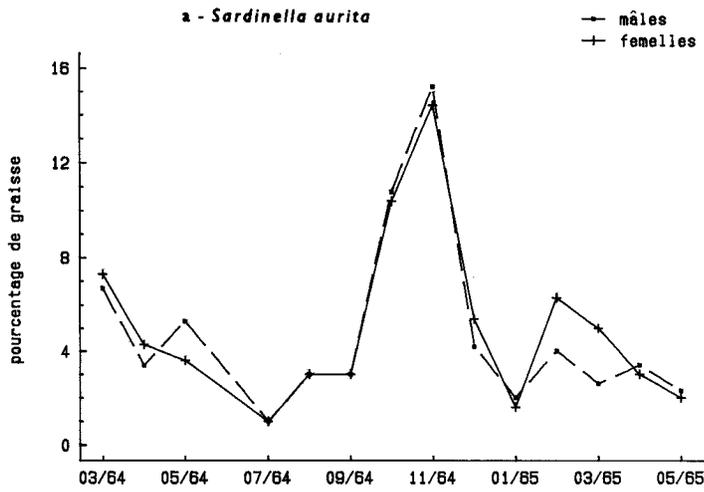


Figure 2
Cycle annuel de la teneur en matière grasse exprimée en pourcentage du poids total de poisson (1964-1965). a- *Sardinella aurita* ; b- *Sardinella maderensis*

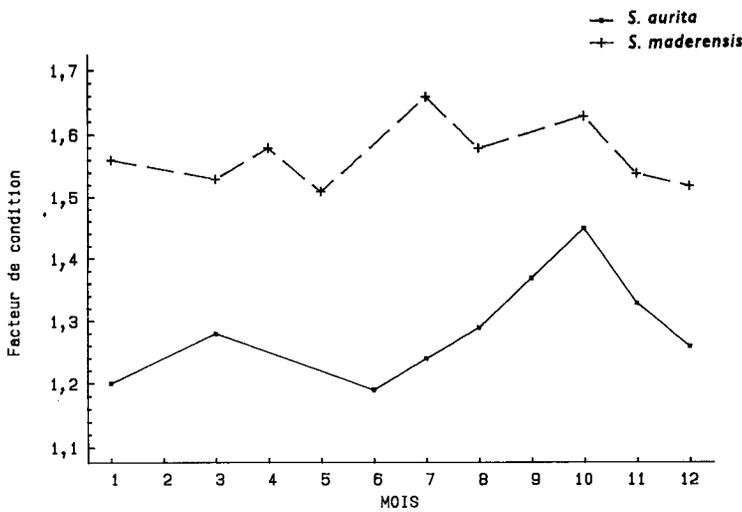


Figure 3
Cycle annuel du facteur de condition K (année 1966) chez *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*
 $K = P (g) \times 100 / LF^3 (cm)$

sement en février mais avec un maximum nettement moins élevé qu'en octobre. Chez *Sardinella maderensis* on observe également une diminution de la teneur en graisse suivie d'un second cycle d'engraissement, mais ce cycle est moins prononcé que chez l'autre espèce. On peut donc conclure de ces observations qu'il existe chez ces deux sardinelles (et probablement chez d'autres petits pélagiques) un cycle saisonnier biannuel dissymétrique de l'engraissement faisant alterner les périodes de forte et de faible accumulation de lipides, séparées par des diminutions plus ou moins brusques des réserves. La période de forte accumulation se situe en fin de saison hydrologique froide. Des observations macroscopiques portant sur les dépôts de graisse mésentérique chez *Sardinella maderensis* confirment tout à fait ce cycle avec des individus gras d'août à décembre.

Chez les sardinelles, l'embonpoint ou **facteur de condition** (rapport entre le poids du poisson et le cube de sa longueur) suit un cycle saisonnier comparable à celui de l'engraissement, avec deux maxima par an (figure 3). Chez *Sardinella aurita* la série de 1966 montre un minimum de début d'année et un second minimum de début de saison froide (juin) suivi d'une augmentation régulière et soutenue jusqu'en octobre, puis une chute importante en fin d'année. Le cycle de saison froide correspond tout à fait aux résultats ghanéens (FRU/CRO/ORSTOM, 1976) : il porte en fait sur des poissons pêchés au Ghana. Mais il semble que dans le cas de lots provenant de Côte-d'Ivoire (pour d'autres années cependant) l'évolution soit différente avec une variation annuelle nettement moins accusée. Cette variation peu marquée s'observe aussi chez l'autre espèce, *Sardinella maderensis* dont le facteur de condition montre une légère augmentation de juillet à octobre (saison froide). Il n'y a pas d'observations suivies pour les autres espèces.

REPRODUCTION

Maturité, maturation et première reproduction

La maturité sexuelle est l'aptitude à la reproduction. La taille à laquelle elle est atteinte est souvent exprimée par un stade d'évolution de la première maturation des produits sexuels. Ainsi on définira pour une population une taille de **première maturation** correspondant au point où 50 % des individus femelles ont atteint le stade IV (ou III de l'échelle Fontana), c'est-à-dire dont les ovaires sont développés et présentent des ovocytes parfaitement visibles à l'examen macroscopique. Dans l'échelle adoptée, l'émission des produits sexuels correspond au stade VI (V de l'échelle Fontana).

Les tailles (longueur à la fourche caudale, LF, en cm) de première maturation (TPM) d'un certain nombre d'espèces pélagiques déterminées en Côte-d'Ivoire ou au Ghana sont indiquées dans le tableau I.

En fait, il y a une variation saisonnière marquée de cette taille. Ainsi chez *Sardinella aurita* la taille indiquée se réfère essentiellement à la grande saison froide, l'évolution apparaît plus tardive en saison chaude ou petite saison froide.

TABLEAU I
Taille de première maturation (TPM, cm) déterminée pour certaines espèces pélagiques
en Côte-d'Ivoire et au Ghana

Espèces	<i>S. aurita</i>	<i>S. maderensis</i>	<i>S. rouxi</i>	<i>Engraulis</i>	<i>Scomber</i>	<i>Trachurus</i>
TPM	14,5	18,5	< 10	9	22	13

Sex-ratio

La proportion des sexes n'est pas constante au cours de la vie de la plupart des espèces. D'une façon générale il ressort des observations (figure 4) que, chez les trois sardinelles et probablement le maquereau, la proportion de femelles augmente au fur et à mesure de la croissance pour finalement atteindre 100 % à partir d'une certaine taille. En fait, il apparaît clairement que les mâles sont majoritaires jusqu'à une taille située un peu au-delà de la première maturation (plus proche de la première reproduction en fait), tout au moins chez les sardinelles. Le sex-ratio de la population, toutes tailles confondues, n'est que

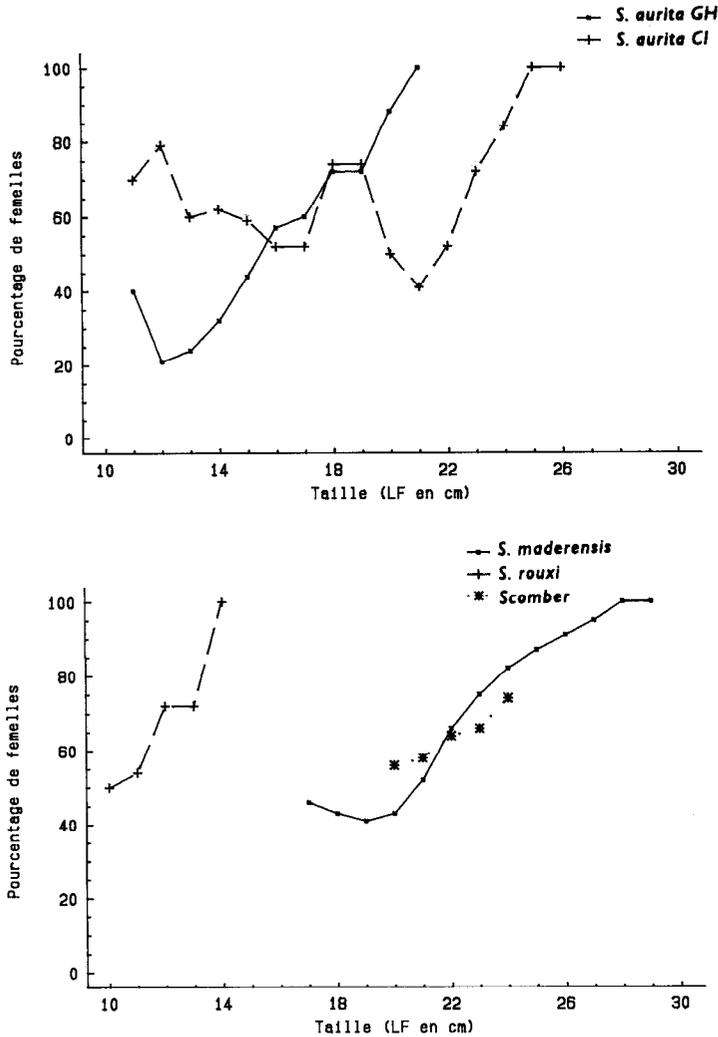


Figure 4
Pourcentage de femelles en fonction de la taille (longueur à la fourche caudale LF) pour les 3 espèces de sardinelles et le maquereau.

légèrement en faveur des femelles, et n'est en fait pas significativement différent de 1 si l'on considère les effectifs des tailles les plus faibles. Chez *Sardinella aurita*, la proportion des femelles par classe semble différente selon qu'il s'agit de poissons pêchés au Ghana en saison froide ou en Côte-d'Ivoire en saison chaude (début de l'année). Mais la variabilité est forte d'un échantillon à l'autre car, quelle que soit l'étendue de la distribution, la proportion de femelles est plus élevée dans les plus grandes classes pour un échantillon donné.

Évolution saisonnière du rapport gonado-somatique (RGS) et stades sexuels

Des observations relativement suivies n'existent que pour les deux espèces majeures de sardinelles. Chez l'une comme chez l'autre, il existe une bonne corrélation entre les mesures du RGS et la proportion de stades sexuels femelles en maturation avancée (stades IV, V et VI). Chez *Sardinella aurita* (figure 5) on distingue nettement un signal saisonnier montrant une forte activité génésique de juin à octobre, très faible pendant le reste de l'année. Il faut toutefois préciser que ces observations concernent essentiellement le Ghana et l'est ivoirien et ont été faites antérieurement à 1972. Chez *Sardinella maderensis*, la période d'activité génésique paraît plus étalée dans l'année avec simplement une forte diminution de mai à juillet (transition saison chaude, saison froide). D'après les stades sexuels, le maximum d'activité apparaît clairement en saison chaude (octobre à avril).

Figure 5
Sardinella aurita. Cycle du rapport gonado-somatique (RGS) femelle et du pourcentage de femelles avec stades sexuels avancés (stades IV, V, VI, de l'échelle de Hjort). RGS = poids des gonades x 100/poids total.

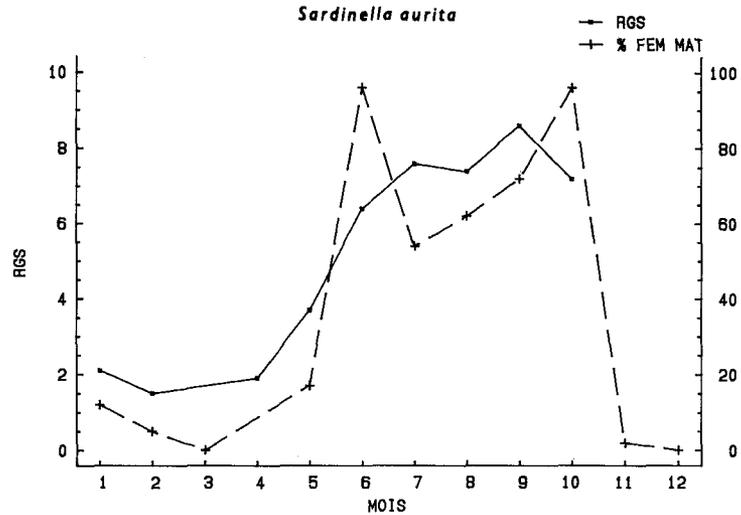
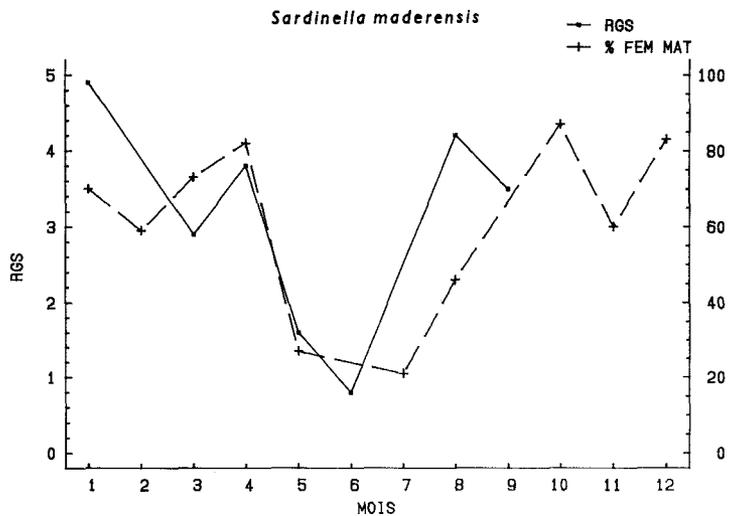


Figure 6
Sardinella maderensis. Cycle annuel du RGS femelle et du pourcentage de femelles aux stades sexuels avancés (voir figure 5).



Des observations sur le maquereau montrent une forte activité génésique en août-septembre et nulle en octobre. Des exemplaires de *Sardinella rouxi* pêchés en décembre témoignaient d'une activité génésique forte (100 % de stade IV).

Répartition spatio-temporelle des œufs et larves

Une série de campagnes mensuelles de récolte d'ichtyoplancton réalisées de juillet 1969 à avril 1972 dans le cadre du projet « Sardinelles » permet d'avoir une bonne représentation de la répartition des larves dans le « golfe ivoirien » (du cap des Palmes au cap des Trois-Pointes) et de leur phénologie (KRZELJ 1972a, b, c, d). L'étude a porté sur les larves de *Sardinella aurita*, *Sardinella maderensis*, *Sardinella rouxi*, *Engraulis encrasicolus* et sur les œufs de cette espèce uniquement. L'analyse de la distribution de l'abondance des larves dans l'espace montre pour plusieurs de ces espèces une différence marquée entre l'est et l'ouest de la zone couverte (tableau II).

