

**UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

**FACULTE DES SCIENCES**

**THESE DE DOCTORAT**

**SPECIALITE : BIOLOGIE**

**REPONSES DES STOCKS DE POISSONS PELAGIQUES  
A LA DYNAMIQUE DES UPWELLINGS EN AFRIQUE DE  
L'OUEST : ANALYSE ET MODELISATION.**

par

**Claude ROY**

Thèse soutenue le 7 décembre 1990 devant le Jury composé de :

**Pr. M. GLEMAREC (Président)**  
**Pr. P. TREGUER (Rapporteur)**  
**Dr. A. BAKUN (Rapporteur)**  
**Dr. A. FONTANA (examineur)**  
**Dr. G. REVERDIN (examineur)**  
**Dr. J.P. TROADEC (examineur)**



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

John Steinbeck, La grande vallée.

A Marguerite.

A mes Parents.



## SOMMAIRE

	Pages
<b>REMERCIEMENTS</b>	9
<b>RESUME ET ABSTRACT</b>	10
<b>AVANT-PROPOS</b>	11
<b>INTRODUCTION</b>	13
1-Stratégie de recherche.	15
1.1-Une approche en terme de processus.	
1.2-Une approche empirique.	
1.3-Une approche comparative.	
2-Les échelles de variabilité.	19
2.1-Les difficultés liées aux petites échelles.	
<b>1-LES UPWELLINGS : LE CADRE PHYSIQUE DES PECHERIES PELAGIQUES COTIERES EN AFRIQUE DE L'OUEST</b>	23
Introduction.	
1.1-Qu'est ce qu'un upwelling ?	24
1.1.2-Le modèle d'Ekman.	
1.1.3-L'effet de la latitude.	
1.1.4-La circulation dans un upwelling : une structure à trois dimensions.	
1.1.5-L'orientation du vent par rapport au plateau continental : l'exemple du Sénégal.	
1.1.6-Largeur du plateau continental.	
1.1.7-Composition et origine des masses d'eaux résurgentes.	
1.2-Les upwellings ouest-africains.	39
1.2.1-Cycle saisonnier des upwellings ouest-africains entre 12°N et 30°N.	
1.2.2-Chronologie des upwellings ouest-africains de 1964 à 1988.	
1.2.3-Vitesse du vent et intensité de l'upwelling : deux facteurs limitants.	

1.2.4-L'effet antagoniste du vent sur la production biologique.	
1.2.5-Un cas particulier : l'upwelling ivoiroghanéen.	
Conclusion.	49
<b>2-ASPECTS DE LA DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DES STOCKS A MOYEN TERME.</b>	<b>55</b>
Introduction.	
2.1-La migration du thiof ( <i>Epinephelus Aeneus</i> ) au Sénégal : influence des upwellings sénégalais et mauritaniens.	56
2.1.1-Déterminisme de la migration.	
2.1.2-La réponse aux fluctuations climatiques.	
2.1.2.1-Calendarier de la saison de pêche.	
2.1.2.2-Intensité de la migration.	
2.1.3-La migration du thiof : la réponse à un processus.	
2.2-Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire : une approche globale.	62
2.2.1-La pêcherie ivoirienne.	
2.2.2-Choix d'un modèle et des variables.	
2.2.3-Interprétation des résultats du modèle.	
2.3-Les changements intervenus depuis les années 1980 : l'explosion de la population de <i>S. aurita</i> en Côte d'Ivoire.	68
2.3.1-Les faits.	
2.3.2-L'hypothèse d'une modification de la circulation.	
2.3.3-Une seconde hypothèse : l'intensification des upwellings.	
Conclusion.	73

**3-UNE FENETRE ENVIRONNEMENTALE OPTIMALE POUR LE RECRUTEMENT  
DES ESPECES PELAGIQUES COTIERES DANS LES ZONES  
D'UPWELLING.** 77

Introduction.

3.1-Un schéma théorique pour le succès du recrutement dans les upwellings. 78

3.2-Validation du schéma théorique. 79

3.3-Recrutement et intensité des résurgences dans les principaux upwellings mondiaux. 81

3.3.1-L'anchois du Pérou.

3.3.2-La sardine du Pacifique.

3.3.3-Les stocks ouest-africains.

3.4-"5-6 m.s<sup>-1</sup>" : une fenêtre environnementale optimale pour le recrutement. 83

Conclusion. 84

**4-STRATEGIES DE REPRODUCTION DES CLUPEIDES DANS LES ZONES  
D'UPWELLING.** 87

Introduction.

4.1-Localisation des zones de reproduction. 88

4.1.2-Les faits.

4.1.2-Interprétation.

4.2-Dynamique temporelle de la reproduction. 92

4.2.1-Les faits.

4.2.2-Interprétation.

4.3-Les stratégies de reproduction face à la variabilité de l'environnement. 95

Conclusion. 98

**CONCLUSION GENERALE** 99

1-Réflexions sur la réponse des populations face aux tendances climatiques sur le long terme. 100

1.1-La migration du thiof.

1.2-L'écosystème ivoirien.	
1.3-Les stratégies de reproduction.	
2-Réflexions sur les relations entre l'environnement et les systèmes biologiques.	103
3-Appports de cette étude	104
<b>ANNEXE 1</b>	107
Calcul des séries d'IUC à partir des observations météorologiques des bateaux marchands.	
A-Validation des données.	
B-Calcul de l'Indice d'Upwelling Côtier.	
C-Traitement.	
<b>REFERENCES</b>	131
<b>ANNEXE 2</b>	149
Articles	

## REMERCIEMENTS

Je remercie vivement le Professeur M. Glémarec d'assurer la présidence du Jury, je lui suis gré de l'accueil chaleureux qu'il m'a réservé dans son laboratoire. J'exprime toute ma reconnaissance au Dr. A. Fontana pour avoir assuré la direction de cette thèse. Son soutien à ce travail, en tant que Directeur du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, a été essentiel. Je lui suis également reconnaissant pour la confiance qu'il m'a accordée et ses encouragements. Le Pr. P. Tréguer et le Dr. A. Bakun m'ont fait l'honneur d'être rapporteur de cette thèse, j'ai été particulièrement touché par l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail. Je remercie chaleureusement le Dr. J. P. Troadec et le Dr. G. Reverdin d'avoir accepté de participer à ce jury et d'apporter leur compétence scientifique à l'évaluation de cette thèse.

Pour un physicien, l'immersion dans une équipe de biologie peut être source de frustration et de solitude. Grâce à mon compère biologiste et ami, Philippe Cury, et à son enthousiasme, ce fut une expérience passionnante. L'intérêt commun que nous partageons pour la découverte des ruses de la nature fut à l'origine d'échanges continuels.

Ce travail a été effectué au CRODT/ISRA et a bénéficié du soutien de l'ORSTOM et de l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles. Que l'ensemble de la Direction de ces Instituts soit ici remercié. Je tiens particulièrement à exprimer ma reconnaissance au Dr. D. Touré et au Dr. I. Gning pour leur accueil et la confiance dont ils m'ont fait bénéficier durant mon séjour au Sénégal.

La collaboration et les échanges avec l'équipe du Pacific Fisheries Environmental Group de Monterey m'ont été très bénéfiques. Je souhaite tout particulièrement exprimer ma reconnaissance à l'un de ses membres, le Dr. R. Mendelsohn, pour son accueil lors de mon séjour au PFEG, sa patience et sa générosité. Je sais qu'il me surprendra toujours par la pertinence de ses analyses. Je voudrais également remercier le Dr. A. Bakun pour le soutien qu'il a apporté à ce travail en tant que Directeur du PFEG, pour ses critiques et ses encouragements.

Merci également à J. Ferraris, C. Chaboud et A. Samb pour le soin et l'intérêt qu'ils ont portés à la correction de ce manuscrit. Beaucoup d'autres personnes ont contribué à ce travail ou m'ont apporté leur soutien : C. Oudot, J. Picaut, B. Piton, F. Laloë et P. Fréon, H. Demarcq, J. Grelet, Y. Gouriou, C. Ndour et A. Sarre lors des campagnes océanographiques CIRSEN, V. Fonteneau et l'équipe d'informaticiens du CRODT/ISRA, F. Conand, J. J. Le Chauve et D. Corre de l'Antenne ORSTOM de Brest, l'équipe de l'Unité de Traitement d'Images Satellitaires du CRODT/ISRA, le personnel scientifique et administratif du CRODT/ISRA ainsi que celui de l'ORSTOM, le département TOA et la Commission Scientifique d'Océanographie et d'Hydrobiologie de l'ORSTOM, M. Y. Ddiaye et M. Diong pour l'édition de ce document, A. Kâ et bien d'autres encore qui m'excuseront d'avoir oublié de les nommer.

**RESUME**

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

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

**Mots clés** : upwelling, recrutement, reproduction, migration.

-----  
**ABSTRACT**

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

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

**Key words** : upwelling, recruitment, reproduction, migration.

## AVANT-PROPOS

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

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



## INTRODUCTION.

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

Explorer cette sensibilité des espèces pélagiques côtières à partir de l'exemple des pêcheries ouest-africaines est le thème de ce travail. On n'y parlera peu de pêche *sensu-stricto*, l'exploitation et l'aménagement n'étant pas notre objet de recherche. La pêche sera ici considérée comme l'élément permettant "d'échantillonner" la ressource, à travers les estimations des débarquements. Cette volontaire limitation ne minimise pas l'intérêt des recherches sur l'aménagement. La succession de crises au cours des dernières décennies et le

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

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

caractère limité des ressources halieutiques soulignent que la gestion et l'usage des ressources renouvelables et instables que sont les pélagiques côtiers nécessitent, peut être plus que pour toute autre ressource, le développement de nouvelles stratégies de recherche pour l'aménagement (Troadek, 1989).

## 1-STRATEGIE DE RECHERCHE.

### 1.1-UNE APPROCHE EN TERME DE PROCESSUS.

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

Trop souvent l'étude des liens entre l'environnement et les ressources se focalisent sur la recherche de corrélations directes entre un facteur physique (le plus souvent la température) et un paramètre biologique (en général les captures). Cette orientation est dictée par la nécessité pressante de vouloir prédire la pêche. Quel peut être l'effet d'un paramètre physique sur la dynamique des populations est une question pertinente. La température de l'eau a des effets directs sur la reproduction, la survie des larves, la croissance (Hoar et Randall, 1971; Blaxter et Hunter, 1982). La température est également un paramètre utile pour définir l'habitat type des espèces : les poissons tropicaux préfèrent les eaux chaudes, les espèces tempérées vivent dans des eaux plus froides. Une fois cet habitat défini, la température fournit-elle des informations sur la dynamique à l'intérieur de cet habitat ? Les nombreuses tentatives qui visent à superposer la distribution des températures de surface avec celles des captures des pêcheries thonières en Atlantique et dans le Pacifique n'ont apporté à ce jour que peu de résultats convaincants (Sund et al., 1981; Mendoza et al., 1982; Stretta, 1988). Dans ces pêcheries, les surprises locales constituent une accumulation de faits contradictoires mettant en doute l'existence d'une relation simple entre température et présence du poisson. Pourquoi les thons migrent saisonnièrement à l'intérieur de leur habitat et se concentrent localement ? Pourquoi à un instant donné une température est associée à de fortes captures et pourquoi cette observation est contredite quelques jours plus tard ? Ces faits sont autant de questions auxquelles une telle approche ne peut répondre.

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

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

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

différencier des situations apparemment identiques par l'introduction de la variabilité temporelle (mémoire) ou spatiale (connectivité). Elle permet de comprendre que des situations climatiques apparemment identiques puissent donner lieu à des réponses différentes.

La relaxation de l'upwelling mauritanien et le développement simultané de l'upwelling sénégalais responsable de la migration du thiof (*Epinephelus aeneus*) entre le Sénégal et la Mauritanie (chapitre 2), les relations entre les CPUE de sardinelles en Côte d'Ivoire et l'intensité des upwellings l'année de la pêche et celle précédent la pêche (chapitre 3), illustrent la réponse des stocks de poissons à des processus biologiques estimés à l'aide de paramètres physiques.