Afin d'analyser plus précisément cette différence géographique et son évolution au cours de l'année, on a regroupé les deux secteurs occidentaux et les deux secteurs orientaux en écartant les secteurs centraux. Leur variation saisonnière est portée sur la figure 7. Chacune des espèces étudiées montre une distribution spatio-temporelle différente.

Sardinella aurita présente deux périodes d'abondance des larves observables dans les deux zones mais celle de début d'année est beaucoup plus importante dans l'ouest alors que c'est l'inverse pour celle

TABLEAU II

Abondance des larves récoltées au-dessus du plateau continental du cap des Palmes au cap des Trois-Pointes de 1969 à 1971 (nombre moyen de larves par 100 m² de surface)

Secteur Espèces	Tabou	San Pedro	Fresco	Jacqueville	Gd-Bassam	Axim	Moyenne
<i>S. maderensis</i>	60	27	8	29	42	30	33
<i>S. aurita</i>	63	5	3	4	5	14	16
<i>S. rouxi</i>	12	6	7	8	66	27	21
<i>Engraulis</i>	988	624	423	459	383	596	579

de grande saison froide. Globalement sur l'ensemble de l'année, c'est dans les secteurs occidentaux qu'on a récolté le plus de larves de cette espèce.

Sardinella maderensis ne montre pas de différence significative entre l'est et l'ouest, l'abondance moyenne des larves est très stable d'octobre à avril (saisons chaudes), avec des minima aux périodes de transition hydrologique. On observe une deuxième période d'abondance en début de saison froide, plus longue à l'ouest qu'à l'est.

Sardinella rouxi est nettement plus abondante à l'est qu'à l'ouest (un facteur de 10 environ), avec une évolution saisonnière tout à fait comparable : les larves de cette espèce sont entièrement absentes en saison froide.

L'abondance des larves de l'anchois *Engraulis encrasicolus*, de loin la plus forte, est stable pendant toute la première partie de l'année puis chute très nettement en saison froide pour remonter plus progressivement dans le dernier trimestre. En fait, ce schéma correspond surtout à la zone occidentale. Dans l'est, si la première partie de l'année est stable, elle se situe à un niveau nettement inférieur à celui de l'ouest alors que la baisse de saison froide est à peine indiquée en début puis rapidement suivie d'une forte augmentation aboutissant à un niveau élevé mais fluctuant. Schématiquement, on peut dire que les larves d'anchois sont plus abondantes à l'ouest pendant la première partie de l'année (décembre à mai) et à l'est pendant la deuxième (juillet à novembre). Cette situation aboutit à une moyenne régionale stable dans l'année (minimum en juillet). Cette opposition de phase se retrouve curieusement dans l'abondance des œufs, mais avec une période beaucoup plus courte, à laquelle on ne trouve guère d'explication. Un minimum absolu pour les deux zones est observé en mai alors que celui des larves l'est en juillet : compte tenu de l'évolution rapide de l'embryogénèse (la durée estimée entre la ponte et l'éclosion est de 48 h), il n'y a pas de relation possible entre les deux. En fait, il apparaît d'une part une très grande variabilité dans l'abondance observée des œufs, causée justement par la rapidité de l'éclosion ne permettant pas une dispersion suffisante, d'autre part une certaine discordance entre abondance des œufs et des larves pendant la saison froide, principalement dans l'ouest. On doit cependant souligner que ces résultats ne concernent que le plateau continental. Or des récoltes effectuées au large (jusqu'à 30 milles au-delà de l'isobathe 200 m) ont montré que les larves peuvent être trouvées en abondance au moins jusqu'à cette distance, alors que la présence des œufs est limitée quasi exclusivement au plateau continental. En août-septembre 1964, des larves ont été rencontrées en abondance bien au-delà du plateau, jusqu'à 150 milles au large (MARCHAL, 1966c) ; en outre, elles ont aussi été signalées jusqu'à 40 m, profondeur maximale échantillonnée, laissant supposer que certaines se trouvaient plus profondément et donc pouvaient ne pas être récoltées. Il n'est donc pas certain que l'abondance des larves sur le plateau continental corresponde réellement à celle de toute la population ; variations observées ne peuvent être qu'une mesure de leur disponibilité locale.

Cela ne paraît pas être le cas des autres espèces (sardinelles) dont les larves n'ont été rencontrées que rarement au large du plateau continental et en profondeur au-dessous de 20 m.

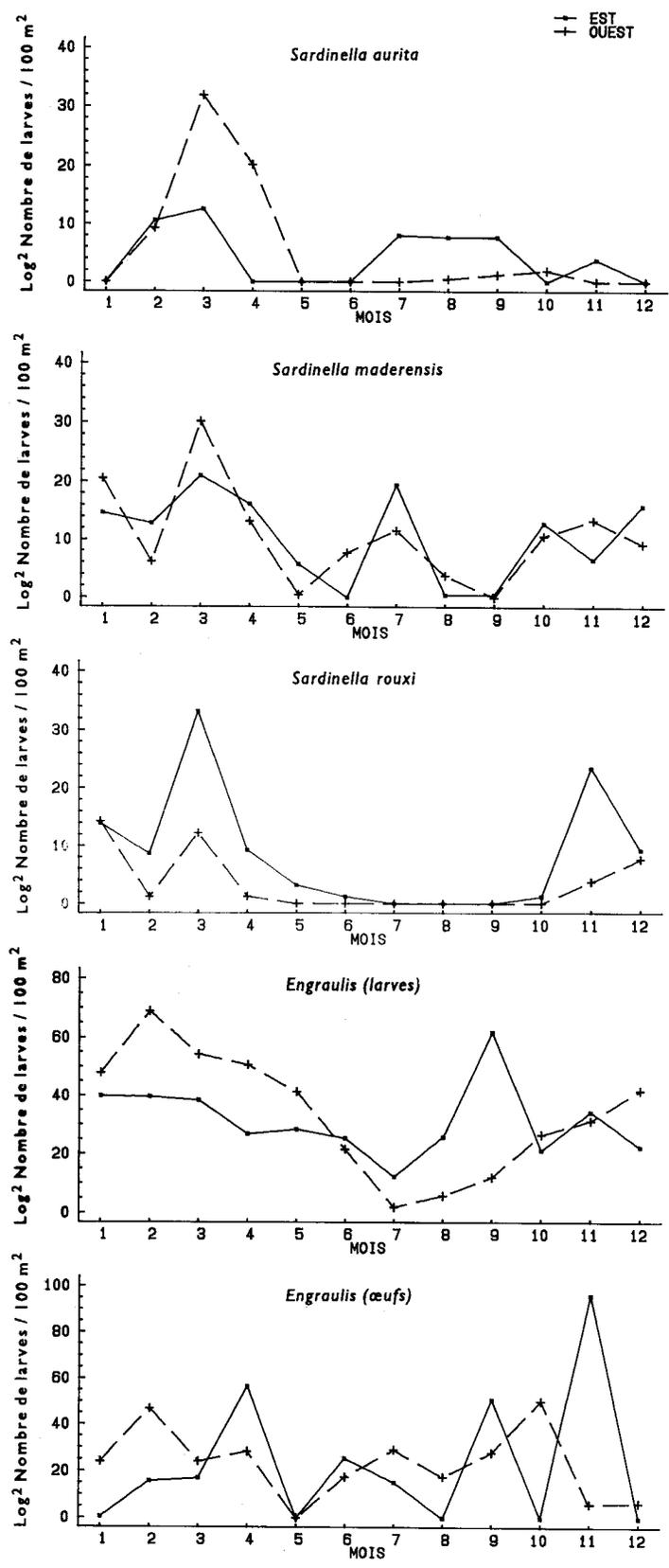


Figure 7
 Cycle annuel de l'abondance des larves des 3 espèces de sardinelles (*Sardinella aurita*, *Sardinella maderensis*, *Sardinella rouxi*) et des larves et œufs de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*). Moyennes sur 3 années (1969, 1970, 1971). Les résultats sont présentés en deux ensembles, est et ouest. L'abondance est exprimée en nombre par 100 m² de surface (échelle log²).

- En considérant l'ensemble des clupéidés et anchois, on peut observer que :
- le signal saisonnier est bien marqué chez toutes les espèces, mais elles n'y répondent pas de façon homogène ;
 - le signal géographique est également très marqué, excepté chez *Sardinella maderensis* ;
 - la conjugaison des deux signaux permet de préciser la phénologie de leurs larves : *Sardinella aurita* et *Engraulis encrasicolus* ont deux périodes et deux zones d'abondance maximale croisées, correspondant aux grande et petite saisons froides ; *Sardinella maderensis* présente une affinité marquée pour les eaux chaudes mais curieusement montre un pic d'abondance en début de saison froide, cette évolution se retrouvant tout à fait similaire à l'est et à l'ouest ; *Sardinella rouxi* est strictement inféodée aux eaux chaudes et, en toute période, se rencontre en plus grande abondance à l'est.

Conclusion

On peut conclure ce chapitre sur la reproduction, en constatant qu'il y a une bonne adéquation générale chez *Sardinella maderensis* entre l'évolution du RGS et les stades sexuels d'une part et l'abondance des larves de l'autre : il y a une seule grande saison de ponte interrompue par la fin de la saison chaude qui correspond aussi à une baisse importante de salinité. Il est possible que la reprise de la ponte en juillet soit bloquée par le refroidissement des eaux agissant soit directement sur la maturation soit sur la survie des larves. La ponte a lieu uniformément le long de la côte. On remarquera, en revanche, chez *Sardinella aurita* que seule la période de ponte de grande saison froide (juillet à septembre) du secteur oriental se retrouve dans l'évolution du RGS et des stades sexuels. Une première explication vient du fait qu'à cette époque (et en fait jusqu'aux années 1980) très peu de *Sardinella aurita* étaient pêchées à l'ouest : on a donc très peu ou pas d'observation sur les stades sexuels dans cette région. Pour une raison un peu similaire (faiblesse des captures en début d'année) l'échantillonnage est faible à cette période. Enfin, l'évolution du RGS se réfère à la seule année 1966 ; en moyenne (FRU/CRO/ORSTOM, 1976), le RGS des *Sardinella aurita* du Ghana montre une valeur assez faible mais soutenue pendant les premiers mois de l'année, chutant en avril. Ce schéma est cohérent avec l'évolution de l'abondance des larves dans la zone orientale. Pour ce qui est de la zone occidentale, la majorité des larves a été en fait pêchée au voisinage du cap des Palmes et pouvait provenir, au moins partiellement, d'une population localisée encore plus à l'ouest.

CROISSANCE

La croissance est difficile à préciser chez des poissons à période de reproduction étendue, capables de déplacements d'amplitude plus ou moins grande et soumis à des conditions environnementales elles-mêmes très variables. Les structures que l'on peut observer sur les pièces ossifiées ou calcifiées, et notamment les otolithes, sont souvent irrégulières, nombreuses mais peu interprétables. Quant aux modes que l'on peut distinguer d'après les fréquences de tailles dans les débarquements, ils ne montrent guère d'évolution interprétable, conséquence probable de l'étalement de la reproduction.

Les *Sardinella aurita* de Côte-d'Ivoire et du Ghana ont manifestement une croissance très différente de celle observée au Congo (GHÉNO, 1975) et au Sénégal (BOELÏ, 1981, CAMARENA-LUHRS, 1986). Un fait d'observation courant est la faible taille des individus telle qu'elle apparaît dans les captures : les exemplaires dépassant 22 cm sont l'exception, du moins dans la période antérieure à 1980 alors qu'ils atteignent couramment 30 cm au Sénégal. De même, la taille à la maturité est de 14 cm environ contre 18 cm au Sénégal. Cependant, dans les années récentes, des individus nettement plus grands formant des classes modales à 24 ou 25 cm sont apparus dans les captures.

Diverses hypothèses de croissance ont été présentées. PROSVIROV et RIABIKOV (1961) ainsi que MUTA (1966) se sont basés sur la lecture des écailles et aboutissent à une croissance lente. À l'opposé, le document FAO (1971) propose une croissance très rapide, aboutissant à un temps de génération de 4 mois (de l'œuf à 13 cm). MARCHAL (in FAO, 1974) base sa courbe de croissance sur la lecture des otolithes

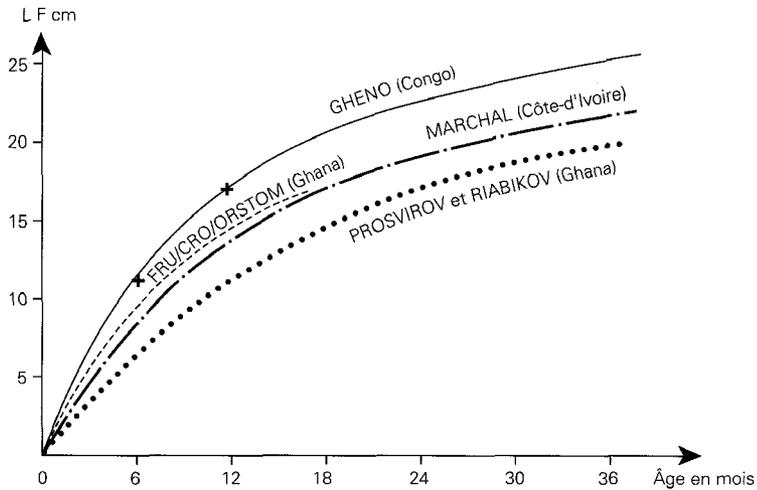


Figure 8
Courbes de croissance de *Sardinella aurita* de Côte-d'Ivoire et du Ghana proposées par divers auteurs. À titre de comparaison est également indiquée la courbe de croissance établie par GHÉNO (1975) pour le Congo.

+ Groupe de travail COPACE, Abidjan (décembre 1987)

sous l'hypothèse de la formation de deux anneaux par an. Le groupe de travail FRU/CRO/ORSTOM (1976) déduit la courbe de croissance des déplacements des modes de taille (méthode Petersen) et arrive sensiblement à la même conclusion que MARCHAL. Enfin, le groupe de travail COPACE (FAO, 1989) propose une croissance un peu plus rapide. Ces différentes hypothèses sont schématisées figure 8. Cependant, aucun de ces résultats n'est basé sur des observations suffisamment nombreuses et suivies. De plus, ils ne permettent pas d'interpréter correctement les progressions modales apparentes d'une année à l'autre : ainsi, de 1969 à 1973, on peut observer une progression régulière de 1 cm environ du mode majeur (de 15 à 19 cm) dans les captures des senneurs ivoiriens. Si cela correspond à l'évolution d'un même mode, la croissance serait très lente ! Depuis quelques années, on capture des individus nettement plus grands, principalement en Côte-d'Ivoire, avec des modes importants de 23 à 25 cm. À ce propos, on notera que l'hypothèse de croissance formulée par le groupe COPACE coïncide parfaitement avec la courbe de croissance donnée par GHÉNO (1975) pour le Congo. Si cette hypothèse est exacte elle pourrait signifier qu'on a affaire à une population dont les caractéristiques biologiques sont différentes de la population exploitée antérieurement et voisines de celle du Congo. Ceci devrait se retrouver également pour la taille de première maturation. Les déplacements modaux ne sont cependant pas plus nets, sauf peut-être de 1985 à 1986 avec le passage du mode de 19 cm à 23 cm (PEZENNEC *et al.*, dans cet ouvrage). Enfin, on n'a pas pris en considération la différence de croissance entre sexes : or une analyse des mensurations par sexe réalisée de juin à octobre 1966 montre des différences significatives et constantes entre les modes mâles et femelles. Celles-ci mesurent en moyenne 0,5 cm de plus en dessous de 15 cm et environ 1 cm de plus entre 15 et 18 cm, probablement plus au-delà : ce qui est cohérent avec l'évolution du sex-ratio (figure 9). De même, la lecture des otolithes d'une même série indique un décalage régulier entre mâles et femelles aboutissant pour une taille de 19,5 cm à la présence d'un (pour une même série) anneau supplémentaire chez les mâles. La prise en compte de cette différence est donc indispensable pour l'interprétation de la croissance.

La croissance de *Sardinella maderensis* a donné lieu à de nombreuses tentatives d'interprétation, mais sans résultat concluant. L'analyse des structures osseuses ou calcifiées s'est avérée décevante. On n'observe pas d'anneaux interprétables sur les écailles. Les otolithes, quant à eux, présentent des anneaux nombreux, multiples, à périodicité non évidente. L'étude des tailles mesurées au débarquement n'a pas non plus montré d'évidence en matière de croissance, malgré un échantillonnage très important à certaines époques (1966-1967 et 1970-1972). C'est donc la prise en compte d'éléments divers sur la même espèce qui peut permettre de proposer un schéma de croissance. Dans la région s'étendant de la Mauritanie à l'Angola, cette espèce présente une certaine homogénéité, tout au moins en ce qui concerne la

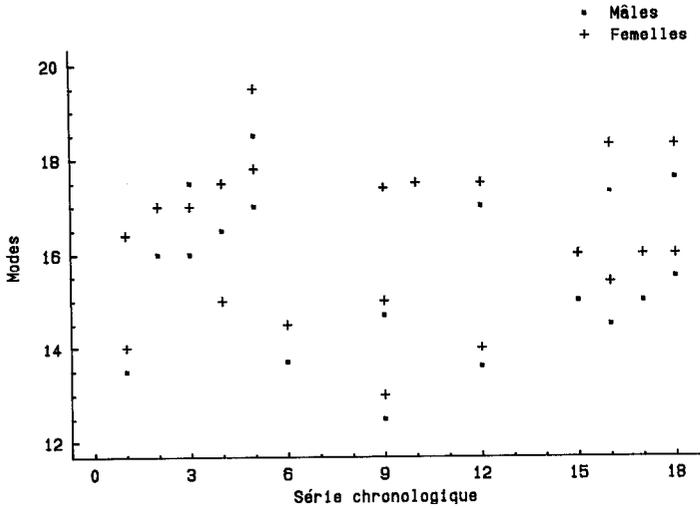


Figure 9
Sardinella aurita.
Évolution des modes mâles et femelles observés de juin à septembre 1966.

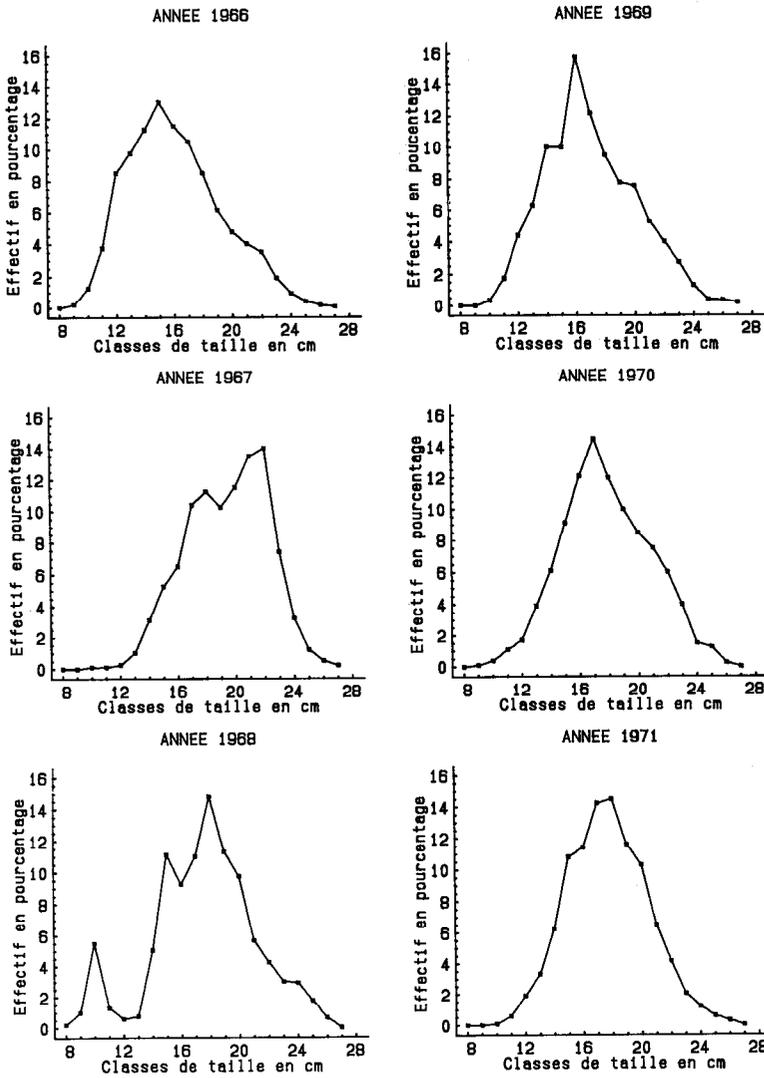


Figure 10
Distributions annuelles des tailles de *Sardinella maderensis* d'après un échantillonnage effectué au débarquement de 1966 à 1971. Tailles (LF) en centimètre, effectifs en pourcentage du nombre total.

taille maximale atteinte (de l'ordre de 30 cm de « longueur à la fourche ») et la taille de première reproduction (de 18 à 20 cm), contrairement à l'espèce précédente. Toutes les observations indiquent une croissance très rapide chez les juvéniles : 2,5 à 3 cm par mois jusqu'à 12 cm en Sierra Leone (CORTEN, 1971), mêmes valeurs au Sénégal jusque vers 10 cm (BOELY, 1981), un peu moins au Congo avec 12 cm en 8 mois (GHÉNO et LE GUEN, 1968). Il n'y a pas eu en Côte-d'Ivoire de suivi de la croissance des jeunes. Chez les adultes, en l'absence de progression modale nette, on a examiné l'allure des histogrammes annuels de taille au débarquement pendant la période 1966-1971 (figure 10). Si l'on porte les pourcentages annuels des classes de 1 cm sur un graphique et que l'on trace le diagramme de la droite de Henry (anamorphe de la courbe de probabilité totale de la loi de Gauss), on pourra mettre en évidence d'éventuelles discontinuités pouvant correspondre à des classes annuelles d'importance différente. Jusqu'à la taille au plein recrutement, qui se situe aux alentours de 16 cm, la distribution est évidemment faussée. Le tableau III indique par année les intervalles de taille identifiés.

TABLEAU III
Sardinella maderensis
Classes de taille déterminées à partir des discontinuités de la distribution annuelle des tailles (en cm)

Années \ Classes	1966	1967	1968	1969	1970	1971
1	16-20	16-20	15-19	16-20	16-20	16-21
2	21-25	21-25	20-23	21-24	21-24	21-26
3		25-27	24-26	25-26	24-26	

Cette méthode ne permet pas de distinguer des classes aux effectifs voisins et peut seulement donner une idée du nombre de classes importantes présentes dans la pêcherie et de leur étendue approximative. Si on compare ces résultats avec la relation âge-longueur calculée par CAMARENA-LUHRs (1986) au Sénégal à partir des lectures d'écaille, on en déduit que la classe « 1 » correspond à des poissons âgés de 1 à 2 ans, la classe « 2 » de 2 à 3 ans et la classe « 3 » de 3 à 4 ans, avec cependant une incertitude assez grande selon les années. Toutefois, la concordance paraît suffisamment bonne pour considérer comme hypothèse probable la relation établie au Sénégal.

Il n'y a pas d'observations suivies sur les autres espèces pélagiques. Des relations ont été proposées pour certaines espèces dans d'autres zones géographiques de la côte ouest-africaine, mais il existe des différences très importantes (voir ci-dessous) entre les tailles maximales et à la reproduction qui ne permettent en aucune façon d'utiliser ces relations, notamment pour *Scomber japonicus* et *Trachurus trecae*. L'anchois (*Engraulis encrasicolus*) lui-même paraît de taille moindre qu'en Mauritanie ; il atteint à peine 12 cm au maximum et sa longévité n'excéderait pas un an (BA, 1988).

SPÉCIFICITÉ DES POPULATIONS LOCALES

La plupart des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire et du Ghana présentent, si l'on se réfère à d'autres régions de leur aire de répartition, des phénomènes de réduction de taille que l'on peut qualifier de nanisme : en effet, à la fois la longueur maximale et la taille à la reproduction sont concernées par cette réduction. Ceci a été bien établi pour les espèces *Sardinella aurita*, *Trachurus trecae*, *Scomber japonicus* (tableau IV)

D'autres espèces présentent ce phénomène, notamment *Decapterus rhonchus*, mais n'ont pas fait l'objet d'observations aussi précises. On constate également un nanisme important chez *Ethmalosa fimbriata* vivant en milieu confiné tel que les lagunes côtières (CHARLES DOMINIQUE, 1982). Ces formes « naines » ne sont pas réellement spécifiques de la zone Côte-d'Ivoire-Ghana puisqu'elles se rencontrent plus ou moins continûment dans tout le golfe de Guinée. En fait, d'après MARCHAL (1991a) ce nanisme serait lié au caractère sédentaire de ces populations par rapport à celles situées au nord et au sud qui

TABLEAU IV

Taille maximale (Tmax) et taille de première maturation (TPM) de trois espèces pélagiques présentant des caractéristiques de nanisme par rapport à d'autres régions

Espèces	Régions		Sénégal Mauritanie	
	Côte-d'Ivoire Ghana		Tmax	TPM
<i>Sardinella aurita</i>	25	14	32	19
<i>Trachurus trecae</i>	21		35	24
<i>Scomber japonicus</i>	30	21	53	26

effectuent de grandes migrations saisonnières. On remarque cependant que certaines espèces ne sont pas concernées par ce phénomène de nanisme, notamment l'autre espèce de sardinelle, *Sardinella maderensis*. On a relevé des caractères autres que la taille qui individualisent ces populations « guinéennes » de celles que l'on peut qualifier d'atlantiques. Le nombre de branchiospines qui augmente avec la taille est nettement inférieur chez les populations guinéennes des deux espèces de sardinelles « majeures », *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis* : chez cette dernière, ce nombre ne croît pratiquement plus à partir de la maturité sexuelle (MARCHAL, 1965a ; BOELY, 1981). L'indice céphalique, rapport entre la longueur de la tête et celle du corps, est également plus faible chez les populations guinéennes de sardinelles ; MARCHAL (1991b) associe d'ailleurs ces deux caractères et leur donne une signification physiologique en relation avec l'amplitude des migrations (tableau V).

TABLEAU V

Indice céphalique de lots de *Sardinella aurita* provenant de trois régions différentes de la côte ouest-africaine
L'indice céphalique s'exprime par 100 li/l_s avec li : longueur de la tête, l_s : longueur standard

Classes de taille de longueur standard (l _s)	20	21	22
Sénégal	26,4	26,6	26,4
Congo	26,9	26,6	26,1
Côte-d'Ivoire	24,5	24,1	23,7

Une identification plus précise des populations « locales » de sardinelles a été tentée à partir de plusieurs méthodes. La sérologie (BARON, 1969, 1971) n'a pas donné de résultats probants. La moyenne vertébrale est considérée comme un bon indicateur des saisons de ponte (GHÉNO et POINSARD, 1968) et devrait permettre d'identifier des populations se reproduisant dans des conditions hydrologiques contrastées, ce qui est le cas de la plupart des espèces pélagiques comme cela a été montré ci-dessus. Les observations effectuées jusqu'à présent n'ont cependant pas été concluantes (HARTSUIJKER, 1972). Au paragraphe « Populations, déplacements, migrations », nous exposerons cependant certaines hypothèses sur la caractérisation des populations, basées sur un ensemble de présomptions.

Comportement grégaire

MÉTHODES D'APPROCHE

Les poissons pélagiques côtiers ont par nature un comportement grégaire. Ce comportement est toutefois dépendant de l'espèce, de l'état physiologique, de l'environnement, de l'éclairement, du stress provoqué par les prédateurs (autres poissons, pêcheurs), etc. On peut l'étudier soit par des observations directes (caméra, plongeurs, sondeurs à ultrasons), soit indirectement par les résultats des opérations de

pêche commerciale. En Côte-d'Ivoire, la pêche est uniquement exercée par les *senneurs*, c'est-à-dire des navires équipés d'un filet tournant, ou senne, destiné à capturer les bancs de poissons. L'absence de formation en bancs entraîne l'absence de pêche, et la prise obtenue lors d'une opération de senne, ou calée, peut être considérée comme représentative du poids d'un banc. Par ailleurs, le temps de recherche peut être assimilé à une distance (à vitesse constante ou corrigée), et l'intervalle de temps moyen entre deux calées à la distance moyenne entre les bancs. Connaissant la prise dans un secteur donné, le nombre de calées et le temps de recherche correspondants, on aura une mesure de la taille moyenne des bancs et de leur dispersion. Ces indices, exprimés éventuellement par strate spatio-temporelle, pourront être mis en relation avec divers paramètres influençant le comportement grégaire de ces poissons. Une telle étude a été entreprise de 1966 à 1972 mais n'a été que partiellement publiée (MARCHAL, 1967b ; MARCHAL, in FAO, 1974).