## 1.2-UNE APPROCHE EMPIRIQUE.

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

Bakun et Parrish (1980) et Bakun (1986), ont souligné les difficultés inhérentes en halieutique à une approche empirique qui s'efforce d'établir des relations statistiques entre la réponse d'un système et divers indices décrivant le ou les processus mis en jeu. Tout d'abord la longueur des séries concernant la pêche dépasse rarement, surtout dans les zones tropicales, vingt ou trente années. La nécessité de travailler sur des moyennes annuelles, l'existence d'autocorrélations, réduisent d'autant le nombre de degrés de liberté. Le grand nombre de relations susceptibles d'être examinées *a priori*, les incertitudes concernant la périodicité réelle des cycles mis en évidence sur des séries courtes, multiplient la possibilité d'obtenir des corrélations statistiquement significatives mais qui restent fortuites, ces relations peuvent ensuite être justifiées par un processus choisi *a posteriori*. Compte tenu du

nombre de possibilités susceptibles d'être examinées, la probabilité d'obtenir un même degré de corrélation peut ne pas être supérieure à celle donnée par l'analyse de séries choisies au hasard (Bakun, 1989). Cette approche reste cependant intéressante pour diverses raisons (Cury, 1989) : elle est souvent la seule voie de recherche possible à court terme faute de données adéquates permettant une analyse fine, elle est d'un faible coût, elle permet d'orienter des recherches vers les aspects qui apparaissent les plus pertinents, et, qualité qui est à nos yeux primordiale, elle permet d'intégrer la diversité et la complexité des interactions entre les éléments internes du système. Concernant ce dernier point, il est, à notre avis, sans doute vain de tenter une approche analytique à partir de multiples boîtes élémentaires détaillant l'ensemble du système, le modèle ainsi créé ne pouvant rendre compte d'une propriété des systèmes vivants : celle d'apprendre et de se transformer au cours du temps.

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

### **1.3-UNE APPROCHE COMPARATIVE.**

Convenant particulièrement aux situations non-réductibles à l'expérimentation, la comparaison de plusieurs systèmes de constitution proche (différentes espèces dans un même contexte, espèces similaires dans des environnements différents), permet d'accroître la robustesse des résultats obtenus par une approche empirique (Bakun, 1989). Les quatre grandes zones d'upwelling (Pérou, Californie, Afrique de l'Ouest et Afrique australe) constitue un champ d'investigation unique pour développer une approche comparative. Il est en de même pour les upwellings ouest-africains. Colonisées par des espèces pélagiques proches, la dynamique environnementale de ces régions partage de nombreux caractères communs aux zones d'upwelling, mais chacune présente également des particularités locales (latitude, origine des masses d'eau, intensité du vent, forme du plateau continental). Dans ces différents habitats, les populations ont à résoudre des défis analogues, les solutions adoptées et les observations qui en découlent ne pourraient rester qu'anecdotiques si la confrontation entre elles ne permettait des généralisations (Bakun, 1989).

L'étude des stratégies de reproduction des clupéidés en Afrique de l'Ouest, s'appuie sur une approche comparative de

la réponse des stocks de sardines et sardinelles du Maroc, de la Mauritanie et du Sénégal pour tenter de trouver les éléments déterminants de cette dynamique (chapitre 4). Bien que les faits observés divergent d'une zone à l'autre, une logique commune se dégage une fois l'analyse globale réalisée. Les facteurs clés des stratégies de reproduction (largeur du plateau continental, type de production) sont communs à l'ensemble des zones, seule l'intensité différente des processus physiques et biologiques d'une zone à l'autre conduit à l'observation de faits apparemment contradictoires.

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

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

## **2-LES ECHELLES DE VARIABILITE.**

Intensification et relaxation des upwellings, migrations, reproduction, recrutement se succèdent à un rythme annuel. La composante saisonnière dans les séries temporelles de données environnementales ou biologiques est en général dominante dans l'Atlantique tropical. Cette échelle de temps, annuelle ou à moyen terme, est celle sur laquelle nous porterons l'essentiel de notre attention. La dimension spatiale associée à cette strate de temps est celle de l'aire de répartition ou de migration des espèces, cependant l'existence de téléconnexions à grande échelle des phénomènes climatiques peut conduire à élargir la dimension spatiale à l'ensemble de l'océan (Barber, 1988). Aux échelles de temps de l'ordre de décennies ou de siècles correspondent des fluctuations ou des tendances sur le long terme. Cette strate temporelle dépasse largement la durée de vie des espèces, à une approche écologique basée sur les réponses des populations au stress de l'environnement, se superpose une approche en terme de biologie évolutive où les aspects qualitatifs de la dynamique des populations pourraient devenir prépondérants (Cury et Fontana, 1988; Cury, 1988; Cury, 1989). L'écosystème dans son ensemble peut alors constituer l'unité d'étude. L'absence de séries de données suffisamment

longues, l'impossibilité de prédire l'évolution climatique au delà de quelques jours rendent a *fortiori* spéculatif le discours sur cette échelle de temps. Les questions posées par les changements climatiques (augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique, effet de serre, hausse du niveau moyen de la mer) dont les signaux commencent à se dessiner, constituent néanmoins le défi majeur posé aux scientifiques à la fin de ce siècle et nous force à explorer ce domaine (Steele, 1989; Maddox, 1990). Le court terme s'intéresse aux échelles de temps fines, de quelques heures à la quinzaine ou au mois. L'extension spatiale concernée s'étend de quelques milles à quelques dizaines de milles. Ce pas de temps est celui pour lequel les pêcheurs nous interpellent. La question posée aux scientifiques est alors de développer des modèles prédictifs de la disponibilité du poisson. Les modèles utilisent des données environnementales qui s'efforcent de décrire le milieu de façon sommaire à l'aide de paramètres simples : température de surface, vent, ... (Mendelssohn et Roy, 1986, Mendelssohn et Cury, 1987, 1989). Seules des simplifications extrêmes de la dynamique des systèmes, à l'aide de processus schématisés par quelques variables, sont possibles. Ce domaine est celui où la mise au point de nouvelles techniques d'analyse ou de nouveaux outils d'observation comme la télédétection spatiale permet d'espérer des développements prometteurs.

## 2.1-LES DIFFICULTES LIEES AUX PETITES ECHELLES.

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

L'exploration de cette variabilité à petite échelle se heurte aux limites de nos techniques d'échantillonnage, de traitement et d'analyse. Les processus afférents aux courtes échelles de temps et d'espace sont en général complexes car le

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



CHAPITRE 1

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

## INTRODUCTION

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

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

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

### 1.1-QU'EST CE QU'UN UPWELLING ?

Un upwelling côtier est un processus physique qui crée sous l'action du vent, un flux vertical ascendant à la côte. Ce flux prend naissance le long du talus continental et est dirigé vers la surface. Il apporte sur le plateau continental des eaux d'origine sub-superficielle. Ces eaux sont ensuite entraînées vers le large, en dehors de la zone de remontée, par la dérive de surface (fig. 1.2). La manifestation la plus évidente d'un upwelling côtier est la formation d'un gradient de température entre la côte et le large, les eaux issues de la résurgence étant plus froides que les eaux de surface adjacentes (fig. 1.3). Cette caractéristique a permis à Wooster et al. (1976) de localiser les principales zones d'upwelling entre 10°N et 40°N à partir des différences de température mesurées entre la côte et le large.

Un upwelling apporte dans la couche euphotique des éléments minéraux originaires des couches sub-superficielles.

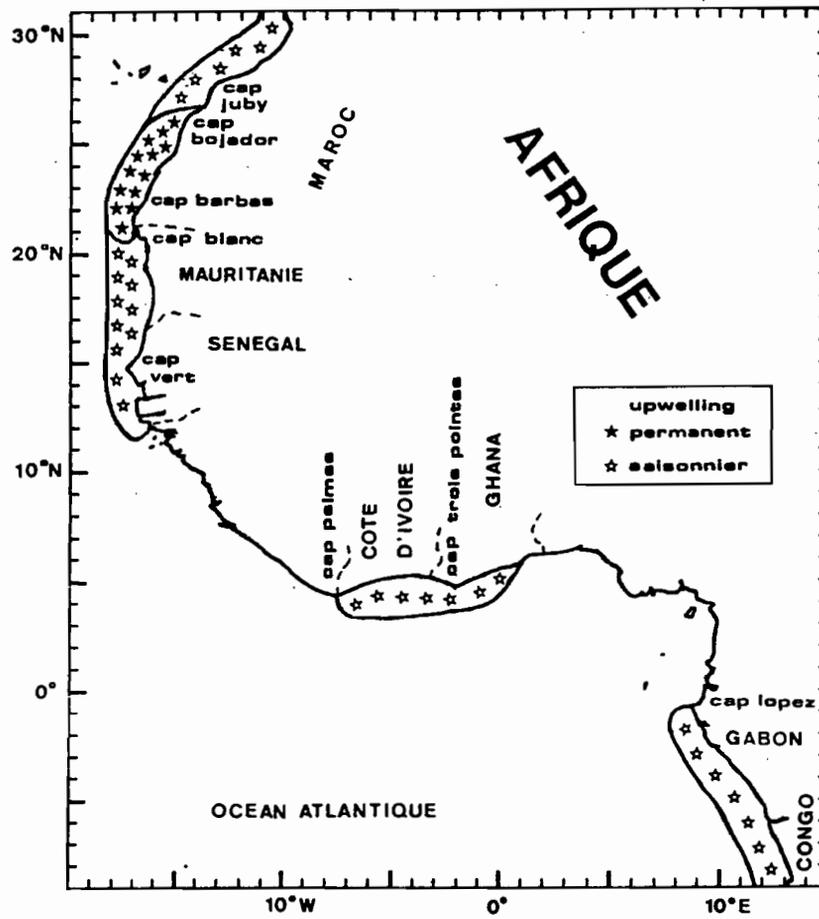


Figure 1.1 : Carte d'Afrique de l'Ouest avec la localisation des principaux upwellings côtiers.

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

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

### 1.1.2-LE MODELE D'EKMAN.

Le moteur des upwellings côtiers est en général le vent, c'est le cas des upwellings rencontrés le long des côtes ouest-africaines, du Maroc au Sénégal, où les alizés soufflent dans une direction sensiblement parallèle à la côte (Wooster et al., 1976). Le vent met en mouvement les couches superficielles de l'océan qui sont alors déviées par la force de Coriolis, le transport résultant au sein de la masse d'eau est orienté non pas dans la direction du vent mais est dévié vers la droite (gauche) dans l'hémisphère Nord (Sud). La couche superficielle soumise à l'action du vent est appelée couche d'Ekman du nom de V.W. Ekman qui le premier a développé les bases de la théorie décrivant l'effet du vent sur les courants (Ekman, 1905). L'épaisseur moyenne de la couche d'Ekman est de l'ordre de quelques dizaines de mètres. Le transport d'Ekman est défini comme étant la masse d'eau se déplaçant, à l'intérieur de la couche d'Ekman, sous l'action du vent. Dans l'hémisphère nord, un vent qui souffle du pôle vers l'équateur le long d'une côte orientée Nord-Sud va entraîner un déplacement vers le large (pour une côte situé sur le bord Est d'un océan) de la masse d'eau comprise entre la surface et le bas de la couche d'Ekman. Un flux vertical le long du talus continental va permettre de compenser le déséquilibre à la côte (fig. 1.2).

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

-un mouvement ascendant le long du talus continental qui est la source des apports en éléments minéraux;

-une dérive vers le large de la couche

superficielle dans laquelle les phases successives de la production vont se développer.

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

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

$r$  = densité de l'air  
 $Cd$  = coefficient de rugosité à l'interface air-mer  
 $V^2$  = carré de la composante du vent parallèle à la côte  
 $\Omega$  = vitesse angulaire de rotation de la terre  
 $\phi$  = latitude

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

### 1.1.3-L'EFFET DE LA LATITUDE.

L'IUC est fonction du carré de la vitesse du vent mais cet indice est également inversement proportionnel au sinus de la latitude (équation 1). Pour une vitesse de vent identique, l'intensité d'un upwelling ne sera donc pas la même aux basses latitudes qu'aux latitudes élevées. On note ainsi (fig. 1.5) qu'à un vent de  $4m \cdot s^{-1}$  correspond, au Maroc ( $30^\circ N$ ), un IUC de l'ordre de  $0.4 m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$ , par contre en Côte d'Ivoire ( $5^\circ N$ ) cet indice avec un vent identique atteint  $2.4 m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$ , soit une valeur six fois supérieure. La vitesse du vent n'est donc pas un indice suffisant pour comparer l'intensité de deux upwellings situés à des latitudes différentes. Cette figure suggère également qu'une fluctuation de la vitesse du vent d'amplitude équivalente mais à des latitudes différentes, va engendrer une variabilité plus importante de l'upwelling aux basses latitudes qu'aux latitudes élevées.

Une autre propriété intéressante, déduite de la relation précédente, est à souligner : la variation suivant la latitude de la relation entre l'intensité d'un upwelling et le brassage par le vent. L'énergie transmise par le vent à la surface de l'océan engendre des turbulences au sein des couches superficielles. Cette énergie est estimée à partir du cube de la vitesse du vent (Niiler et Kraus, 1977; Elsbery et Garwood, 1978). Pour des intensités d'upwelling équivalentes, le brassage par le vent sera plus important (un vent plus fort

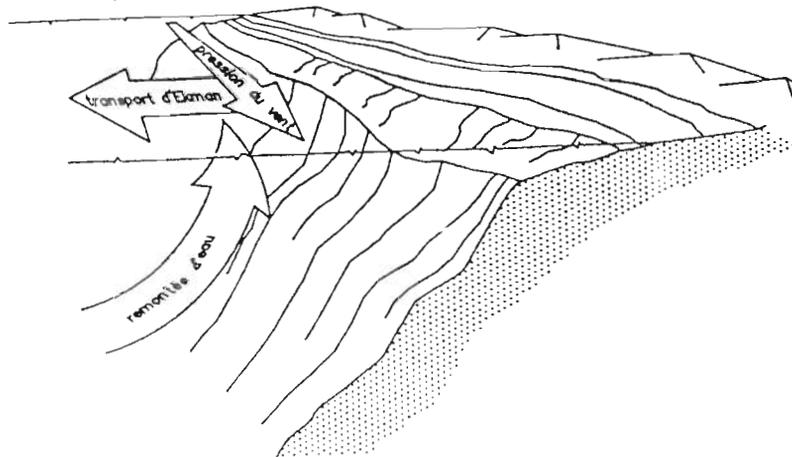


Figure 1.2 : Schéma simplifié d'un upwelling (d'après Bakun, 1989).