TAILLE ET DISPERSION DES BANCS

Une première analyse portant sur l'année 1966 et traitant globalement de l'ensemble des espèces capturées a montré qu'il existe une assez bonne corrélation entre la « prise par calée » et la « prise par temps de recherche » (figure 11) ; cela laisse supposer que les variations d'abondance (réelle ou apparente) correspondraient plus à des variations de la taille des bancs que de leur dispersion. Au cours de l'année, la taille moyenne des bancs (calculée par quinzaine) a varié dans un rapport de 5 environ alors que la dispersion n'a fluctué que dans un rapport de 2,3. Comme l'espèce *Sardinella maderensis* représente environ 50 % des débarquements, son influence sur les résultats est prépondérante (MARCHAL, 1967b).

L'analyse de cette espèce a été reprise plus en détail en considérant une série de quatre années (1966-1969). L'évolution de la prise moyenne par calée (taille des bancs) au cours de l'année (figure 12) montre une saisonnalité assez marquée avec deux périodes de gros bancs (avril et août-septembre) et un mois où ils sont très petits (juillet). Les valeurs, d'abord calculées par quinzaine, ont été ensuite moyennées par semestre : on dispose ainsi de 12 couples de prise par calée/prise par 24 h de recherche (figure 13). Cette présentation permet de disposer à la fois de la taille moyenne des bancs, de l'abondance correspondante exprimée en prise par unité de temps et de la dispersion des bancs, rapport des abscisses aux ordonnées : ainsi l'écart angulaire entre un point et la droite moyenne passant par l'origine indique-t-il l'éloignement de la dispersion moyenne des bancs. Ce graphique permet de constater que :

- la taille des bancs et leur dispersion au **second semestre** ont été remarquablement stables en 1966, 1967, et 1968 ; en revanche, la valeur de 1969 indique des bancs beaucoup plus petits et un peu plus dispersés ; elle peut s'expliquer par une baisse réelle de l'abondance consécutive à une exploitation trop intensive (MARCHAL, 1971) ;
- la taille des bancs et leur dispersion paraissent beaucoup plus variables au **premier semestre** ; en fait les valeurs de 1966, 1968, 1969 indiquent des bancs de taille semblable, mais une dispersion variable alors que la valeur de 1967 correspond à de très gros bancs dispersés : on a ainsi une même « abondance » en 1967 et 1968 avec des couples taille de bancs-dispersion très différents ; la taille exceptionnelle des bancs — très gros au premier semestre 1967, très petits au second semestre 1969 — a fortement influencé les moyennes mensuelles des quatre années portées sur la figure 12 en diminuant le contraste entre les deux semestres. Cependant, même ainsi, on relève des différences sensibles dans la taille et dans la dispersion (tableau VI).

TABLEAU VI
Sardinella maderensis. Taille et dispersion moyennes des bancs au premier et au second semestre d'après la pêche des senneurs ivoiriens (1966-1969)

Période	Taille	Dispersion
1 ^{er} semestre	1,2 tonnes	2,0 bancs/24 h
2 ^e semestre	1,9 tonnes	1,5 bancs/24 h

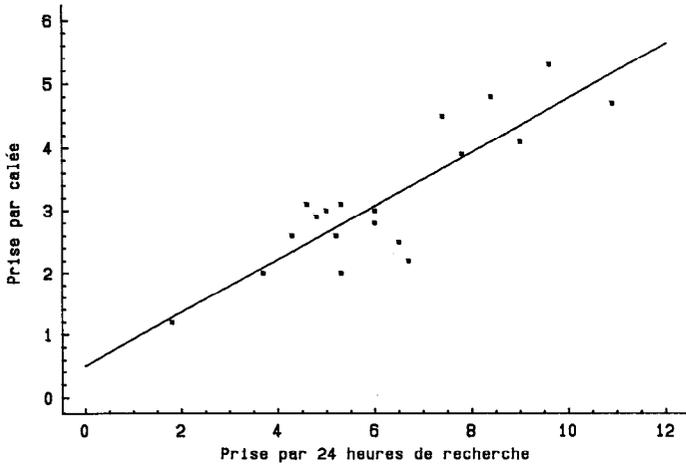


Figure 11
Relation des « prises par calée » et « prises par 24 h de recherche » (en tonne) établie par quinzaine (année 1966).

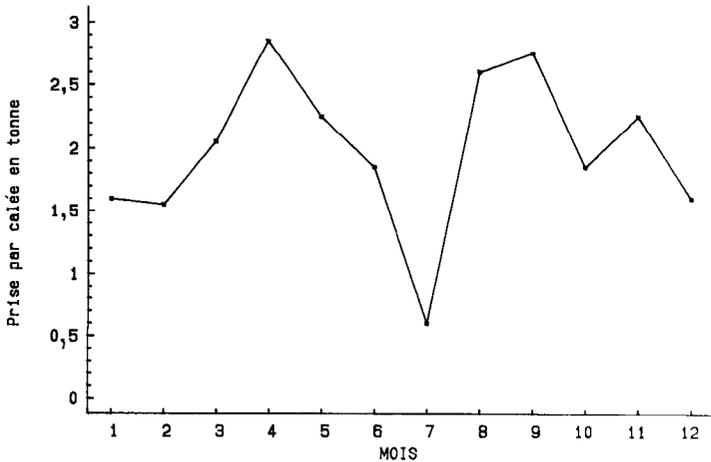


Figure 12
Évolution annuelle de la prise moyenne par calée pour l'espèce *Sardinella maderensis* pendant la période 1966-1969.

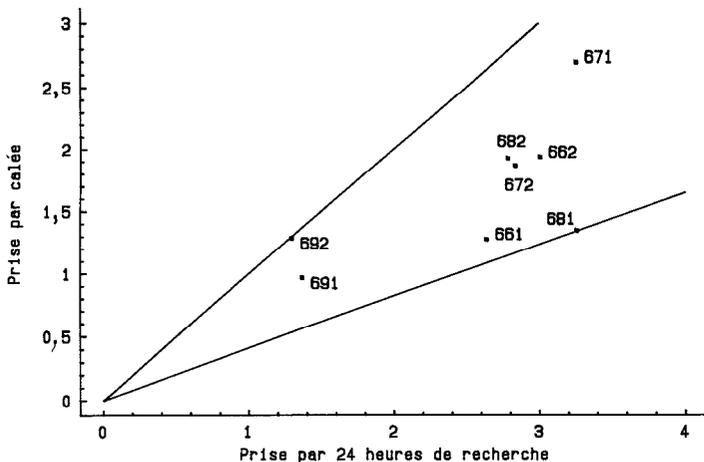


Figure 13
Sardinella maderensis.
Prise par calée et prise par 24 h de recherche, moyennes par semestre (1966-1969). Les prises sont en tonnes. Les droites issues de l'origine indiquent des dispersions égales (nombre de bancs par temps de recherche, donc par unité de distance ou de surface).

Ces valeurs ne sont qu'indicatives, car elles ont été calculées comme si *Sardinella maderensis* était le seul poisson recherché et pêché : cette approximation, justifiée par l'importante prédominance de cette espèce au cours de ces années, entraîne une sous-estimation de la taille des bancs et une surestimation de leur densité (nombre par temps de recherche). Des observations effectuées directement par un observateur embarqué sur divers senneurs ivoiriens de 1967 à 1969 montrent que le poids moyen des bancs de *Sardinella maderensis* pêchés de jour était de 2,35 tonnes et de nuit de 4,95 tonnes, soit une moyenne globale pondérée de 3,2 tonnes environ. Le plus gros banc pêché pesait environ 17 tonnes.

L'abondance générale plus faible de *Sardinella aurita* en Côte-d'Ivoire pendant cette même période ne permet pas d'utiliser la même méthode globale pour déterminer avec quelque précision la taille et la dispersion des bancs. En revanche, cette espèce était la cible quasi exclusive des senneurs ivoiriens pêchant au Ghana pendant les saisons d'upwelling (de juin à octobre). Sur la figure 14 ont été portées les moyennes par saison des prises par calée et par 24 heures de recherche obtenues dans le secteur de pêche le plus fréquenté et le plus riche (Takoradi et accessoirement Axim). On remarque que la dispersion des bancs (nombre de bancs par unité de surface) a assez peu varié au cours des sept années d'observation et avoisine les 2 bancs par 24 heures. L'amplitude de variation de taille des bancs est plus grande, elle est passée aux extrêmes de 8 tonnes en 1967 à 4 tonnes en 1968. On peut souligner le fait que l'abondance (apparente ou réelle) exprimée par la prise par temps de recherche a peu varié autour d'une moyenne de 10 tonnes par 24 heures, à l'exception de l'année 1967 où les bancs étaient gros et plus concentrés que la moyenne. L'année 1972 correspond à la dernière année de pêche avant l'effondrement du stock ; or, la taille des bancs y est la plus grande, à l'exception de 1967, et la dispersion normale.

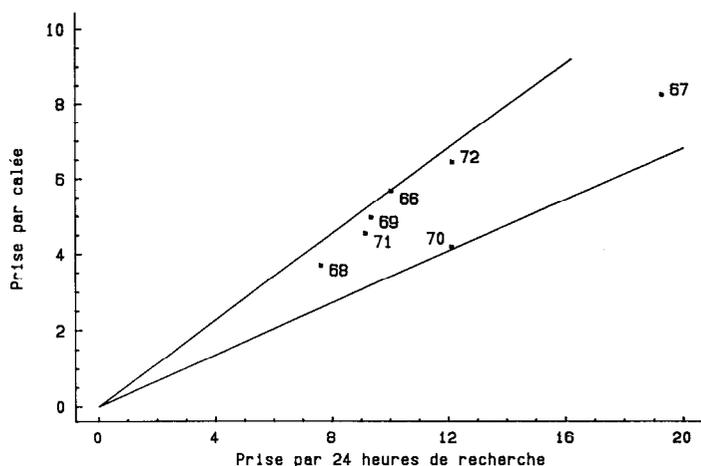


Figure 14
Sardinella aurita.
Prise par calée et prise par 24 h (en tonne) de recherche dans le meilleur secteur de pêche du Ghana, moyenne par saison annuelle de pêche, débarquement des senneurs ivoiriens

L'évolution de la taille et de la dispersion des bancs de *Sardinella aurita* au cours de la saison de pêche est intéressante à considérer. Les graphiques annuels (1966-1972) de la figure 15 permettent de suivre cette évolution par quinzaine. On constate que la **taille des bancs** diminue très fortement au cours de la saison. Toutefois, on note sur plusieurs années des séries successives où les gros bancs réapparaissent plusieurs fois, suivis de leur diminution. Cette « réapparition » peut se produire après une quasi-disparition du poisson (« coupure » de la pêche) ou, dans certains, cas dans un secteur géographique adjacent. Un bon exemple en est fourni par l'année 1967 : la pêche a débuté la deuxième quinzaine de juin dans le secteur de Takoradi avec de très gros bancs ; pendant trois quinzaines, l'abondance est restée assez constante avec une oscillation dans la taille des bancs compensée par une oscillation inverse de la dispersion. La quatrième quinzaine (première d'août) a été nulle du point de vue de la pêche. Celle-ci a repris la cinquième quinzaine dans le secteur adjacent d'Axim avec des bancs nettement plus petits mais stables pendant deux quinzaines, puis diminuant de taille la quinzaine suivante tout en conservant la même dispersion. La huitième quinzaine a vu la réapparition de gros bancs dans le même secteur d'Axim, suivie d'une forte diminution la neuvième et dernière quinzaine avec une dispersion plus grande. Les caractéristiques moyennes des bancs et de l'environnement par saison ont été portées dans le tableau VII.

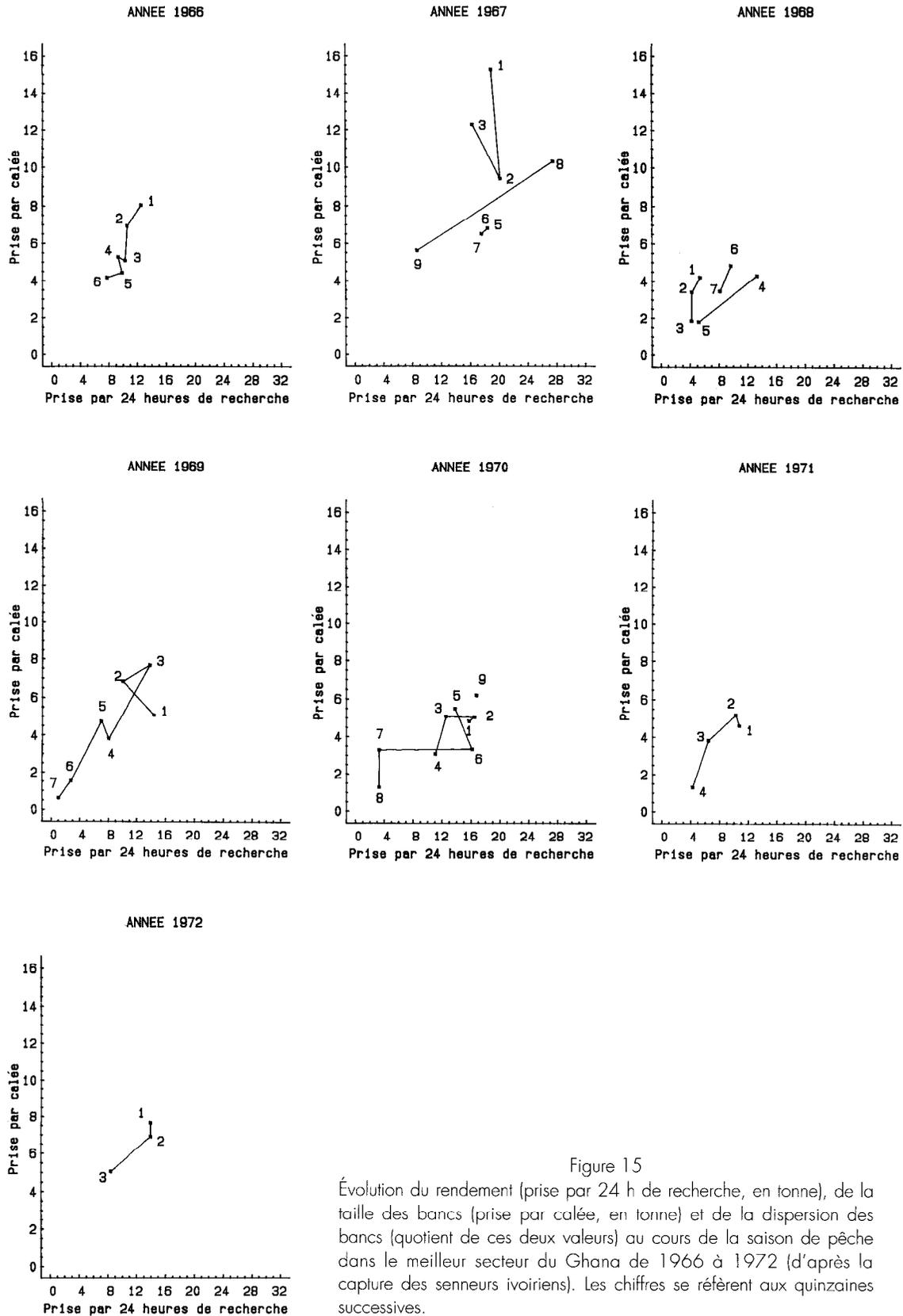


Figure 15
 Évolution du rendement (prise par 24 h de recherche, en tonne), de la taille des bancs (prise par calée, en tonne) et de la dispersion des bancs (quotient de ces deux valeurs) au cours de la saison de pêche dans le meilleur secteur du Ghana de 1966 à 1972 (d'après la capture des senneurs ivoiriens). Les chiffres se réfèrent aux quinze jours successives.