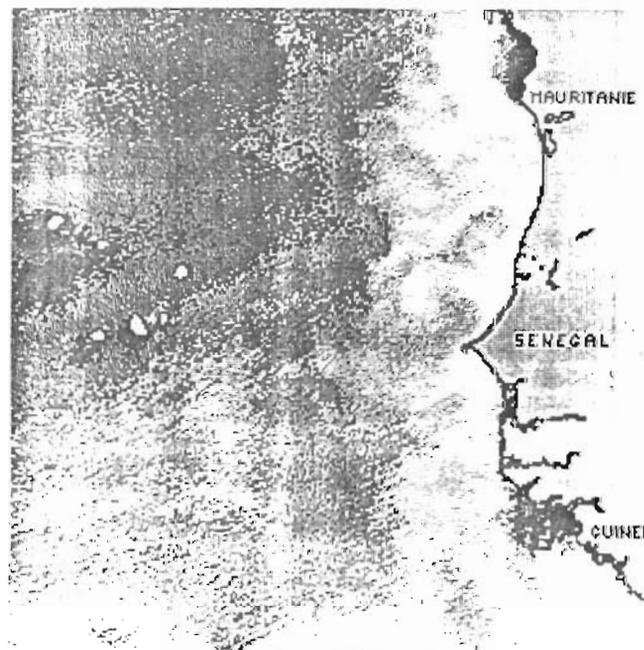


Figure 1.3 : Image thermique infra-rouge (satellite METEOSAT) du Cap-Blanc au sud de la Guinée. Les eaux froides côtières sont en blanc et un dégradé de gris traduit le gradient thermique côte-large (image du 8/05/1990 aimablement communiquée par H. Demarcq CRODT-UTIS).

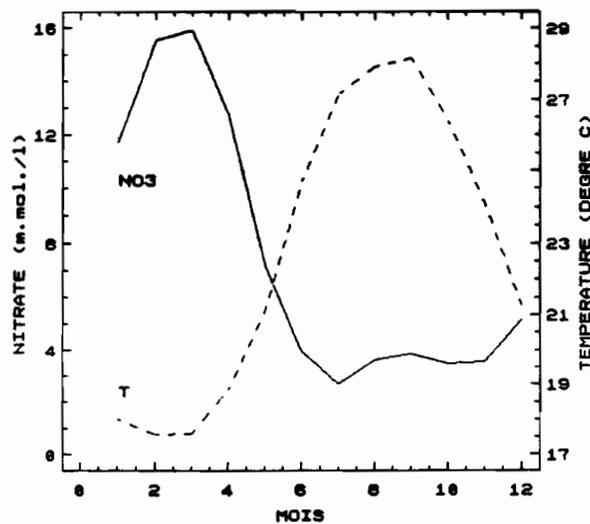


Figure 1.4 : Evolution saisonnière de la température de surface ( $^{\circ}\text{C}$ ) et des teneurs en nitrate ( $\mu\text{mol.l}^{-1}$ ) à la station côtière de Yoff (Sénégal) (d'après Oudot et Roy, à paraître). Aux faibles températures enregistrées pendant l'upwelling correspondent des teneurs en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

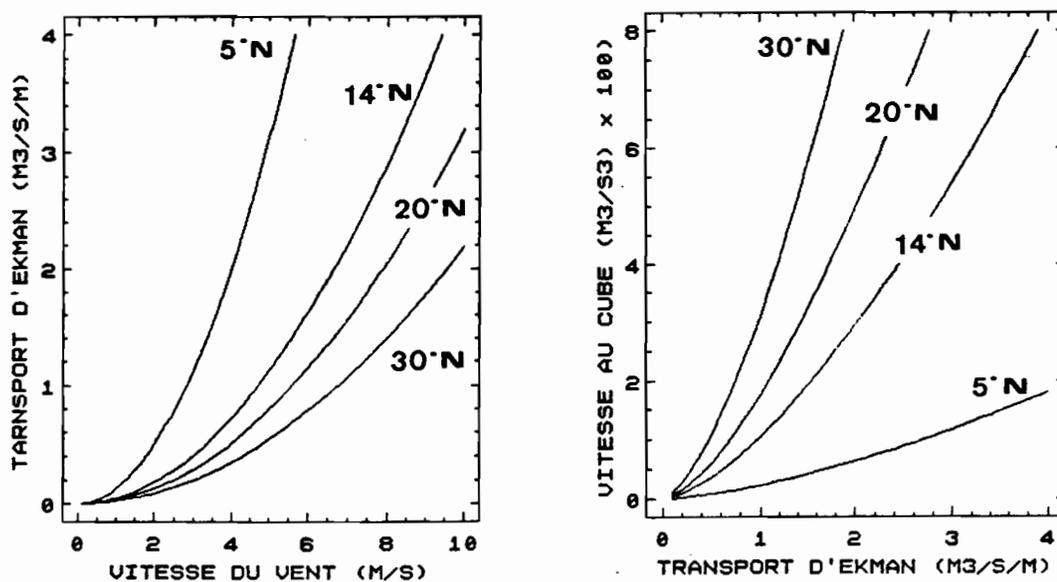


Figure 1.5 : Relation théorique, à différentes latitudes, entre:

a-la vitesse du vent et le transport d'Ekman.

b-le transport d'Ekman et le cube de la vitesse du vent

étant nécessaire) aux hautes latitudes qu'aux basses latitudes (fig. 1.5). Les conséquences écologiques de cette propriété seront envisagées aux chapitres suivants.

#### 1.1.4-LA CIRCULATION DANS UN UPWELLING : UNE STRUCTURE A TROIS DIMENSIONS.

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

La permanence d'un sous-courant s'écoulant en sens inverse du vent vers les pôles est également un trait commun à l'ensemble des upwellings mondiaux (fig. 1.6) (Smith, 1968). La profondeur de ce sous-courant varie d'une région à l'autre. On le rencontre vers 100m de profondeur au Sénégal et vers 300m au nord du Cap Blanc (Rébert, 1983; Mittelstaedt, 1983). Dans les régions où ce sous-courant est proche de la surface, il constitue la source des eaux résurgentes (Mittelstaedt, 1983; Brink, 1983). L'existence d'une circulation à deux couches s'écoulant dans des directions opposées (vers le large et le sud en surface, vers la côte et le pôle en subsurface) et les échanges entre ces deux couches sous la forme de mélange ou de migration des organismes permettent le recyclage à la fois des sels nutritifs et du phytoplancton à l'intérieur de la zone côtière. Les conséquences de ce recyclage sur la production sont particulièrement importantes en Côte d'Ivoire et dans l'upwelling sénégal-mauritanien (Binet, 1988).

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

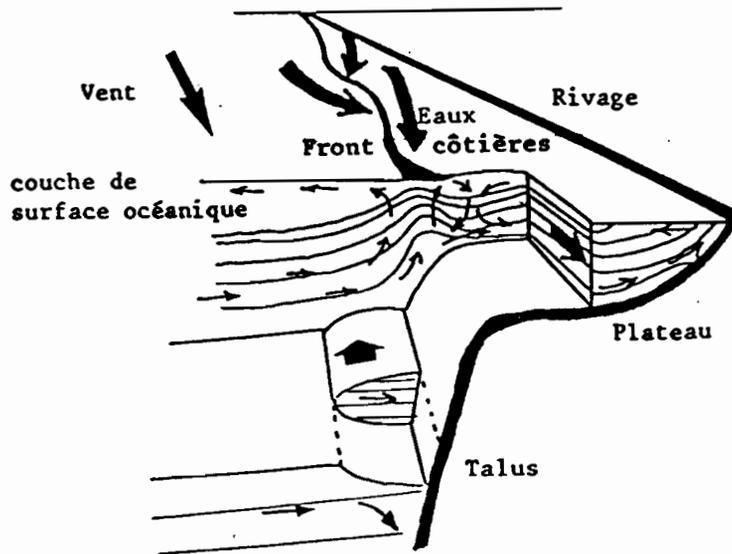


Figure 1.6 : Schéma tridimensionnel simplifié de la circulation dans un upwelling côtier (d'après Smith, 1968).

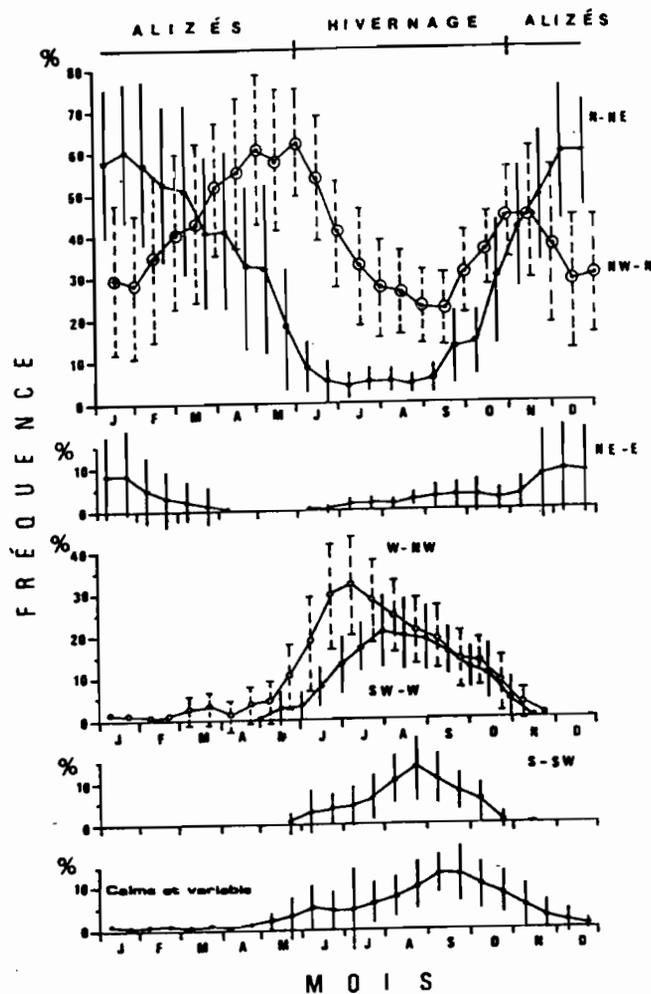


Figure 1.7 : Cycle annuel moyen par quinzaine et écart-type des fréquences de vent (%) par secteur calculés d'après les observations de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).

### 1.1.5-L'ORIENTATION DU VENT PAR RAPPORT AU PLATEAU CONTINENTAL : L'EXEMPLE DU SENEGAL.

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

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

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

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

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

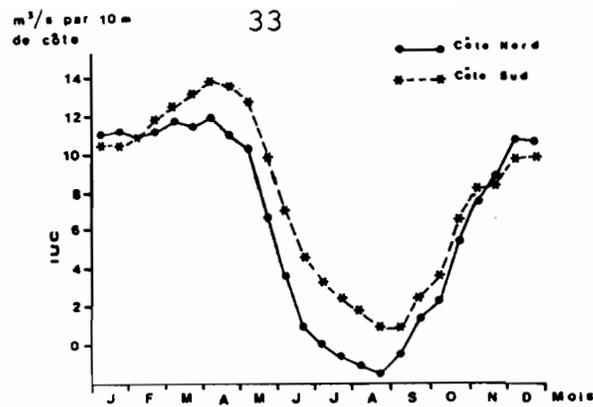


Figure 1.8 : Cycle annuel moyen par quinzaine de l'Indice d'Upwelling Côtier ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ ), au nord et au sud de la presqu'île du Cap-Vert, calculé d'après les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).

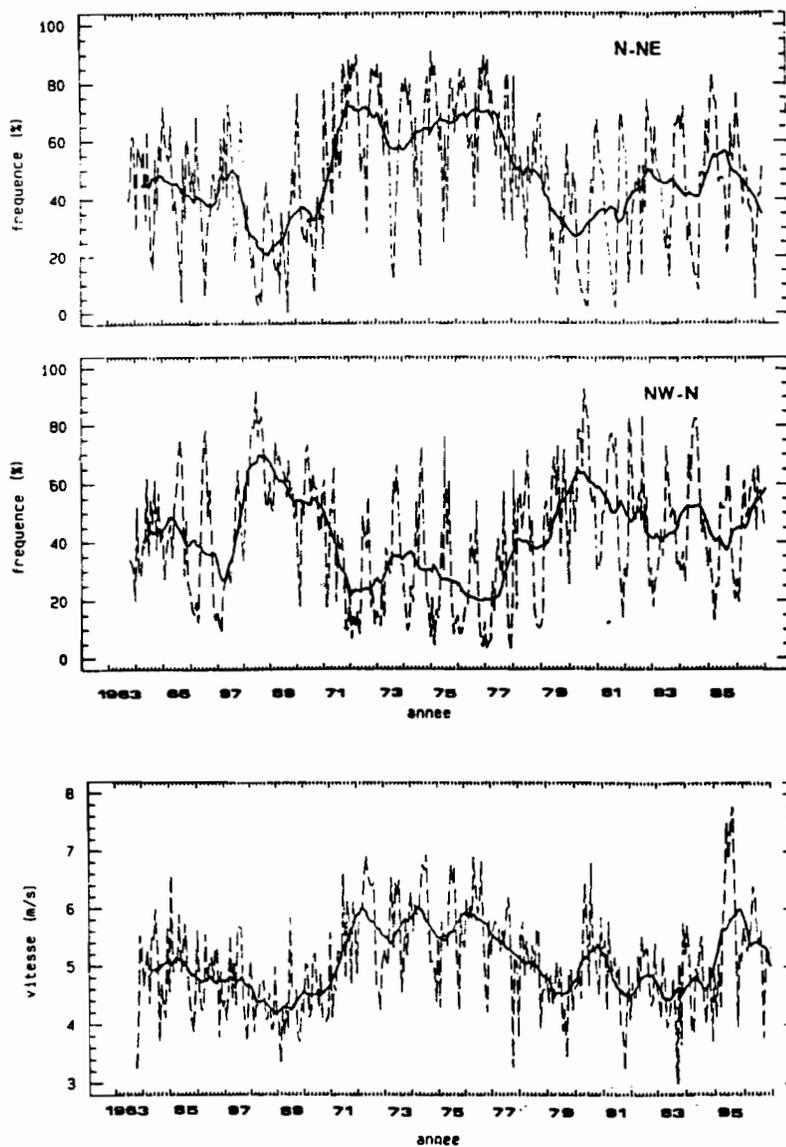


Figure 1.9 : Vitesse du vent ( $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) et fréquences (%) des vents de secteur N-NE et NW-N par quinzaine en saison d'alizés (trait pointillé) et tendance (trait plein) à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).

Les résultats des campagnes océanographiques du programme CIRSEN réalisées en février 1986 et mars 1987 illustrent l'effet des fluctuations de la direction du vent sur les apports en sels minéraux. En février 1986, des vents forts ( $5.1 \text{ m.s}^{-1}$ ) de secteur N-NE (63% des observations) sont établis. La campagne de mars 1987 est précédée d'une chute de la vitesse du vent ( $4,2 \text{ m.s}^{-1}$ ) accompagnée d'une rotation vers le secteur NW-N (67% des observations). Les teneurs de la couche superficielle en phosphate le long de deux radiales situées l'une au nord, l'autre au sud de la péninsule montrent une disparité importante entre les deux campagnes (fig. 1.11). En février 1986, la distribution en surface des sels nutritifs est comparable dans les deux régions; en 1987 par contre, les concentrations en phosphate sont plus importantes au sud de la presqu'île qu'au nord. Ceci est en parfait accord avec les résultats précédents qui montraient une atténuation de l'activité de l'upwelling au nord du Cap-Vert en présence de vent de secteur NW-N.

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

#### 1.1.6-LARGEUR DU PLATEAU CONTINENTAL.

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

Les données récoltées lors du programme CIRSEN du CRODT (Roy, à paraître; Roy et Oudot, à paraître; Gning et al, à paraître) mettent en évidence les effets de ces deux types de structures sur la distribution de paramètres physico-chimiques et biologiques. En février 1986, au nord de la presqu'île du Cap-Vert, les températures les plus faibles sont observées à la station la plus proche de la côte (fig. 1.12). Au sud de la presqu'île, le minimum thermique est rencontré non pas à la côte mais à l'aplomb du talus continental situé à environ 15 ou 20 milles de la côte suivant les radiales (fig. 1.12). La distribution des nitrates répond également à ce schéma. Au nord les teneurs en nitrates les plus importantes sont à la côte. Au sud elles se situent aux accores du plateau (fig. 1.12). Les

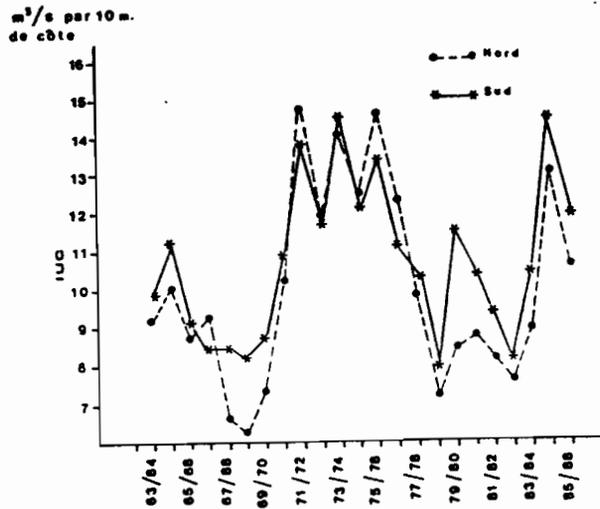


Figure 1.10 : Evolution entre 1963 et 1986 de l'IUC ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ ) en saison froide au nord (trait pointillé) et au sud (trait plein) de la presqu'île du Cap-Vert, calculée d'après les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff.

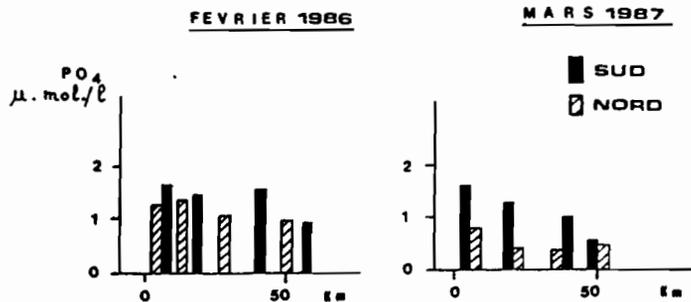


Figure 1.11 : Distribution en surface le long de deux radiales situées de part et d'autre de la presqu'île du Cap-Vert des teneurs en phosphate ( $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$ ) en février 1986 et mars 1987 (campagnes CIRSEN, CRODT).

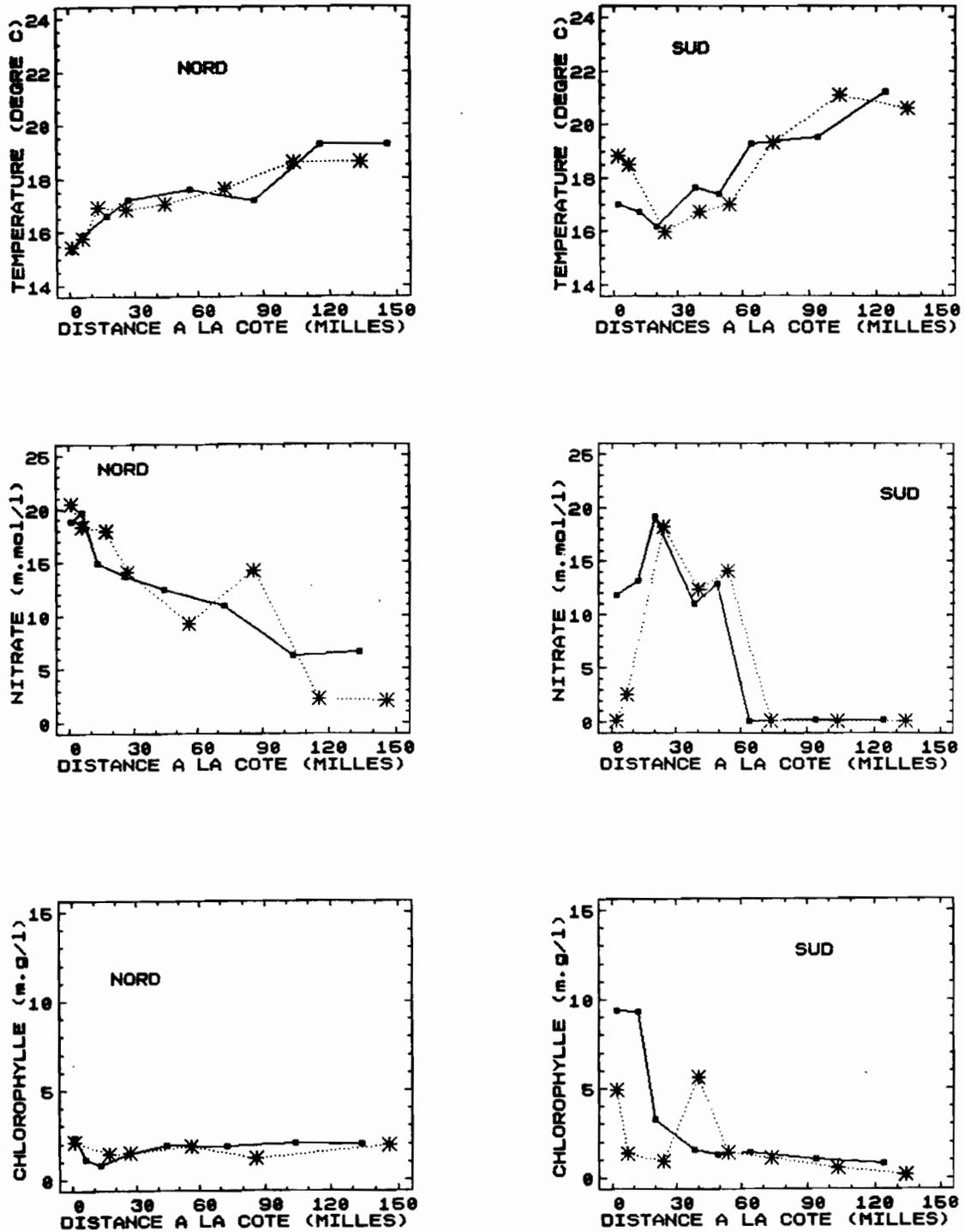


Figure 1.12 : Distribution le long de différentes radiales situées au nord et au sud du Cap-Vert, de la température ( $^{\circ}\text{C}$ ), des nitrates ( $\mu\text{.mol.l}^{-1}$ ) et de la chlorophylle ( $\mu\text{.g.l}^{-1}$ ) en février 1986, (campagnes CIRSEN, CRODT).

implications biologiques de telles structures sont illustrées par la distribution de la biomasse phytoplanctonique (fig. 1.12). Contrairement à la situation observée sur la côte nord où la biomasse phytoplanctonique, estimée à partir des teneurs en chlorophylle, ne dépasse pas  $2 \text{ g.l}^{-1}$  et est homogène jusqu'à 150 milles de la côte, sur la côte sud on observe un maximum de biomasse ( $> 9 \text{ g.l}^{-1}$ ) dans la bordure littorale accompagné d'un second pic au niveau du talus (fig. 1.12). Une telle structure traduit l'existence d'une cellule de circulation située au-dessus du plateau continental et isolée par une zone frontale des eaux océaniques, permettant ainsi le développement du phytoplancton dans la zone côtière. Cette structure augmente le temps de résidence de la biomasse phytoplanctonique à proximité de la côte et évite la dispersion par l'advection de ces organismes vers le large. Elle permet sans doute un meilleur couplage des productions primaires et secondaires au-dessus du plateau (Binet, 1988). D'autres faits illustrant les implications biologiques de ces structures, comme la présence de nurseries, seront abordés ultérieurement.

#### **1.1.7-COMPOSITION ET ORIGINE DES MASSES D'EAUX RESURGENTES.**

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

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

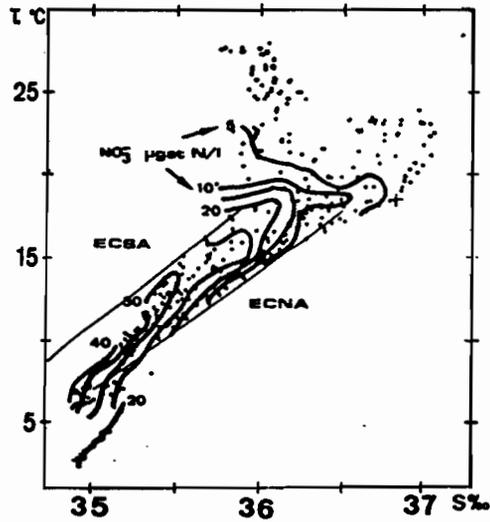


Figure 1.13 : Diagramme T/S montrant la variation de concentration en nitrate entre ECSA et ECNA, (d'après Minas et al., 1982).