TABLEAU VII

Sardinella aurita. Poids (en tonnes), dispersion des bancs (en nombre par 24 h de recherche) et abondance (prise en tonnes par 24 h de recherche) d'après la pêche des senneurs ivoiriens dans le meilleur secteur de pêche au Ghana (Takoradi et Axim) pendant la saison d'upwelling

Années	66	67	68	69	70	71	72
Poids	5,7	8,8	3,7	4,3	4,2	3,7	6,5
Dispersion	1,87	2,25	2,13	1,87	2,91	1,84	2,30
Abondance	10,0	17,9	7,6	8,2	12,1	7,9	12,1
IndiceC							
upwelling	20,7	41,0	6,0	25,0	19,6	27,2	25,9
$\Delta t = (26^\circ\text{C} - t)$	2,3	4,1	1,0	2,5	2,8	3,4	3,7

Indice d'upwelling (prenant en compte température et durée) et écart de température à 26°C d'après les mesures effectuées au Ghana. Ces dernières données sont extraites du rapport du groupe de travail sardinelles (FRU/CRO/ORSTOM, 1976).

Du tableau VII et des figures 14 et 15 on peut déduire que :

- la taille des bancs, particulièrement en début de saison, paraît dépendre des conditions de l'environnement : aux eaux froides et productives correspondent les plus grands bancs (1967-1972), à l'inverse aux saisons peu marquées les plus petits bancs (1968) ;
- la dispersion varie moins que la taille des bancs, ce qui explique la bonne corrélation générale entre l'abondance (prise par temps de recherche) et la taille des bancs (prise par calée) ; il n'apparaît pas de relation évidente entre la dispersion et l'environnement : la plus faible dispersion (plus grande concentration) a été observée en 1970 avec des conditions moyennes d'upwelling ;
- la tendance à la forte réduction de la taille des bancs au cours de la saison de pêche, ou plus strictement de périodes de pêche, peut s'interpréter comme un effet direct de la pêche sur le nombre de gros bancs choisis en premier, et également un effet indirect par « apprentissage » des poissons dont la proportion s'échappant de la senne irait en croissant ; on peut aussi imaginer que les bancs se recomposent, et que leur taille se restreint avec la diminution de l'abondance (meilleure stratégie de prédation) ; à cela peut s'ajouter le fait que la reproduction, maximale en début de saison, favorise la constitution de grands bancs à l'inverse de la prédation ;
- les « reconstitutions » de grands bancs au cours d'une même saison sont très probablement le fait de nouveaux arrivants (recrues) dans la pêcherie ; aux raisons précédemment évoquées s'ajoute l'absence d'évolution nette de la taille des poissons, avec même réduction fréquente de la taille modale (tableau VIII).

TABLEAU VIII

Sardinella aurita. Tailles modales par quinzaine numérotée à partir du début de la saison de pêche au Ghana. L'échantillonnage a été effectué sur les débarquements des senneurs ivoiriens

Quinzaine Années	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	1966	15	13,5 16,5	17	14	14			
1967	17	15,5 17	15,5 18,5	16 17,5	15,5 17	15			
1970	17,5	17	17,5	16	17,5	18	18	18	18,5
1971	19,5	19	17						
1972	16 18,5	16,5 19							

INFLUENCE DU CYCLE LUNAIRE

Une analyse des prises par calée comme des prises par temps de recherche du poisson, toutes espèces confondues, portant sur l'année 1966 et basée sur un découpage par quinzaine lunaire (MARCHAI, 1967b) montre qu'elles sont nettement plus importantes en nouvelle lune qu'en pleine lune. Toutefois, cette différence n'est réellement significative que pendant le deuxième semestre (à partir du mois d'août). Afin d'analyser de plus près ce comportement, l'étude a été ensuite étendue à quatre années (1966 à 1969) en considérant séparément les espèces principales : *Sardinella maderensis*, *Sardinella aurita*, *Brachydeuterus auritus*, *Scomber japonicus*. De ces quatre espèces, seule la première paraît influencée par le cycle lunaire. La répartition des prises de *Sardinella maderensis* par temps de recherche, considérée en période de pleine et de nouvelle lunes par semestre, confirme le schéma établi globalement pour 1966, sur l'influence du cycle saisonnier : les rendements sont près de deux fois plus élevés en période de nouvelle lune par rapport à la pleine lune au second semestre, alors qu'ils sont sensiblement équivalents au premier semestre (tableau IX).

La figure 16 indique la distribution des valeurs de rendement regroupées par classe d'une tonne. On note la similitude des distributions au premier semestre et leur différence au second avec toutefois une distribution bimodale en nouvelle lune dont le premier mode correspond à celui de pleine lune. Bien que ces rendements aient été calculés en regroupant les prises de jour et de nuit, il est bien évident que l'influence de la lune ne se fait sentir que de nuit. Cette différence peut traduire soit un mode de groupement différent des poissons, soit une plus grande efficacité de l'engin de pêche à certaines périodes (les deux pouvant éventuellement se combiner).

L'analyse de 1966 a montré que les bancs pêchés de nuit sont en règle générale nettement plus gros que ceux de jour (d'après la prise par calée). Toutes ces observations plaident donc pour une influence de la lumière sur la taille et éventuellement la capturabilité des bancs.

La transparence de la mer (disparition du disque de Secchi) mesurée à une station proche d'Abidjan est maximale de décembre à mai. La nébulosité, autre paramètre important jouant sur l'éclairement, est à l'inverse minimale pendant la même période : en fait on constate que les deux paramètres varient de façon opposée. Mais, en terme d'éclairement, c'est l'inverse de la nébulosité qui est à prendre en compte, et donc les deux paramètres varient de façon synchrone et s'ajoutent (figure 17). Si l'on porte sur un graphique (figure 18) le rapport des prises de nouvelle lune aux prises de pleine lune en fonction de la transparence (regroupées par semestre), on constate que celle-ci paraît jouer un rôle primordial : plus les eaux sont claires, moins la différence est marquée. Ainsi, on en arrive à la conclusion que c'est la limitation de l'éclairement qui est le facteur déterminant, limitation qui ne joue en fait que pendant les périodes de nouvelle lune. On peut imaginer que pour maintenir une structure en bancs, les poissons sont obligés de se rapprocher de la surface et les uns des autres, et ce d'autant plus que l'éclairement est faible : transparence faible, forte nébulosité, conditions qui se rencontrent particulièrement marquées au second semestre. À cela s'ajoute peut-être la plus grande visibilité de la bioluminescence du zooplancton causée par les mouvements du poisson qui à la fois favoriserait la cohésion du banc et son repérage à vue par le pêcheur (méthode bien connue des pêcheurs basques dite « a l'ardor »).

TABEAU IX

Sardinella maderensis. Rendements moyens pondérés en période de pleine et nouvelle lune au cours des premier et second semestres (de 1966 à 1969). La pondération est destinée à annuler les autres sources de variation

Cycle annuel \ Cycle lunaire	1 ^{er} semestre	2 ^e semestre
	Pleine lune	3 744 (24)

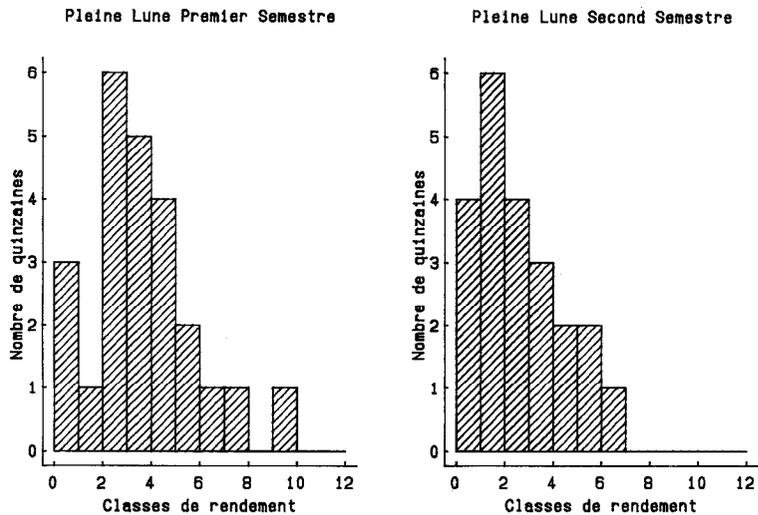


Figure 16
Sardinella maderensis. Rendements (prise en tonnes par 24 h de recherche) et cycle lunaire au cours des premier et second semestres. Les rendements moyens par quinzeaine lunaire sont regroupés par classe de 1 tonne (abscisse). Le nombre de quinzeaines où chaque classe est représentée est indiquée en ordonnée.

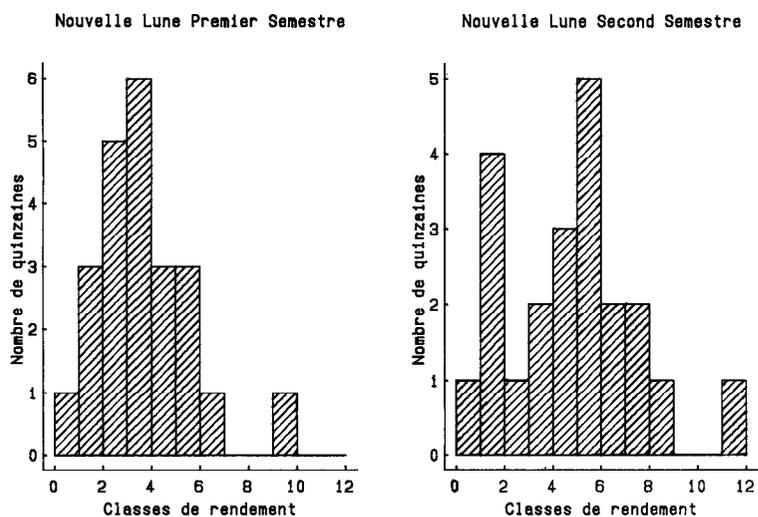
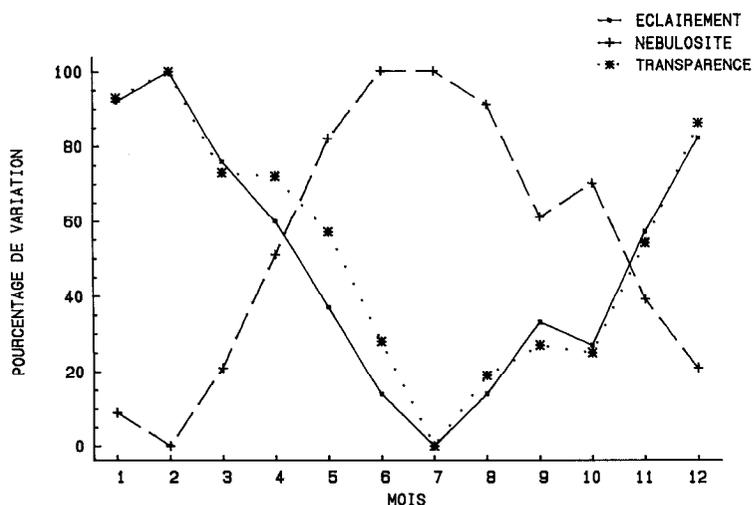


Figure 17
Variation annuelle de la nébulosité atmosphérique, de la transparence de l'eau et d'un indice d'éclairement d'après des mesures effectués près d'Abidjan entre 1963 et 1969. La nébulosité est mesurée en octa et la transparence en profondeur de disparition du disque de Secchi. L'une et l'autre sont exprimées en pourcentage de la variation annuelle (0 % : valeur minimale, 100 % : valeur maximale). L'indice d'éclairement, exprimé également en pourcentage, représente la moyenne des pourcentages de la transparence et de l'inverse de la nébulosité. Les minima et maxima coïncidant, l'étendue de la variation de cet indice est également de 100.



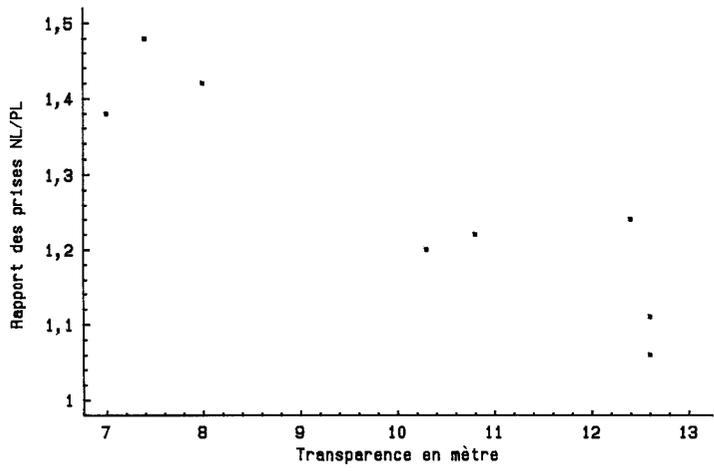


Figure 18
Sardinella maderensis.
 Rapport des prises de nouvelle lune aux prises de pleine lune en fonction de la transparence de l'eau. Moyenne par semestre (1966-1969). Les prises se réfèrent aux deux secteurs de pêche adjacents à la station où était mesurée la transparence (proche d'Abidjan).

Il est assez étonnant que l'on ne retrouve pas chez *Sardinella aurita* une influence semblable du cycle lunaire. Il est possible que son seuil de perception lumineuse ne soit pas le même car elle peut vivre à des profondeurs nettement plus importantes ; en outre elle est moins côtière, et la turbidité décroît en s'éloignant de la côte. Mais il faut aussi prendre en compte le fait que cette étude a porté sur la pêche dans les eaux ivoiriennes où cette espèce représentait, à cette époque, à peine 10 % des prises alors que *Sardinella maderensis* atteignait environ 50 %.