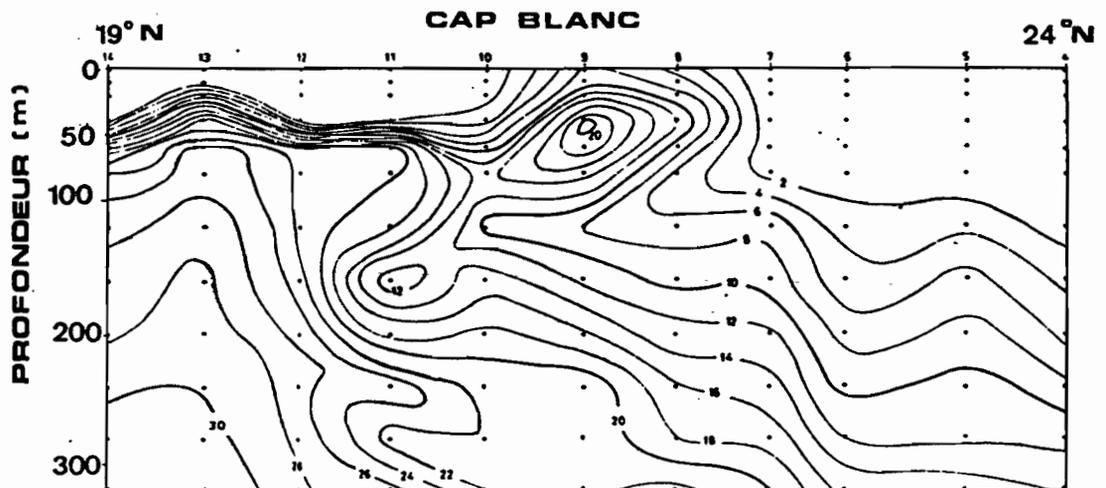


Figure 1.14 : Coupe verticale le long de la côte entre 19°N et 24°N montrant la distribution en nitrate et nitrite ( $\mu\text{.mol.l}^{-1}$ ) (d'après Llinas et al., 1985).

## 1.2-LES UPWELLINGS OUEST-AFRICAINS.

Le régime éolien de la façade atlantique du continent africain entre 30°N et 10°N est dominé par des alizés de secteur nord-est à nord-ouest. Le régime saisonnier de ces alizés est le résultat du balancement de l'anticyclone des Açores et de la migration de la Zone Inter-Tropicale de Convergence (ZITC). Au cours de l'hiver boréal, la ZITC atteint sa position la plus méridionale, les alizés s'étendent entre 10°N et 28°N. A la fin du printemps, la migration vers le nord de la ZITC accompagne celle de la zone anticyclonique des Açores, la région située au sud du Cap Blanc (20°N) est soumise en été à un régime de vent d'ouest chargés d'humidité. Au nord du Cap Blanc, les alizés se renforcent et s'étendent au delà de 30°N.

Ces alizés ont une direction sensiblement parallèle à la côte et sont à l'origine des upwellings permanents ou saisonniers qui se développent entre 10°N et 30°N.

### 1.2.1-CYCLE SAISONNIER DES UPWELLINGS OUEST-AFRICAINS ENTRE 12°N ET 30°N.

Avant d'aborder la variabilité de l'intensité des résurgences ouest-africaines observée au cours des trois dernières décennies, le cycle saisonnier de ces upwellings est rappelé. Le littoral entre 12°N et 30°N a été découpé en huit zones couvrant une surface s'étendant sur deux ou trois degrés de latitude et de 60 à 100 milles vers le large (fig. 1.15 et tab. 1.1). En chacune des ces zones l'IUC est calculé à partir des observations de vent réalisées par les bateaux marchands, de 1964 à 1988 (cf. annexe 1).

Le cycle moyen mensuel des IUC confirme les résultats présentés par Wooster et al. (1976) à partir des différences de température entre la côte et le large (fig. 1.16 et tab. 1.1). Au nord de la zone centrée sur 26°30'N (Maroc nord), l'upwelling est saisonnier et se manifeste entre les mois de mars et août ( $IUC > 1.5 \text{ m}^3\text{s}^{-1}\text{m}^{-1}$ ), c'est la période d'alizés de nord-est accompagnant la migration septentrionale de la Zone Inter-Tropicale de Convergence. Au sud de cette zone et jusqu'à 19°N (zones Maroc sud, Sahara nord, Sahara sud, Mauritanie nord), l'upwelling est quasi-permanent avec cependant un maximum d'activité au cours du printemps (Sahara sud et Mauritanie nord) ou de l'été boréal (Maroc sud et Sahara nord). Entre la zone centrée sur 17°N et jusqu'à 13°30'N (zones Mauritanie sud et Sénégal nord et sud), la résurgence se développe en hiver et au printemps où elle atteint son amplitude maximale. Les zones où les valeurs maximales d'IUC sont rencontrées ( $> 3.0 \text{ m}^3\text{s}^{-1}\text{m}^{-1}$ ) correspondent également aux régions où l'upwelling est permanent (Sahara nord et sud, Mauritanie nord). Ces résultats sont synthétisés dans le tableau 1.1.

Les autocorrélations sur les séries d'IUC désaisonnalisées (cf. annexe 1) montrent que, en dehors du signal saisonnier et mise à part la région Maroc sud pour

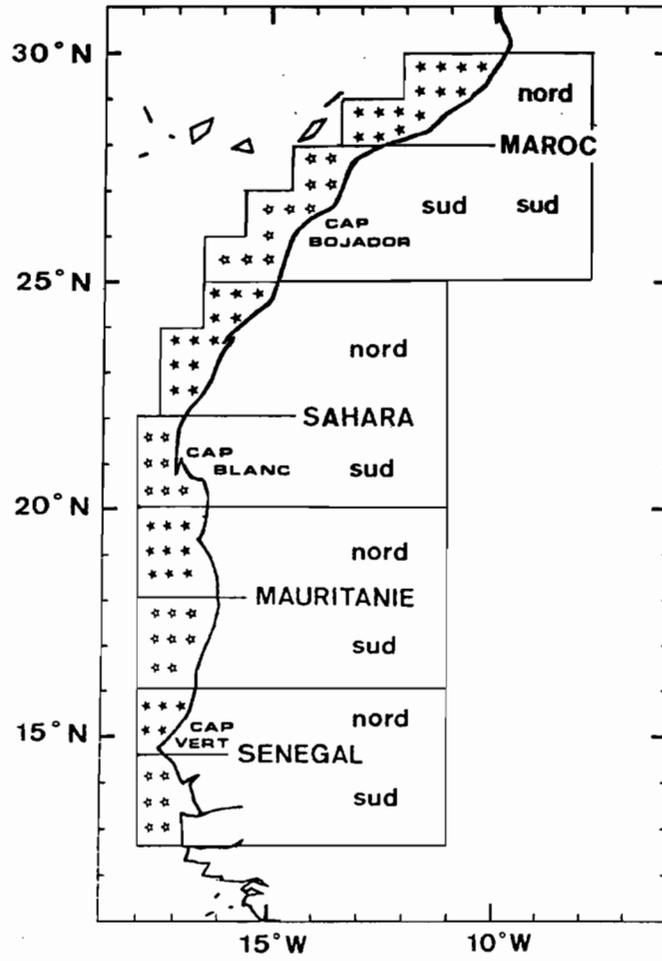


Figure 1.15 : Localisation des huit zones côtières pour lesquelles un IUC mensuel est calculé à partir des données des bateaux marchands de 1964 à 1988.

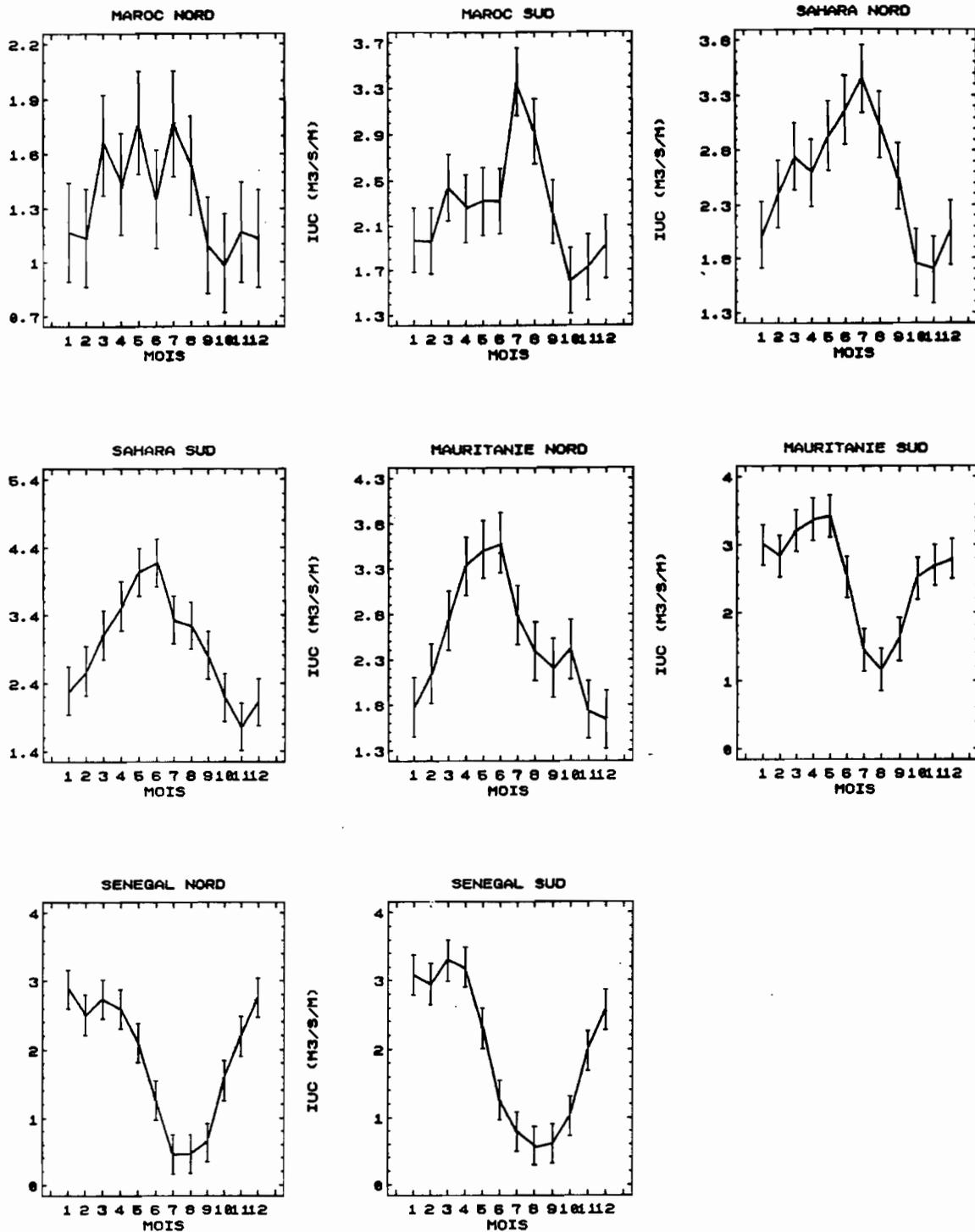


Figure 1.16 : Cycle annuel moyen et intervalle de confiance ( $p < 0.05$ ) de l'IUC ( $m^3.s^{-1}.m^{-1}$ ) entre  $12^{\circ}30'N$  et  $30^{\circ}N$ .

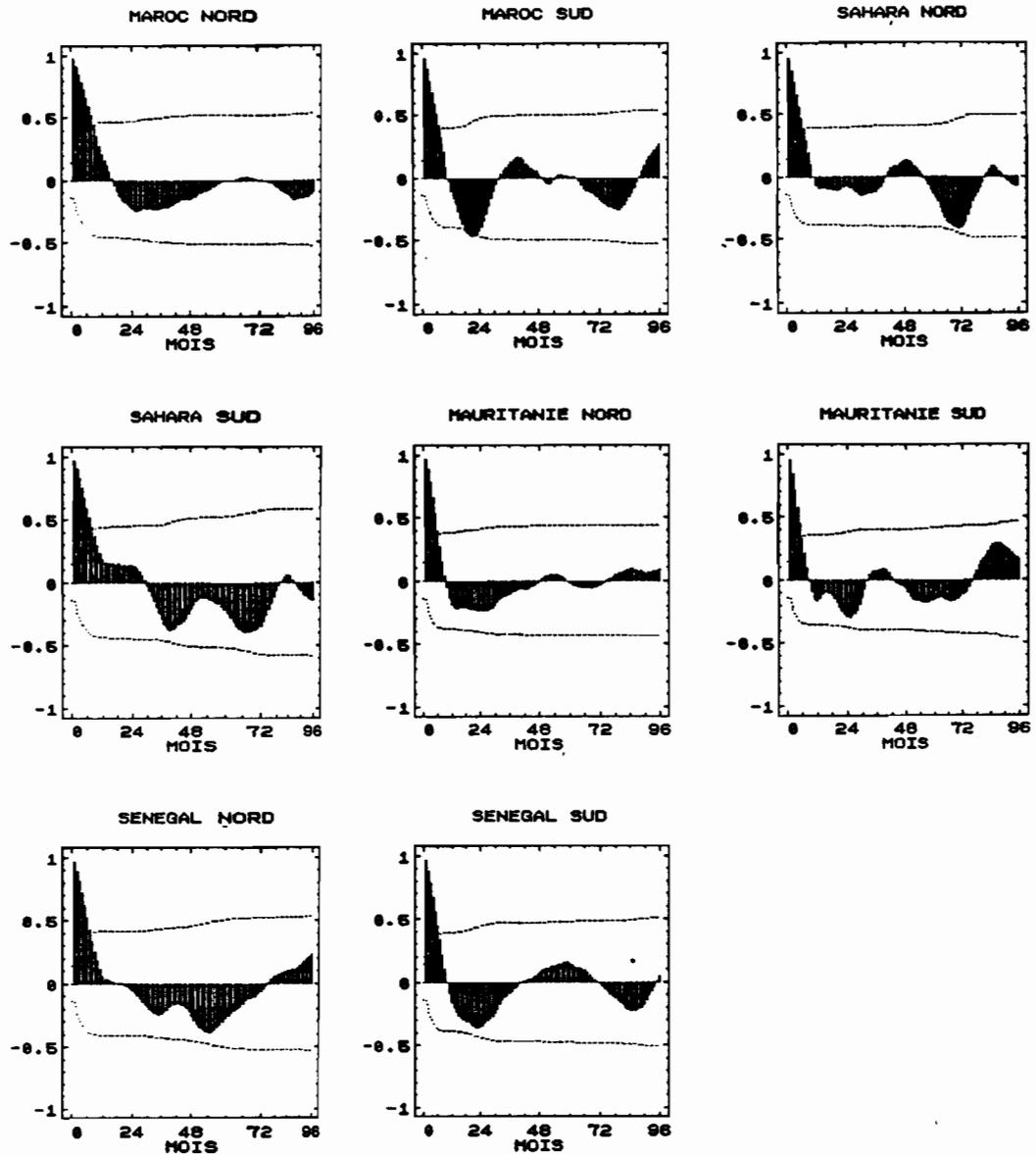


Figure 1.17 : Autocorrélations des séries mensuelles de l'IUC ( $T < 96$  mois) entre  $12^{\circ}30'N$  et  $30^{\circ}N$ .

laquelle on note un coefficient significatif pour les lags situés autour de 20 mois, aucune des séries ne semble contenir de signal périodique (fig. 1.17). Les coefficients chutent rapidement à des valeurs inférieures à 0.4 pour les lags supérieurs à 10 mois et ne dépassent pas par la suite le seuil de signification (pour les lags inférieurs à 96 mois). Ceci suggère que, en dehors de la variabilité saisonnière, aucun cycle ne peut être identifié sur la période considérée. La périodicité ( $T = 40$  mois) observée sur la série d'IUC de la région Maroc sud apparaît également sur la série de vitesse du vent, cependant cette périodicité ne correspond à notre connaissance à aucun signal déjà identifié.

### 1.2.2-CHRONOLOGIE DES UPWELLINGS OUEST-AFRICAINS DE 1964 A 1988.

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

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

L'existence de tendances différentes d'une zone à l'autre (linéaire au Sénégal et au nord de  $28^{\circ}\text{N}$ , en forme de dôme dans les autres zones) semble exclure l'hypothèse d'un artefact dû aux méthodes d'observation (type d'anémomètre, taille des bateaux, ...) car les mêmes bateaux traversent chacune des zones. La comparaison des données bateaux marchands avec celles des stations côtières des aéroports montre des points communs entre ces différentes séries : forte activité des upwellings dans les années soixante-dix suivie d'une période de plus faible activité pendant la décennie quatre-

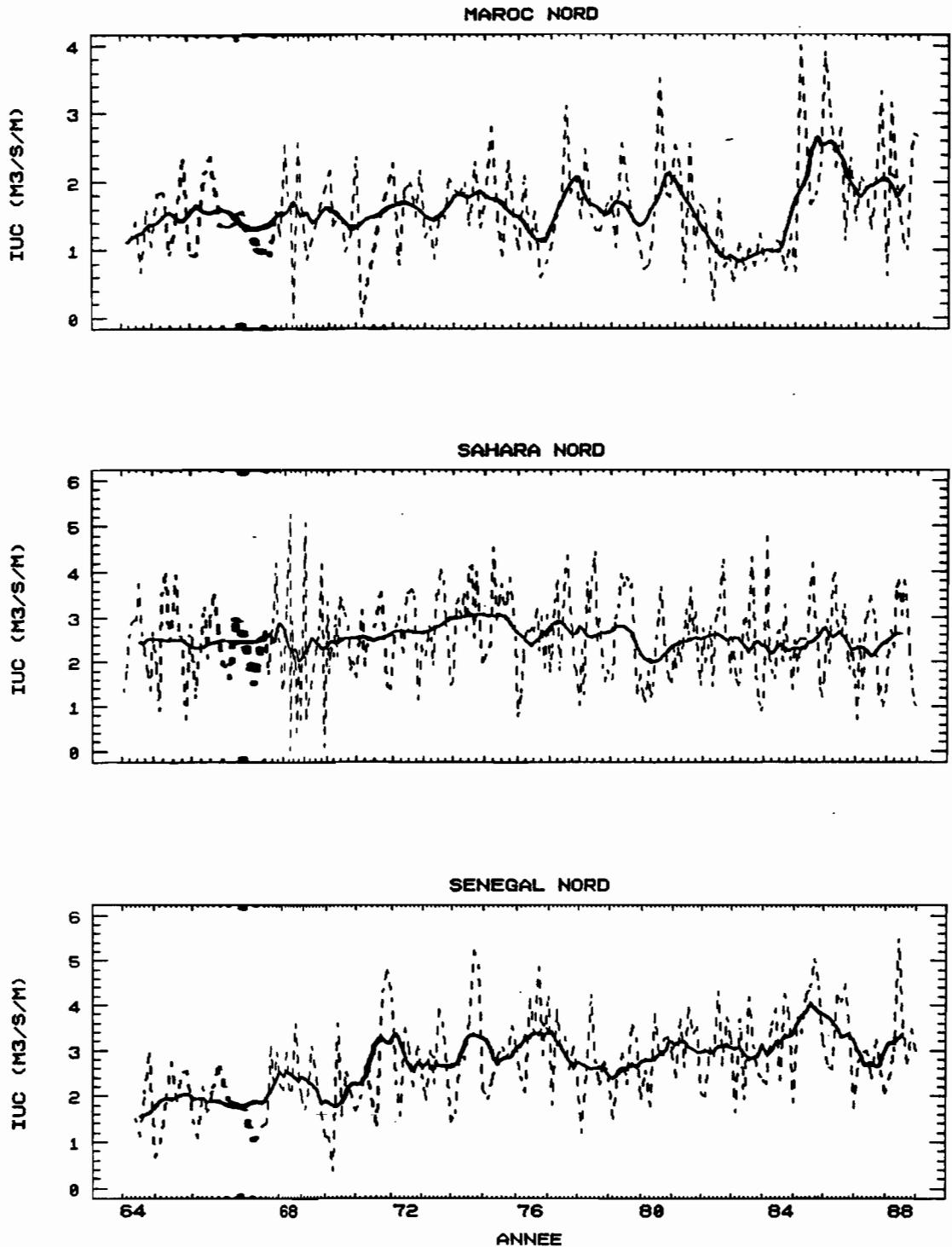


Figure 1.18 : Exemple de l'évolution entre 1964 et 1988 de l'IUC ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ ) par mois (données brutes, trait pointillé) et de la variabilité interannuelle (série désaisonnalisée par une moyenne mobile, trait plein) pour les zones Maroc Nord, Sahara Nord et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

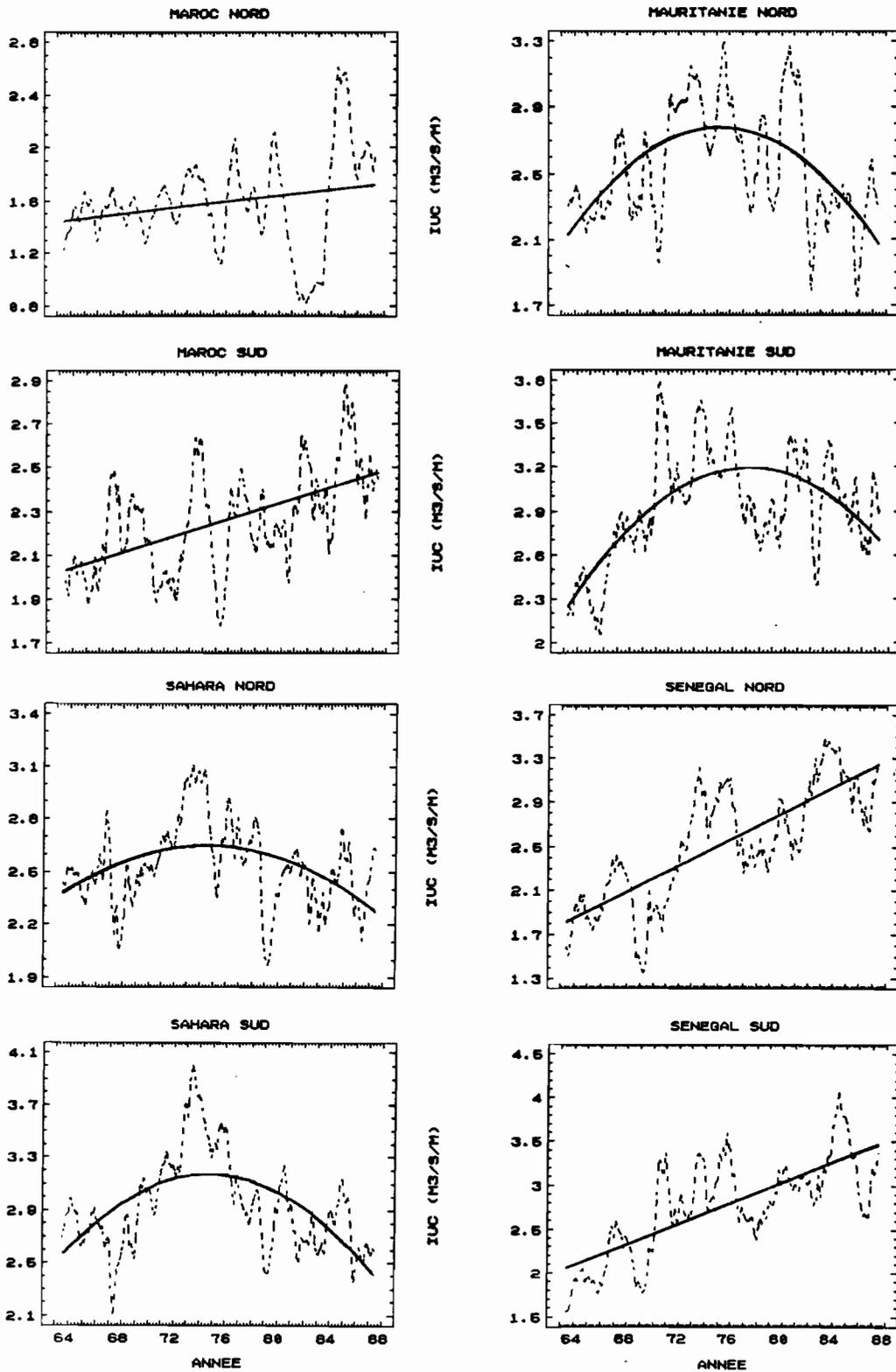


Figure 1.19 : Variabilité interannuelle de l'IUC ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) (série désaisonnalisée par une moyenne mobile, trait pointillé) et tendance (ajustement par un polynôme de degré un ou deux, trait plein) de 1964 à 1988 entre  $12^{\circ}30'N$  et  $30^{\circ}N$ .

vingt (Teisson, 1982; Arfi, 1985; Roy, 1989). Il semble donc qu'on puisse accorder une certaine validité à ces résultats.

Bakun (1990) attribue à l'effet de serre (augmentation du  $\text{CO}_2$  atmosphérique) ce renforcement des upwellings qui serait le résultat d'une intensification du vent méridien dû à un accroissement du gradient de pression atmosphérique entre les zones de basses pressions continentales et les zones océaniques. Cette hypothèse ne permet cependant pas de rendre compte de l'évolution des IUC observée entre  $16^\circ\text{N}$  et  $25^\circ\text{N}$  depuis la fin des années quatre-vingt. Une analyse plus détaillée de la dynamique de la circulation atmosphérique serait nécessaire pour tenter de rendre compte de ces phénomènes.