Abondance, répartition, déplacements

ÉVALUATIONS PAR DÉTECTION ACOUSTIQUE

Répartition saisonnière et géographique des bancs

On dispose d'une série de neuf campagnes de détection acoustique au sondeur réalisée en 1970 du cap des Trois-Pointes au cap des Palmes. VILLEGAS (1972a) en a analysé les résultats et mis en évidence les points essentiels suivants :

- la plus grande abondance en bancs a été rencontrée pendant la grande saison froide, ces bancs se trouvant alors près de la surface dans la zone côtière et concentrés dans des zones d'extension limitée, à l'est et au centre ; il s'agit essentiellement de *Sardinella aurita* et du maquereau ; en fin de saison on note la présence de très nombreux petits bancs d'anchois ; en petite saison froide (début d'année), on rencontre des bancs proches de la surface mais sous la thermocline, et également des bancs proches du fond dans les parties profondes du plateau continental à proximité des caps ;
- la situation de grande saison chaude (de février à juin) est assez semblable à celle de petite saison froide, mais les bancs sont plus profonds car la thermocline est elle-même plus profonde ; la plupart de ces bancs sont au-delà des fonds de 50 m ; des bancs profonds se rencontrent toujours au voisinage des caps ; en fin de saison (mai-juin), les bancs se rapprochent de la côte mais ont tendance à se disperser ;
- en petite saison chaude (fin d'année), l'abondance des bancs décroît ; ceux-ci ne sont plus guère rencontrés qu'à proximité de Vridi (Abidjan) et entre Vridi et Grand-Bassam.

Évolution de l'abondance globale de 1974 à 1987

De 1974 à 1987, cinq des huit campagnes d'évaluation de l'abondance et de la répartition des concentrations par écho-intégration réalisées dans la région ont couvert l'ensemble du plateau continental de Côte-d'Ivoire et du Ghana (tableau X). Même en gardant une certaine prudence dans la comparaison de résultats qui, s'ils correspondent à la même méthodologie de base, ont cependant été

- obtenus avec des équipements et des supports qui ont varié, on doit reconnaître certaines évidences :
- la densité moyenne évaluée sur le plateau du Ghana est restée assez stable, avec une moyenne générale de 54 tonnes au mille carré et un coefficient de variation de 15 % entre les campagnes ;
 - la densité moyenne en Côte-d'Ivoire montre deux périodes : de 1974 à 1980, elle est stable et voisine de 17 tonnes au mille carré (coefficient de variation de 11 %), donc environ 3 fois plus faible que celle du Ghana ;
 - à partir de 1981, la densité moyenne s'élève brusquement au niveau de celle observée au Ghana : 58 tonnes pour 56 tonnes au Ghana pendant la même période, avec un coefficient de variation plus élevé (23 et 20 % respectivement) ; ces évaluations ont été obtenues par trois navires différents mais aboutissent au même ordre de grandeur ;
 - le baliste (*Balistes carolinensis*) représente une fraction importante de la biomasse détectée, même si sa capture est plus facile que celle des véritables pélagiques (sardinelles, maquereau notamment) ce qui fait surestimer cette biomasse ; malheureusement les premières campagnes n'ont pas donné lieu à des pêches d'identification suffisantes pour établir une estimation de leur abondance ; il est cependant peu vraisemblable que le baliste soit responsable de l'augmentation de densité en Côte-d'Ivoire après 1980 car son abondance était déjà élevée auparavant (CAVERIVIÈRE, 1990).

TABLEAU X

Récapitulatif des campagnes d'écho-intégration avec indication de la densité moyenne (en tonnes par mille carré) et du pourcentage estimé de *Balistes carolinensis* et *Sardinella aurita*

Année	Mois	Navire	Campagne	Densité moyenne		Espèces principales	
				C.-I.	Ghana	C.-I.	Ghana
1974	Janv.	CAP	7401	18,1	46,0		
1976	Déc.	FIOL	FAO		52,4		19 % <i>Balistes</i>
1977	Juin	CAP	ECHOPREG1	18,7	56,0		
1980	Août	CAP	ECHOBAL1	15,0		35 % <i>Balistes</i>	
1981	Juin	F.N.	NORAD	77,0	57,0	82 % <i>Balistes</i>	83 % <i>Balistes</i>
1981	Nov.	CAP	ECHOBAL2	48,3	66,0	25 % <i>Balistes</i>	59 % <i>Balistes</i>
1986	Août	CdS	I.E.O.	48,4	44,2	18 % <i>Balistes</i> et 38 % <i>S. aurita</i>	49 % <i>Balistes</i> et 10 % <i>S. aurita</i>
1987	Juin	CdS	I.E.O.	58,8		65 % <i>Balistes</i> et 18 % <i>S. aurita</i>	

Ces pourcentages sont très approximatifs, et biaisés par le comportement des espèces vis-à-vis du chalut.

Navires : CAP = *Capricorne* (ORSTOM). FIOL = *Fiolent* (URSS). F.N. = *Dr. Fridtjof Nansen* (Norvège).

CdS = *Cornide de Saavedra* (Espagne)

Superficie des plateaux continentaux (0-200 m) : Côte-d'Ivoire, 3 549 milles carrés ; Ghana, 6 538 milles carrés.

IMPORTANCE RELATIVE DES ESPÈCES

La proportion en poids des espèces dans les captures des senneurs industriels a évolué de 1966 à 1988. On peut distinguer trois périodes assez stables bien individualisées par des changements brutaux (tableau XI)

Les changements concernent en fait essentiellement deux espèces : *Sardinella aurita* et *Scomber japonicus*. La première a pratiquement disparu des débarquements après la prise record de 1972 (prise effectuée essentiellement au Ghana) ; à partir de 1981, ses captures augmentent très rapidement pour atteindre un niveau très largement supérieur à celui de la première période. Le maquereau, disparu également en 1973, n'a pratiquement pas reparu depuis, à part de faibles quantités pêchées dans les dernières années, signe d'une réapparition possible.

TABLEAU XI

Proportion en poids des espèces principales dans les captures des senneurs ivoiriens devant la Côte-d'Ivoire

Période Espèces	1966-1972	1973-1980	1981-1988
<i>S. aurita</i>	11	6	51
<i>S. maderensis</i>	43	70	31
<i>Brachydeuterus</i>	19	12	7
<i>Scomber</i>	5	0	0
Divers	22	9	11
Total	100	100	100

Les fluctuations en proportion de *Sardinella maderensis* sont en fait beaucoup plus le reflet de celles des autres espèces : pendant la période 1973-1980, elle a « bénéficié » de la chute de toutes les autres espèces et, au cours de la dernière période, c'est surtout le développement de *Sardinella aurita* qui a fait baisser son importance relative. En réalité, c'est l'espèce dont les prises ont été les plus constantes, sans tendance marquée.

L'accroissement de l'importance de *Sardinella aurita* est encore plus spectaculaire si l'on prend en compte les prises de la pêcherie artisanale dont le développement et l'extension géographique semblent liés à ce phénomène.

VARIATION SPATIALE ET TEMPORELLE DE LA RÉPARTITION

D'après la pêche de surface

La répartition des deux espèces principales de sardinelles n'est pas uniforme le long de la côte ivoirienne. De plus, elle varie au cours de l'année. Enfin, si l'on considère la première et la troisième période définies au paragraphe précédent, on constate de profondes modifications dans cette répartition. Pour mettre en évidence cette variation dans la répartition, on a utilisé le découpage par secteur de pêche, numérotés de 4 à 8 et correspondant aux degrés de longitude ouest (le secteur 4 est compris entre 3° et 4° ouest par convention). Ils sont aussi nommés par les ports ou lieux-dits plus ou moins centraux de ces secteurs, soit de l'est à l'ouest :

- secteur 4 : Grand-Bassam (Assinie) ;
- secteur 5 : Jacquerville (ouest Vridi) ;
- secteur 6 : Fresco (ouest Grand-Lahou) ;
- secteur 7 : San Pedro (Sassandra) ;
- secteur 8 : Tabou (cap des Palmes).

On a porté entre parenthèses d'autres repères géographiques importants.

Pour chacune des deux espèces de sardinelles, on a calculé la moyenne mensuelle des prises pour la période 1970-1971 (première période) et 1983-1987 (troisième période). Leur évolution est portée sur des graphiques, en négligeant toutefois le secteur 8 dans lequel les prises ont été en moyenne très faibles pendant ces deux périodes.

Chez *Sardinella aurita* (figure 19) il apparaît clairement une différence entre les secteurs orientaux (4 et 5) et occidentaux (6 et 7). Dans les premiers, les prises sont maximales de juillet à septembre, c'est-à-dire pendant la grande saison froide (saison de l'upwelling majeur). Ce schéma saisonnier est sensiblement le même dans les deux périodes, à un facteur d'extrapolation près : les prises ont été en moyenne 6,5 fois plus importantes dans la seconde pour ces secteurs. À l'ouest, le schéma est totalement différent avec des prises très faibles en saison des pluies (mai-juin) et en grande saison froide et, au contraire, très importantes en saison chaude (d'octobre à mai) ; au cours de cette saison on observe des fluctuations

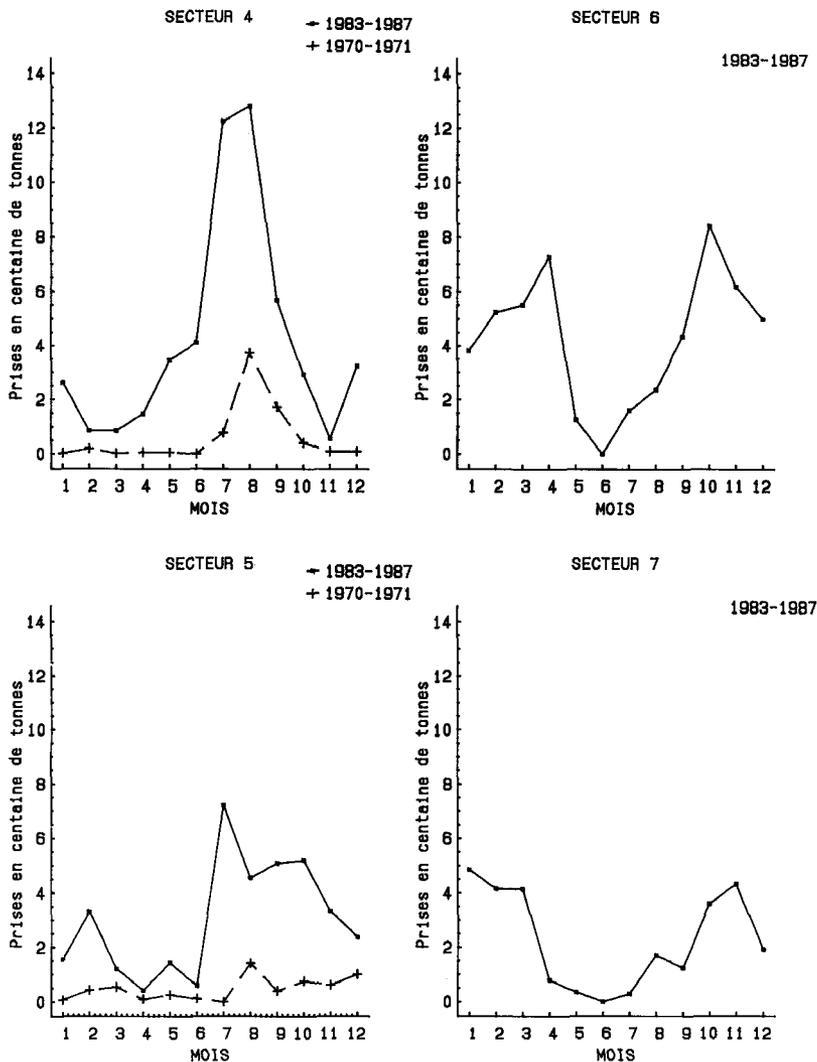


Figure 19
Sardinella aurita.
 Évolution annuelle des prises mensuelles par secteur de pêche au cours de deux périodes : 1970-1971 et 1983-1987.

avec deux maxima situés en début et en fin de saison. Le secteur 6 (Fresco) est le plus productif. Ce schéma ne s'applique qu'aux années récentes car, dans la première période, la pêche de *Sardinella aurita* dans les secteurs occidentaux était très faible. On remarque que le profil saisonnier de pêche du secteur 5, à la charnière de deux zones, reflète à la fois ceux des secteurs 4 et 6.

Les prises de *Sardinella maderensis* (figure 20) indiquent une évolution quelque peu différente. En effet, pour cette espèce c'est le secteur le plus oriental (secteur 4) qui paraît avoir le plus changé entre les deux périodes : dans la première période on observe trois maxima correspondant aux débuts de saison chaude, petite saison froide et grande saison froide, ce dernier se présentant sous forme de « pic » car généralement restreint à un mois. Dans la période actuelle, il n'apparaît plus qu'une seule grande saison d'abondance de mai à septembre. Les secteurs occidentaux (6 et 7), pour leur part, montrent un schéma actuel opposé, des maxima de début et de fin de saison chaude et une quasi-absence de captures en grande saison froide. Ce schéma n'est pas différent de celui observé en 1970-1971. Quant au secteur 5, il paraît aussi à la charnière des deux systèmes, que ce soit dans la première ou dans la dernière période.

Ainsi, il y a manifestement deux « systèmes » sur le littoral ivoirien, un à l'est, l'autre à l'ouest. Dans la période récente, c'est-à-dire depuis 1980, l'un et l'autre paraissent productifs et propices au développement simultané des deux espèces de sardinelles, mais à des périodes inversées : grande saison froide pour le système oriental, saison chaude pour le système occidental.