### 1.2.3-VITESSE DU VENT ET INTENSITE DE L'UPWELLING : DEUX FACTEURS LIMITANTS.

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

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

Au Sénégal (zone Sénégal sud), l'intensité de l'IUC en saison d'upwelling se situe entre  $2.0 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$  et  $3.2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$  avec des vitesses de vent restant inférieures à  $6.5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Par contre au Maroc (zone Maroc nord) pendant la période d'activité de la résurgence, bien que l'IUC ne dépasse pas  $1.8 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ , la vitesse du vent se situe entre  $7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  et  $8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Au Sahara où l'upwelling est permanent, la vitesse du vent oscille entre  $5.8$  et  $8.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .

L'intervalle entre  $6$  et  $7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  est considéré comme une valeur seuil du vent : au delà de cette limite les facteurs régulant la dynamique du phytoplancton ne sont plus d'origine biologique, le brassage par le vent étant alors le

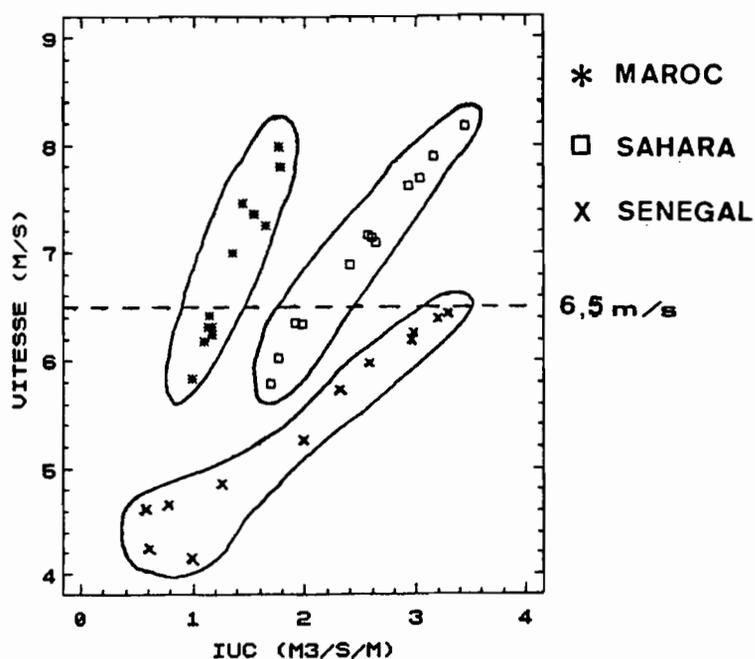


Figure 1.20 : Relation entre la vitesse moyenne du vent ( $\text{m.s}^{-1}$ ) par mois et l'IUC ( $\text{m}^3.\text{s}^{-1}.\text{m}^{-1}$ ) mensuel pour les zones Maroc nord, Sahara nord, Sénégal sud (moyenne 1964-1988).

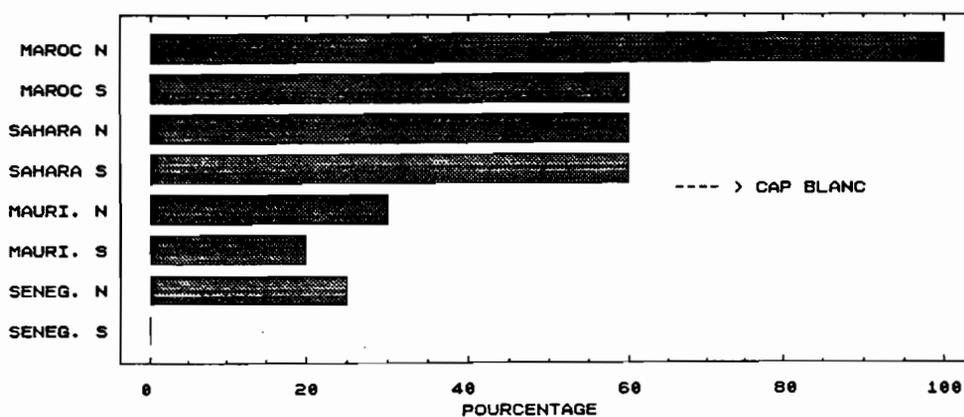


Figure 1.21 : Rapport, exprimé en %, entre le nombre de mois pendant lesquels la vitesse du vent est supérieure à  $7 \text{ m.s}^{-1}$  pendant la saison d'upwelling et la durée (exprimée en mois) de cet upwelling entre  $12^{\circ}30'N$  et  $30^{\circ}N$ .

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

#### **1.2.4-L'EFFET ANTAGONISTE DU VENT SUR LA PRODUCTION BIOLOGIQUE.**

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

#### **1.2.5-UN CAS PARTICULIER : L'UPWELLING IVOIRO-GHANEEN.**

La dynamique de l'upwelling ivoiro-ghanéen se distingue de celle des upwellings de la façade est de l'Afrique de l'Ouest. En effet, le vent n'est pas le moteur principal de cette résurgence (Houghton, 1976; Bakun, 1978). Différentes

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

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

## CONCLUSION.

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

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

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

La dynamique des ressources renouvelables, notamment celle des stocks de poissons pélagiques côtiers, est étroitement associée à celle des facteurs environnementaux tels que l'intensité et la variabilité saisonnière ou interannuelle des résurgences, les aspects de la production primaire et secondaire, ainsi que les caractéristiques hydrodynamiques de ces régions (Cushing, 1982; Bakun et Parrish, 1980; Sissenwine, 1984; Lasker 1985; Fréon, 1988; Cury, 1989). Dans la suite de cet exposé, un essai de synthèse des effets de l'environnement marin et de la variabilité climatique en Afrique de l'Ouest sur la dynamique des stocks pélagiques côtiers sera envisagé à partir d'exemples illustrant les liens étroits entre l'environnement et la ressource.

ZONES	CALENDRIER	INTERVALLE $m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$	LATITUDE MOYENNE
MAROC NORD	Mars - Août	1.35 1.77	29°N
MAROC SUD	Permanent	1.61 2.93	26°30'N
SAHARA NORD	Permanent	1.70 3.45	23°30'N
SAHARA SUD	Permanent	1.76 4.17	21°N
MAURITANIE NORD	Permanent	1.64 3.59	19°N
MAURITANIE SUD	Oct. à juin	1.60 3.43	17°N
SENEGAL NORD	Déc. à mai	1.54 2.88	15°20'N
SENEGAL SUD	Déc. à mai	1.98 3.29	13°30'N

Tableau 1.1 : calendrier des upwellings, amplitude de variation de l'IUC ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$ ) et latitude moyenne des huit zones considérées.

zone	y = a + b*t + c*t <sup>2</sup> paramètres (*) et erreur standard		
MAROC NORD	a = 1.4 (0.1)	b = 2.0E-3 (0.7E-3)	
MAROC SUD	a = 2.0 (0.02)	b = 1.6E-3 (0.1E-3)	
SAHARA NORD	a = 2.4 (0.1)	b = 4.2E-3 (0.6E-3)	c = -1.6E-5 (0.2E-5)
SAHARA SUD	a = 2.6 (0.1)	b = 9.0E-3 (0.8E-3)	c = -3.3E-5 (0.3E-5)
MAURITANIE NORD	a = 2.1 (0.1)	b = 9.2E-3 (0.8E-3)	c = -3.2E-5 (0.3E-5)
MAURITANIE SUD	a = 2.2 (0.1)	b = 1.5E-3 (0.1E-3)	c = -6.0E-5 (0.5E-5)
SENEGAL NORD	a = 1.8 (0.1)	b = 8.5E-3 (0.5E-3)	
SENEGAL SUD	a = 2.1 (0.1)	b = 8.3E-3 (0.6E-3)	
(*) significatifs pour p < 0.01)			

Tableau 1.2 : Paramètres de l'équation de la tendance et erreur type (entre parenthèses) pour les huit séries d'IUC entre 1964 et 1988.

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

Tableau 1.3: Cycle moyen par mois de l'IUC (m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>.m<sup>-1</sup>) le long de la côte ouest-africaine.

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

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



**CHAPITRE 2**

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

## INTRODUCTION

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

### 2.1-LA MIGRATION DU THIOF (*EPINEPHELUS AENEUS*) AU SENEGAL : INFLUENCE DES UPWELLINGS SENEGALAIS ET MAURITANIENS (1).

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

L'installation de la saison froide et de l'upwelling au Sénégal à partir du mois de décembre s'accompagne de l'afflux de nombreuses espèces à affinité saharienne (espèces d'eaux froides). Les eaux tropicales chaudes et dessalées sont repoussées au large et le plateau continental est alors colonisé par de nombreuses espèces pélagiques (sardinelles, chinchards, maquereaux) et démersales issues de l'upwelling mauritanien (Boely et al., 1978; Samba et Laloë, à paraître). C'est la pleine saison de pêche, l'activité de la pêche artisanale et industrielle s'intensifie tout le long de la côte. Le succès de ces activités dépend de plusieurs facteurs : durée de la présence des espèces dans la zone, intensité des migrations, conditions environnementales favorisant ou non la pêche.

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

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

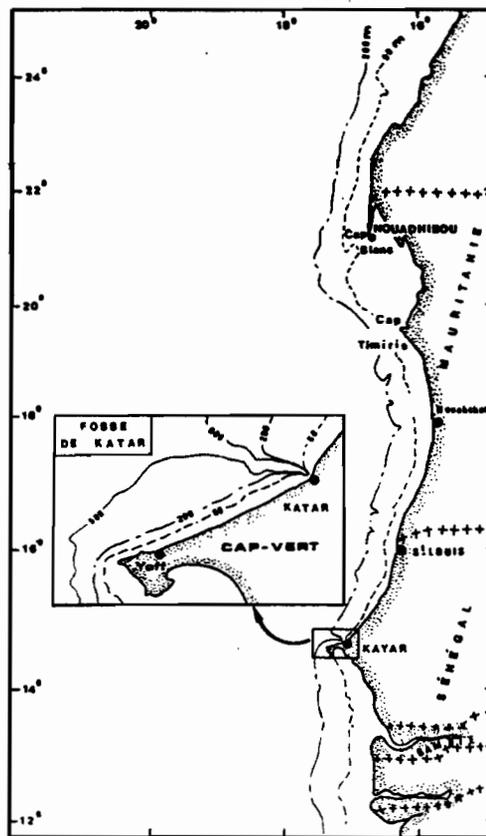


Figure 2.1 : Topographie de la côte entre Le Cap Blanc et le Sénégal.

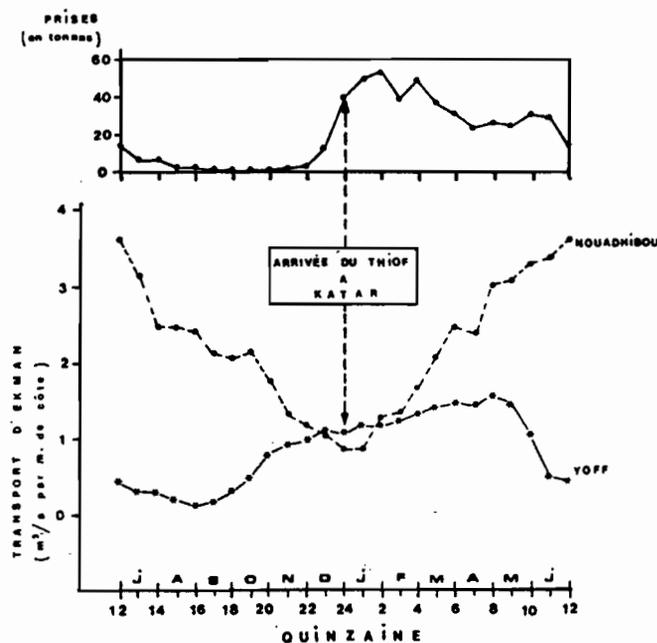


Figure 2.2 : Cycle moyen de l'IUC ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ ) par mois (moyenne 1964-1984) à Nouadhibou (Cap Blanc) et Yoff (Cap-Vert). Prises moyennes de thiof (tonnes) par quinzaine à Kayar durant la même période.

### 2.1.1-DETERMINISME DE LA MIGRATION.

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

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

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

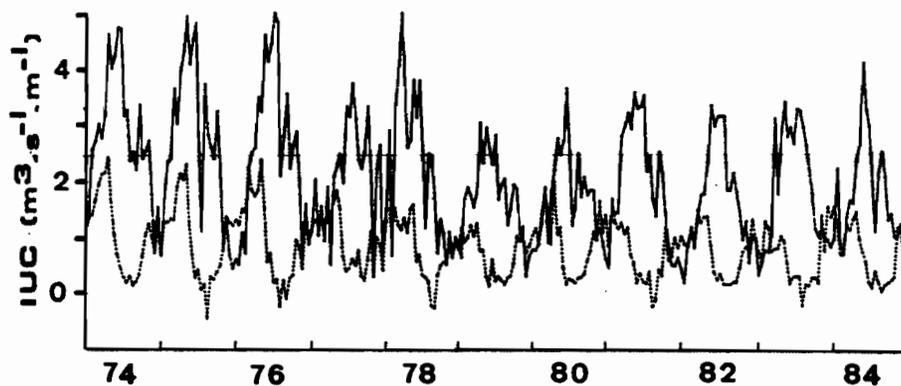


Figure 2.3 : IUC ( $\text{m}^3.\text{s}^{-1}.\text{m}^{-1}$ ) par quinzaine de 1974 à 1984 à Yoff (trait pointillé) et Nouadhibou (trait plein).