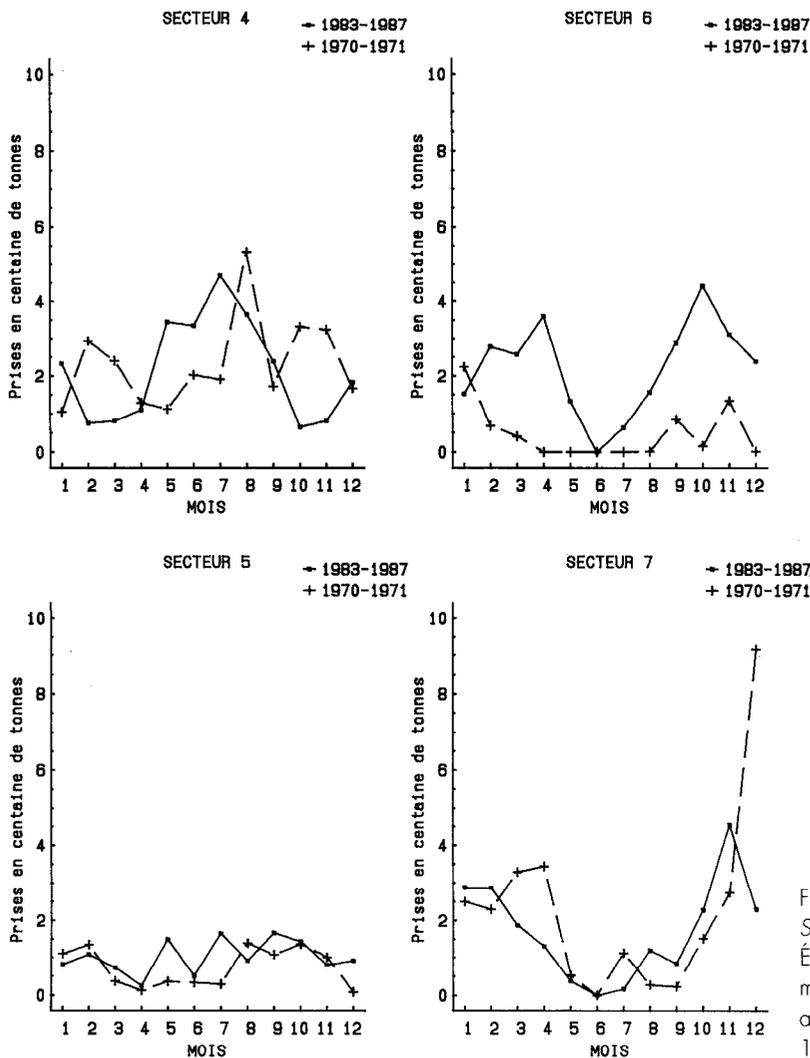


Figure 20
Sardinella maderensis.
 Évolution annuelle des prises mensuelles par secteur de pêche au cours de deux périodes : 1970-1971 et 1983-1987.

L'évolution comparée des deux systèmes de la première à la troisième période montre des ressemblances et des différences: l'augmentation de productivité, reflétée par les captures, est générale même si elle paraît plus marquée à l'ouest. À l'est il semble que cette productivité se soit particulièrement accrue en grande saison froide et commence plus tôt dans la saison, alors qu'à l'ouest ce serait surtout le fait de la petite saison froide et de la saison chaude.

Brachydeuterus auritus est beaucoup plus uniformément réparti, avec des prises maximales en début et en fin d'année : mais, cette espèce moins cotée est également moins recherchée en période d'abondance d'espèces plus intéressantes. Le maquereau *Scomber japonicus* était exclusivement pêché dans les secteurs orientaux, essentiellement pendant la grande saison froide. Les espèces classées dans la catégorie « divers » et appartenant surtout à la famille des carangidés montrent, d'après leurs captures, une répartition très uniforme.

D'après les captures au chalut de fond

D'autres observations sur la répartition au voisinage du fond d'espèces pélagiques ont eu lieu au cours de campagnes de recherche : GTS (*Guinean Trawling Survey*) en 1963-1964, radiale Bassam (1967), campagnes du *Président Kennedy* (1971-1972), programme CHALCI (1978-1986), etc. Ces observa-

tions sont cohérentes et confirment la présence des espèces suivantes : *Sardinella aurita*, *Sardinella rouxi*, *Trachurus trecae*, *Scomber japonicus* et sporadiquement *Engraulis encrasicolus*.

Sardinella aurita a été pêchée à l'est sur les fonds de 50 à 75 m pendant GTS1 (octobre), mais à l'ouest aux mêmes profondeurs en mars et en juillet 1972. Il est intéressant de signaler qu'une très bonne capture de cette espèce avait été réalisée sur les fonds de 70 à 75 m au Liberia, proches du cap des Palmes, en fin octobre 1963 (GTS1), alors que les captures à l'est du cap des Palmes étaient nulles et faibles à l'est du cap des Trois-Pointes. Au cours des campagnes du programme CHALCI, de nombreux traits ont ramenés des *Sardinella aurita* sur les fonds de 60 à 110 m, mais la plupart du temps en faible quantité. Des prises significatives n'ont commencé à apparaître qu'à partir des campagnes de l'année 1983 (mais il n'y a pas eu de campagnes en 1981 et 1982). Les maxima de capture se situent très largement à l'extrême ouest (secteurs 7 et 8) en saison chaude, à une profondeur moyenne de 75 m, mais le meilleur trait a été effectué à 110 m. En saison froide (juillet), les rendements sont nettement plus faibles. Il faut noter que le programme CHALCI ne couvrait que les eaux ivoiriennes et qu'il n'y a donc pas eu de prospection dans le secteur 3 (est de 3° ouest au cap des Trois-Pointes) d'où provenaient en fait les captures de GTS1.

Sardinella rouxi a été pêchée sur les fonds de 40 m à l'est de la Côte-d'Ivoire uniquement.

Trachurus trecae est l'espèce pélagique la plus abondante en moyenne et la plus constante dans les prises sur les fonds de 40 à 200 m. Au cours des campagnes GTS, le maximum d'abondance se situe à l'est de la Côte-d'Ivoire, principalement sur fonds de 100 à 200 m en octobre et un peu moins profondément et surtout en moindre quantité en mars. La différence saisonnière apparaît encore plus clairement dans les résultats du *Président Kennedy* avec des rendements 5 fois plus élevés en juillet qu'en mars, mais une distribution assez uniforme d'ouest en est. On note un rapport analogue (4,5) entre les campagnes de saison froide (juillet) et de saison chaude (mars) du programme CHALCI en 1985 et 1986. Des quantités significatives ont été pêchées de 50 à 80 m en saison chaude et de 50 à 100 m en saison froide avec un maximum d'abondance de 60 à 80 m. Du point de vue géographique c'est dans les secteurs 6-7 en saison chaude et 5-6 en saison froide que les meilleurs rendements ont été obtenus. On remarque par ailleurs la quasi-absence de *Trachurus* dans les campagnes de 1980 à 1984.

Scomber japonicus est absent des traits effectués dans l'ouest de la Côte-d'Ivoire durant les campagnes GTS alors qu'il était rencontré en assez grande abondance de 50 à 200 m à l'est, et plus particulièrement en octobre (par rapport à mars) sur les fonds de 70 à 75 m. Pendant les campagnes du *Président Kennedy*, il est surtout capturé à l'est en juillet sur les fonds de 70 à 80 m. Au cours du programme CHALCI, les maquereaux ne sont apparus dans les captures qu'à partir de 1983, pratiquement comme *Sardinella aurita*. Cependant, seuls quelques traits ont rapporté des quantités significatives, aussi bien en saison froide qu'en saison chaude avec une prédominance à l'est (secteur 4, fonds de 60 à 80 m) et secondairement à l'ouest (secteur 7, fonds de 100 m).

Engraulis encrasicolus est capturé par le *Président Kennedy* sur les fonds de 70 à 90 m en quantité parfois importantes, notamment en septembre 1971 dans la région du cap des Trois-Pointes et en octobre de la même année au large de San Pedro.

En conclusion on soulignera :

- la présence de toutes ces espèces pélagiques dans la bande bathymétrique 60-200 m (et plus spécialement 70-80 m) avec prédominance en saison froide jusqu'en 1972 au moins ;
- leur disparition (anchois exclus) à une date non précisée mais au moins à partir de 1978 et jusqu'en 1980 ;
- la réapparition à partir des campagnes de 1983 (pas de campagne en 1981 et 1982) de *Sardinella aurita* et de *Scomber* avec de meilleurs rendements à l'ouest qu'à l'est pour la première espèce et l'inverse pour la seconde ;
- la réapparition plus récente (1985) de *Trachurus*, mais avec des rendements élevés, particulièrement à l'ouest et au centre en saison froide.

RÔLE DE L'ENVIRONNEMENT

Afin de préciser le rôle que peut jouer l'environnement physico-chimique sur la concentration des poissons dans la tranche d'eau accessible à la pêche à la senne tournante, on a calculé la moyenne des « prises par temps de recherche » (en kg par 24 h) par saison marine telles qu'elles ont été définies par MORLIÈRE (1970). L'étude a porté sur 135 quinzaines de 1966 à 1971. Les conditions hydrologiques prises en compte sont la température et la salinité mesurées à 10 m de profondeur sur une station hydrologique dite côtière (au-dessus des fonds de 20 m) située à proximité d'Abidjan. Les rendements de la pêche sont ceux obtenus par la flottille de senneurs ivoiriens dans les deux secteurs adjacents à cette station (secteurs 4 et 5). Les résultats pour les espèces principales (*Sardinella maderensis*, *Sardinella aurita*, *Scomber japonicus*) sont portés dans le tableau XII.

Sardinella maderensis est peu influencée par les variations de l'environnement ; ce n'est qu'en période de transition que les rendements diminuent significativement. Dans les périodes où se présentent à la fois température basse et faible salinité, généralement en juin-juillet, les rendements sont particulièrement faibles. La transition vers la saison chaude en fin de saison froide est souvent marquée par des teneurs en oxygène faibles dans les eaux superficielles côtières qui pourraient chasser le poisson vers le large.

Sardinella aurita apparaît beaucoup plus dépendante des conditions de milieu, et plus particulièrement de la salinité : en effet, les rendements de petite et grande saisons froides sont à peu près équivalents alors que la différence entre ces deux saisons porte surtout sur la température. Les saisons chaudes se distinguent surtout par la salinité, et c'est en saison chaude dessalée que les rendements sont les plus faibles. Au vu de ces résultats, on a émis l'hypothèse que cette espèce vit en permanence dans la veine d'eau du maximum de salinité qui atteint la surface en saison froide, et ne la quitte brièvement aux autres saisons que pour s'alimenter dans la couche superficielle (MARCHAL in FAO, 1974).

Scomber japonicus est l'espèce qui paraît la plus inféodée aux eaux froides et salées : en fait le maquereau ne se pêche en abondance, quand il est présent, que dans les eaux à température inférieure à 21 °C et à salinité supérieure à 35 ‰.

Brachydeuterus auritus, non porté dans le tableau, présente des rendements plus faibles en grande saison froide, mais comme il a déjà été indiqué, il est moins recherché quand les autres espèces sont abondantes.

Il faut rappeler que cette étude du rôle de l'environnement porte sur ce qui a été défini plus haut comme la première période, c'est-à-dire avant les modifications importantes observées depuis dans l'abondance et la répartition des sardinelles et du maquereau. Elle a permis d'établir clairement les relations entre saisons marines et concentration des espèces à cette époque et peut servir de base de comparaison avec la situation actuelle.

TABLEAU XII

Rendements moyens obtenus par les senneurs ivoiriens au cours de chacune des saisons marines (1966 à 1971)

Saison*	Limites de température	Limites de salinité	Nombre de quinzaines	Rendements (kg/24 h)		
				<i>S. maderensis</i>	<i>S. aurita</i>	<i>Scomber</i>
GSF	< 22 ^o	> 35,0	30	2121	987	841
PSF	22 ^o < t < 25 ^o	> 35,0	13	1900	902	428
GSC	> 25 ^o	> 35,0	28	1882	451	147
PSC	> 26 ^o	< 34,8	27	2092	185	84
Transition		< 35,0	37	1489	162	127

* GSF = grande saison froide

GSC = grande saison chaude

PSF = petite saison froide

PSC = petite saison chaude

POPULATIONS, DÉPLACEMENTS, MIGRATIONS

Les espèces pélagiques présentes en Côte-d'Ivoire forment-elles chacune une ou plusieurs entités, ou populations, effectuent-elles des migrations ou déplacements importants et orientés ? On manque de faits précis pour répondre de façon incontestable à ces interrogations, mais un certain nombre d'éléments permettent d'avancer quelques hypothèses (MARCHAL, 1991b).

D'une façon générale, l'est et l'ouest du « golfe » ivoirien paraissent constituer deux entités que l'on retrouve dans la répartition des larves comme dans l'abondance des adultes.

Sardinella aurita en particulier présente deux zones de ponte situées à chacune des extrémités du golfe, c'est-à-dire au niveau des caps. Les périodes de ponte correspondant à ces deux zones sont également décalées, l'une (cap des Palmes) se situant en petite saison froide, l'autre (cap des Trois-Pointes) étant beaucoup plus importante en grande saison froide. S'il existe deux populations, seule celle du cap des Trois-Pointes est numériquement importante de 1966 à 1972, et même jusqu'en 1980. De fait, la population des Trois-Pointes est alors essentiellement concentrée au Ghana et ne s'étend aux secteurs orientaux ivoiriens que pendant la grande saison froide comme l'indique à la fois l'évolution saisonnière des prises et les marquages effectués en Côte-d'Ivoire (VILLEGAS, 1972b). Hormis les larves, les *Sardinella aurita* de l'ouest ivoirien ne sont connues à cette époque que par les chalutages scientifiques et des captures de juvéniles par les thoniers aux alentours du cap des Palmes. Depuis les très importantes captures de 1981 dans l'ouest, les différences de taille observées entre la Côte-d'Ivoire et le Ghana fournissent des arguments en faveur d'une population « autonome » (MARCHAL, 1991b).

La « population ghanéenne », dont le foyer de reproduction se situerait à l'est du cap des Trois-Pointes, passerait la phase de première croissance dans les eaux côtières où elle fait l'objet d'une pêche importante. À partir de 10 à 12 cm les juvéniles, âgés de quelques mois, quittent le rivage et rejoignent les adultes qui se trouvent un peu plus au large. En fin de saison froide, toute la population plonge et se répartit sur les fonds de 60 à 100 m. Elle ne réapparaît en surface que sporadiquement à la faveur de petits upwellings (de janvier à mars) ; puis les sardinelles se rapprochent de la côte et de la surface en début de saison froide. La population s'étalera alors vers l'est et l'ouest, peut-être après s'être reproduite, et un nouveau cycle commencera.

On manque d'observations sur la population du cap des Palmes. Son foyer de reproduction pourrait se situer autour de ce cap ou même plus à l'ouest au Liberia où s'observe un refroidissement marqué en mars-avril (MARCHAL *in* FAO, 1974). On ignore où se situe la nourricerie, mais, comme déjà indiqué, les juvéniles sont bien pêchés aux alentours du cap. Le comportement des adultes paraît très différent de celui décrit précédemment dans la mesure où ils sont capturés en abondance pendant la saison chaude. Cependant, ils passent au moins une phase de leur vie près du fond comme en témoigne leur capture au chalut. On manque actuellement d'éléments pour situer cette population par rapport à celle se trouvant au nord de la Sierra Leone. Enfin, une dernière hypothèse, basée uniquement sur l'alternance saisonnière des captures entre l'est et l'ouest, tendrait à ne considérer qu'une seule population se déplaçant de l'ouest, où elle passerait la saison chaude, à l'est où elle ne serait abondante qu'en grande saison froide.

Les foyers de reproduction de *Sardinella maderensis* paraissent plus diffus, même si on note une très nette diminution du nombre de larves dans le secteur central, et les pontes dans les deux foyers sont synchrones avec deux saisons d'inégale importance. On retrouve également chez cette espèce une saisonnalité des prises inversée entre le secteur oriental et les secteurs occidentaux : l'hypothèse de deux populations n'est donc pas à exclure et a déjà été évoquée par MARCHAL (*in* FAO, 1974) et par HEM (1976). Les déplacements sont supposés être de faible importance, car c'est une espèce très côtière, ne plongeant jamais en profondeur. Les juvéniles se trouvent près des plages ou même dans les lagunes jusqu'à une taille de 10 à 13 cm environ. Tolérant une certaine dessalure, ils quittent cependant les lagunes quand la salinité devient très faible (juin).

Les informations concernant les autres espèces pélagiques sont insuffisantes pour émettre quelques hypothèses quant aux populations ou aux migrations. *Engraulis*, numériquement très important si l'on se réfère à l'abondance des larves (17 fois plus que *Sardinella maderensis* en 1969-1971), ne paraît pas

avoir de foyer de reproduction délimité, mais on a relevé une alternance entre l'est en saison froide et l'ouest en saison chaude au niveau de cette abondance (figure 7). En Côte-d'Ivoire, l'anchois paraît moins côtier qu'au Ghana et formerait de petits bancs près du rebord du plateau continental. Le fait que l'on trouve des larves très au large laisse à penser que cette espèce est moins inféodée que les précédentes au plateau continental et pourrait effectuer des migrations vers le domaine hauturier. À moins que, comme cela paraît établi dans l'Atlantique européen, il existe deux races, une côtière et une du large. Pour l'instant rien ne vient étayer — ni contredire — cette hypothèse.

Conclusion

Un certain nombre de phénomènes ont eu lieu au cours des deux dernières décennies ; ils ont été décrits ou évoqués au cours de ce travail ; on rappellera :

- la constitution d'un stock très important de *Balistes carolinensis* à partir du début des années 1970 ;
- l'effondrement (1973) puis la reconstitution (1978) du stock de *Sardinella aurita* du Ghana et de l'est ivoirien avec stabilisation des captures par rapport à la période précédente ;
- l'émergence (1980) dans l'ouest ivoirien d'une très importante population de *Sardinella aurita* qui se caractérise par un comportement différent de la précédente vis-à-vis de l'environnement physico-chimique ;
- le très fort développement de la pêche de l'anchois au Ghana à partir du début des années 1970 ;
- l'augmentation très importante de la biomasse totale pélagique évaluée par détection à partir de 1980, portant la densité moyenne au niveau de celle du Ghana alors qu'elle en était au tiers auparavant.

Ces faits témoignent d'un bouleversement — le mot ne paraît pas trop fort — de l'écosystème pélagique. La pêche a pu jouer un rôle, notamment en surexploitant le stock juvénile de *Sardinella aurita* au Ghana en 1972. Mais l'essentiel doit être considéré comme dû à des causes « naturelles ».

On trouvera décrit par ailleurs dans cet ouvrage l'évolution des températures côtières sur le littoral ivoiro-ghanéen (ARFI *et al.*, 1993) et celle des sels nutritifs (HERBLAND et LE LCEUFF). Des indices de modification du milieu au cours des dernières années sont mis en évidence. La sécheresse et ses conséquences sur le débit des fleuves, les changements dans le régime des courants marins ont probablement joué un rôle essentiel dans ce processus (BINET *et al.*, 1990). Ainsi, le déplacement vers l'ouest de la frontière entre courant et sous-courant de Guinée aurait entraîné une augmentation de la rétention larvaire dans l'ouest ivoirien. Le recrutement des populations de cette région en serait amélioré et le nouveau mode d'exploitation en découlerait.

Les recherches sur la biologie et l'écologie des poissons pélagiques côtiers en Côte-d'Ivoire — et au Ghana — ont permis de prendre conscience de ces bouleversements et d'en décrire les manifestations les plus importantes. Les recherches sur le milieu physique permettent d'avancer des hypothèses pour les expliquer. Mais ni les unes ni les autres ne sont suffisantes pour arriver à une compréhension globale de l'évolution de l'écosystème pélagique au cours des deux dernières décennies. Elles ont toutefois permis, et c'est peut-être l'essentiel, de mettre en évidence à la fois le **caractère variable** de cet écosystème et sa grande **capacité d'adaptation**. Les futurs programmes de recherche devront largement en tenir compte.

- ALBARET (J.C.), à paraître.— Les poissons : biologie et peuplement. *In* : Environnement et ressources aquatiques en Côte-d'Ivoire. II - Les lagunes ouest-africaines, l'exemple de la lagune Ébrié. Paris, ORSTOM.
- ARFI (R.), PEZENNEC (O.), CISSOKO (S.), MENSAH (M.), 1993.— Évolution spatio-temporelle d'un indice caractérisant l'intensité de la résurgence ivoiro-ghanéenne. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I - Le milieu marin. Paris, ORSTOM : 111-122.
- BA (I.), 1988.— Biologie et dynamique des populations d'anchois (*Engraulis encrasicolus*) des côtes mauritaniennes. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale, 139 p.
- BARON (J.C.), 1969.— Notes sur le sang de *Sardinella eba*. Rapport Centre Rech. Océanogr. Abidjan, non référencé, 17 p.
- BARON (J.C.), 1971.— Les transferrines de deux espèces de sardinelles : *Sardinella aurita* (C.V.) et *Sardinella eba* (C.V.). *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.* 9(1) : 85-96.
- BINET (D.), 1982.— Influence des variations climatiques sur la pêche de *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche. *Oceanol. Acta*, 5(4) : 443-452.
- BINET (D.), MARCHAL (É.), PEZENNEC (O.), 1993.— *Sardinella aurita* de Côte-d'Ivoire et du Ghana : Fluctuations halieutiques et changement climatique. *In* : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement, Cury (P.) et Roy (C.) éd. Paris, ORSTOM : 320-342.
- BOELY (T.), 1981.— Biologie de deux espèces de sardinelles, *Sardinella aurita* Valenciennes 1847, et *Sardinella maderensis*, Lowe 1841 des côtes sénégalaises. Thèse Doct. État, Univ Paris-VI, 212 p.
- CAMARENA-LUJRS (T.), 1986.— Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal : biologie et évaluation des ressources. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale, 188 p.
- CAVERMIÈRE (A.), 1993.— Les peuplements ichtyologiques démersaux. Biologie et écologie. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I - Le milieu marin. Paris, ORSTOM : 271-320.
- CHARLES DOMINIQUE (É.), 1982.— Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich 1825). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15(4) : 373-397.
- CORTEN (A.A.), 1971.— Observations on juvenile *Sardinella eba* in beach seine catches. FAO/PNUD, Freetown, non réf., 10 p.
- DIA (A.), 1972.— Étude de la nutrition de certains Clupéidés (Poissons Téléostéens) de Côte-d'Ivoire. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 11/72, 32 p.
- FAO, 1971.— Séminaire de travail sur les ressources pélagiques côtières au large de l'Afrique de l'Ouest. Compte rendu. Tema (Ghana), 1-5 novembre 1971, FAO/PNUD, 66p.
- FAO, 1974.— Étude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers. Côte-d'Ivoire. Conclusions et recommandations du projet. FAO/PNUD, FI : DP/IVC/66/506, Rome, 72 p.
- FAO, 1989.— Rapport de la consultation technique sur les petites espèces pélagiques de la division statistique golfe de Guinée ouest, Abidjan, décembre 1987. COPACE/PACE, sér. 89/47, 91 p.
- FONTANA (A.), 1969.— Étude de la maturité sexuelle des sardinelles, *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (Val.) de la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 7(2) : 101-114.
- FRÉON (P.), 1988.— Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Paris, ORSTOM, *Études et Thèses*, 287 p.
- FRU/CRO/ORSTOM, 1976.— Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. Abidjan, 28 juin-3 juillet 1976, 62 p.
- GHÉNO (Y.), 1975.— nouvelle étude sur la détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella aurita* Val. dans la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 13(3) : 251-262.
- GHÉNO (Y.) et LE GUEN (J.C.), 1968.— Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) de la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 6(2) : 69-82.

- GHÉNO (Y.) et POINSARD (F.), 1968.— Observations sur les jeunes sardinelles de la baie de Pointe-Noire (Congo). *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 6(2) : 53-67.
- HARTSUIJKER (L.), 1972.— Analysis of the biometric data from samples of *Sardinella aurita* and *Sardinella eba*. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 9/72, 13 p.
- HEM (S.), 1976.— État des stocks pélagiques de Côte-d'Ivoire. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 7(2) : 29-47.
- HERBLAND (A.) et LE LOUFF (P.), 1993.— Les sels nutritifs au large de la Côte-d'Ivoire. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, ORSTOM : 123-148.
- HERBLAND (A.) et MARCHAL (É.), 1991.— Variations locales de l'upwelling, répartition et abondance des sardinelles en Côte-d'Ivoire. In : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement, Cury (P.) et Roy (C.) éd. Paris, ORSTOM : 343-353.
- KONAN (J.), 1972.— Pêche au chalut à grande ouverture sur le plateau continental profond de Côte-d'Ivoire (mars-août 1972). Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 12/72, 8 p.
- KORANTENG (K.A.), 1991.— Some aspects of the sardinella fishery in Ghana. In : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement, Cury (P.) et Roy (C.) éd. Paris, ORSTOM : 269-279.
- KRZEJ (S.), 1972a.— Étude de la distribution et de l'abondance des larves de Clupéidés sur le plateau continental ivoirien. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 1/72, 19 p.
- KRZEJ (S.), 1972b.— Étude de la distribution et de l'abondance des œufs et larves d'anchois du cap des Palmes au cap des Trois-Pointes. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 5/72, 10 p.
- KRZEJ (S.), 1972c.— Étude de la distribution et de l'abondance des larves de Clupéidés sur le plateau continental ivoirien durant la période 1971-72. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 6/72, 15 p.
- KRZEJ (S.), 1972d.— Étude de la distribution et de l'abondance des œufs et larves d'anchois du cap des Palmes au cap des Trois-Pointes durant la période 1971-72. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 7/72, 8 p.
- MARCHAL (É.), 1965a.— Étude de quelques caractères de *Sardinella eba* (C. et V.) de Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 3(1) : 87-94.
- MARCHAL (É.), 1965b.— Note sur deux caractères de *Sardinella aurita* (C. et V.) de Côte-d'Ivoire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 3(1) : 95-99.
- MARCHAL (É.), 1966a.— Fluctuations de la pêche des sardinelles (*Sardinella aurita* C.V., *Sardinella eba* C.V.) en Côte-d'Ivoire. *Doc. Scient. Prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 1, 15 p.
- MARCHAL (É.), 1966b.— Teneur en matières grasses et teneur en eau chez deux Clupéidés de Côte-d'Ivoire (*Sardinella aurita* C.V., *Sardinella eba* C.V.). *Doc. Scient. Prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* 4, 14 p.
- MARCHAL (É.), 1966c.— Œufs, larves et postlarves de l'anchois du golfe de guinée *Anchoviella guineensis* Rossignol et Blache. Proc. Symp. UNESCO : Oceanography and Fisheries Resources of tropical Atlantic, Abidjan, 20-28 octobre 1966 : 281-287.
- MARCHAL (É.), 1967a.— Clé provisoire de détermination des œufs et larves des Clupéidés et Engraulidés ouest-africains. *Doc. Scient. Prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 14, 8 p.
- MARCHAL (É.), 1967b.— La pêche des sardiniers ivoiriens en 1966. *Doc. Scient. Prov. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 19, 40 p.
- MARCHAL (É.) 1971.— Étude du stock de hareng (*Sardinella eba*) de Côte-d'Ivoire (version préliminaire). Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 5/71, 12 p.

- MARCHAL (É.), 1991a.— Un essai de caractérisation des populations de poissons pélagiques côtiers : cas de *Sardinella aurita* des côtes ouest-africaines. *In* : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement, Cury (P.) et Roy (C.) éd. Paris, ORSTOM : 192-200.
- MARCHAL (É.), 1991b.— Nanisme et sédentarité chez certaines espèces de poissons pélagiques : deux aspects d'une même réponse à des conditions défavorables. *In* : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement, Cury (P.) et Roy (C.) éd. Paris, ORSTOM : 201-208.
- MENSAH (M.A.), 1991.— The influence of climate changes on the coastal oceanography of Ghana. *In* : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement, Cury (P.) et Roy (C.) éd. Paris, ORSTOM : 67-79.
- MORLIÈRE (A.), 1970.— Les saisons marines devant Abidjan. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 1(2) : 1-15.
- MUTA (K.), 1966.— Age determination of *Sardinella aurita* (C. et V.) by scales in Ghana waters. Symp. UNESCO : Oceanography and Fisheries Ressources of tropical Atlantic. Adidjan, 20-28 october 1966. Exp. paper 36.
- PEZENNEC (O.), MARCHAL (É.), BARD (F.X.), 1993.— Les espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire. Ressource et exploitation. *In* : Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire. I- Le milieu marin. Paris, ORSTOM : 387-426.
- PROSVIROV (E.S.) et RIABIKOV (O.G.), (1961).— Some problems in the biology and fishing of *Sardinella aurita* in the Takorady and Dakar regions. *Baltic. Inst. Scient. Res. Mar. Fish. Oceanogr.* (BALTIRO), 7 : 3-16.
- ROY (C.), CURY (P.), FONTANA (A.), BELVÈZE (H.), 1989.— Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des Clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'ouest. *Aquat. Living. Resour.*, 2 : 21-29.
- VILLEGAS (L.), 1972a.— Distribution et abondance relative des poissons pélagiques côtiers au large de la côte d'Ivoire et du Ghana en 1970. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS2/72, 25 p.
- VILLEGAS (L.), 1972b.— Résultats des opérations ivoiriennes de marquage de sardinelles. Projet de développement de la pêche pélagique côtière. FAO/PNUD IVC 6/288, Abidjan, RS 4/72, 19 p.
- WILLIAMS (F.), 1968.— Report on the Guinean Trawling Survey. US NODC Washington, OUA, Scient. Tech. Res. Comm., 99, 1, 828 p.