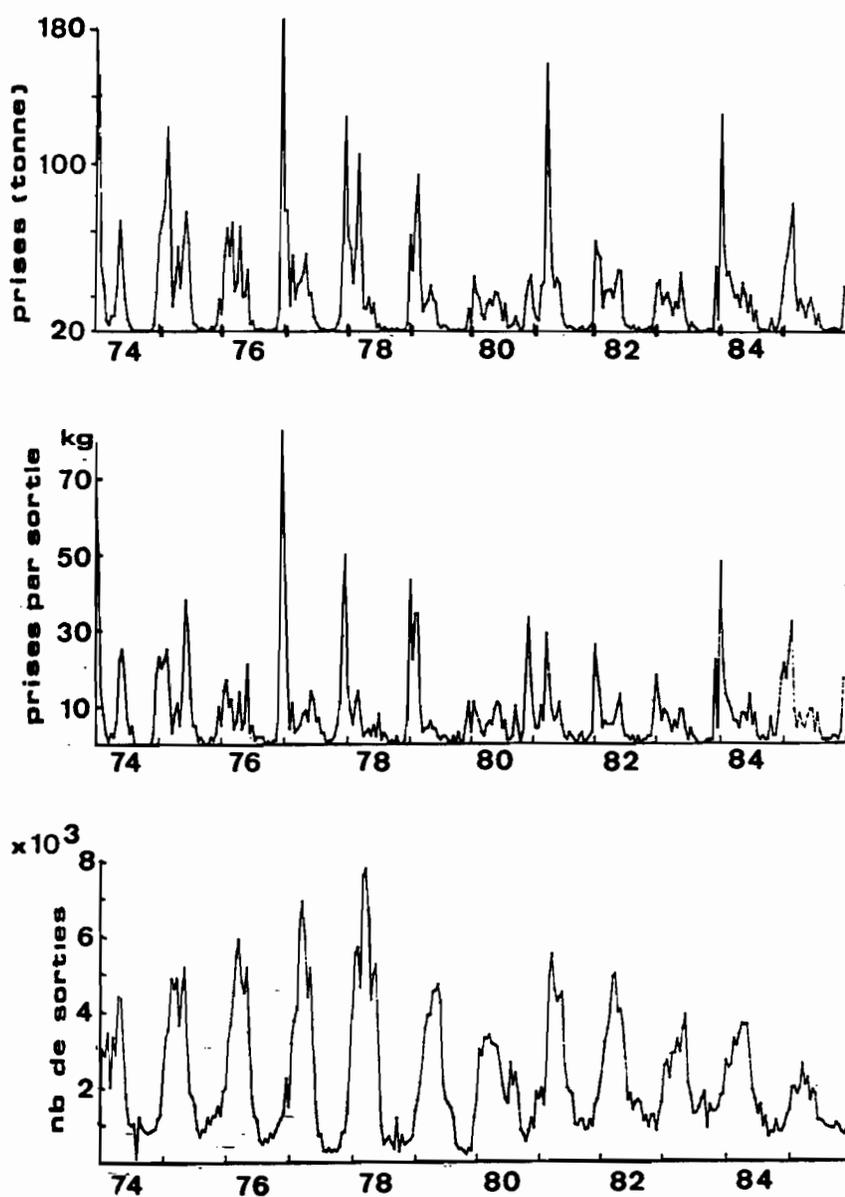


Figure 2.4 : Prises de thiof (tonnes), prises par sorties (kg.) et effort (nombre de sorties) de la pêche artisanale à Kayar, de 1974 à 1985.

## 2.1.2-LA REPONSE AUX FLUCTUATIONS CLIMATIQUES.

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

### 2.1.2.1-CALENDRIER DE LA SAISON DE PECHE.

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

### 2.1.2.2-INTENSITE DE LA MIGRATION.

La moyenne des prises par sortie d'octobre à juin permet d'estimer l'abondance apparente du thiof dans la zone kayaroise. En supposant que la pêche exploite de façon intensive les poissons présents dans la zone, on peut en première approximation considérer que ce paramètre est un indicateur de l'intensité du flux migratoire. La relation entre les moyennes annuelles des prises par sortie et celles de l'intensité de l'upwelling est en forme de dôme (fig. 2.6). L'abondance apparente et donc l'intensité du flux migratoire serait proportionnelle, jusqu'à un certain seuil, à l'intensité de l'upwelling. Au delà de cette valeur limite, on observe une chute de l'abondance apparente dans la zone. Ces observations sont en accord avec l'hypothèse de l'influence des facteurs trophiques sur le déterminisme de la migration. L'existence d'une plage optimale (upwelling d'intensité moyenne) pour laquelle les facteurs environnementaux maximisent la production est un fait observé à de nombreuses reprises (Huntsman et Barber, 1977; Barber et Smith, 1981) et confirmé par la

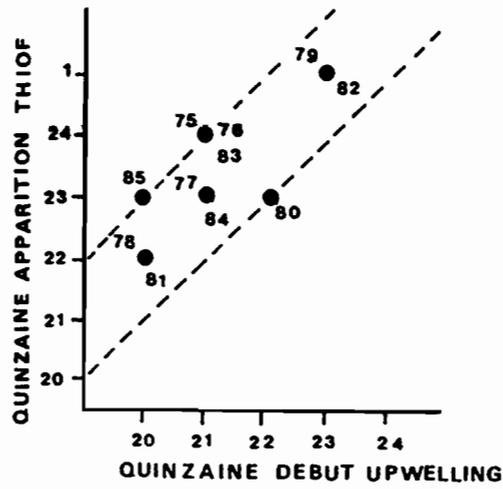


Figure 2.5 : Quinzaine d'apparition du thiof et quinzaine du déclenchement de l'upwelling à Kayar.

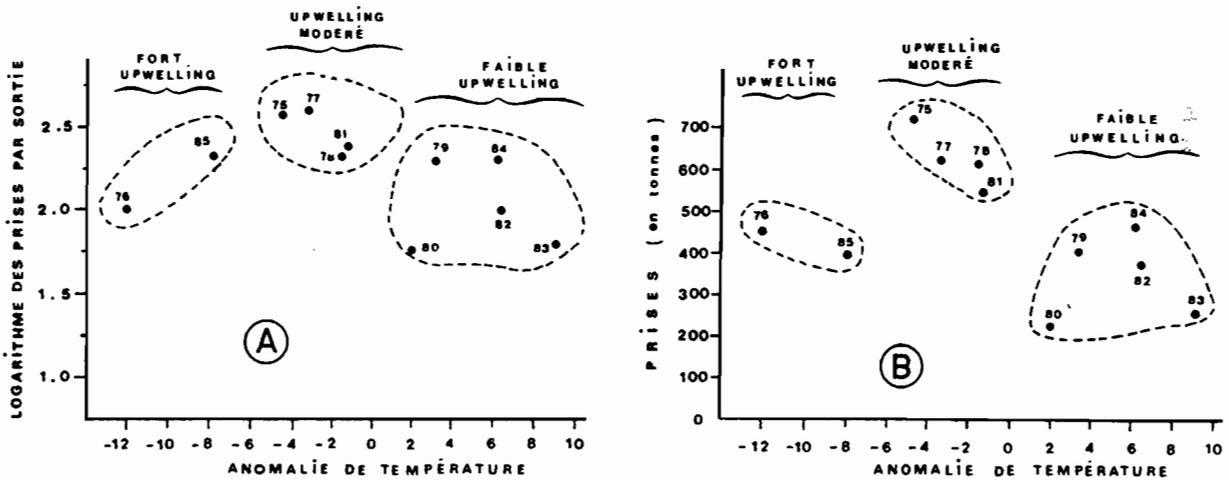


Figure 2.6 : Prises par sorties et prises de thiof à Kayar en fonction de l'intensité des upwellings de 1975 à 1984.

modélisation (Walsh, 1975). Le seuil pour lequel l'abondance apparente du thiof est maximale correspondrait alors aux upwellings pour lesquels le développement de la chaîne trophique est optimale. D'autres facteurs peuvent également affecter les rendements dans les upwellings de forte intensité : des vents trop forts peuvent diminuer l'efficacité de la pêche, une dérive rapide des eaux froides vers le large va disperser et éloigner les zones de forte productivité en dehors de la zone côtière, ceci entraînant une diminution de la disponibilité du poisson pour la pêche artisanale.

### **2.1.3-LA MIGRATION DU THIOF : LA REPONSE A UN PROCESSUS.**

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

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

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

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

L'écosystème côtier ivoiro-ghanéen est original à plus d'un titre (cf. chapitre 1). Deux saisons d'upwellings, l'une de faible intensité en début d'année et la seconde d'amplitude

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

plus importante au cours de l'été boréal, contribuent à accroître la production biologique de cet écosystème de façon **significative par rapport aux régions avoisinantes**. Que le vent ne soit pas le seul facteur responsable de l'upwelling, la faiblesse relative des vents, la proximité de l'équateur, l'ensemble de ces caractéristiques en font une région particulièrement intéressante pour l'étude de la réponse des stocks aux fluctuations environnementales.

### 2.2.1-LA PECHERIE IVOIRIENNE.

La pêche industrielle basée à Abidjan, composée de petits senneurs, exploite depuis le début des années 1960 le stock de pélagiques côtiers de Côte d'Ivoire (Chaboud et Deme, à paraître) (fig. 2.7). Les prises sont composées en majeure partie de sardinelles (*Sardinella aurita* et *S. maderensis*), viennent ensuite le pelon (*Brachydeuterus auritus*), le maquereau (*Scomber japonicus*) et les divers (*Carangidae*, *Engraulidae* et *Scombridae*) (fig. 2.8). Depuis que les statistiques sur cette pêche sont disponibles, l'exploitation a été marquée par des fluctuations extrêmement importantes des débarquements (tab. 2.2), et notamment par une quasi disparition des prises de *S. aurita* entre 1973 et 1975 (voir à ce propos Binet, 1982). Une analyse des relations entre PUE et effort de pêche indiquent que les variations d'abondance et des prises des espèces pélagiques de Côte d'Ivoire ne peuvent être décrites de façon satisfaisante en utilisant uniquement l'effort de pêche comme variable explicative (fig. 2.9). Ces lacunes de la "théorie des pêches" classique pour décrire les fluctuations des stocks pélagiques soulignent la nécessité d'une approche nouvelle, intégrant d'autres mécanismes, d'autres processus pour décrire l'évolution des prises (Sharp et Csirke, 1983; Troadec, 1989). La prise en compte de la variabilité naturelle des écosystèmes, négligée jusqu'alors, apparaît indispensable pour analyser ces ressources fluctuantes, même en l'absence de pêche (Soutar et Isaacs, 1969). Concernant la pêche ivoirienne, ces remarques nous ont conduit à introduire dans un modèle dit global, analysant les captures en fonction de l'effort, une composante climatique suivant la démarche proposée par Fréon (1984) et Fréon (à paraître). Il est en effet légitime de penser que la pêche et l'abondance des espèces pélagiques en Côte d'Ivoire, espèces à vie courte et capturées essentiellement, jusqu'aux années quatre-vingt, pendant l'upwelling, sont particulièrement sensibles aux fluctuations de l'environnement.

### 2.2.2-CHOIX D'UN MODELE ET DES VARIABLES.

Le modèle exponentiel (Fox, 1970) est retenu car il fournit des niveaux d'abondance non nuls pour des efforts élevés, ce qui se justifie dans le cadre d'une approche plurispécifique. Un terme linéaire rajouté à ce modèle permet de prendre en compte la dépendance de la biomasse vis-à-vis des facteurs environnementaux. Dans cette nouvelle expression du modèle, la part de la variabilité des PUE induite par l'environnement varie en fonction des niveaux d'effort (fig. 2.10). Elle diminue quand le taux d'exploitation

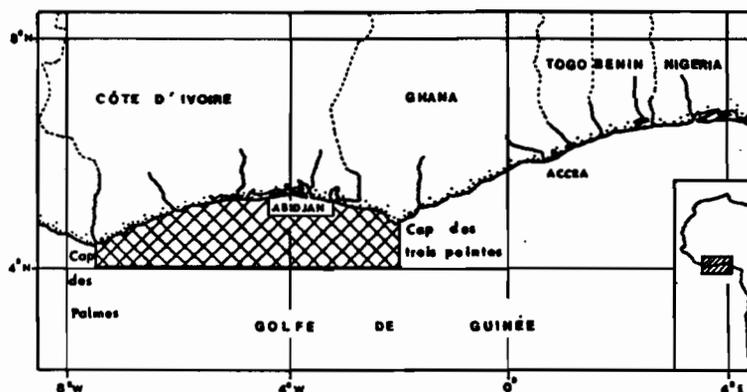


Figure 2.7 : Carte du littoral de la Côte d'Ivoire.

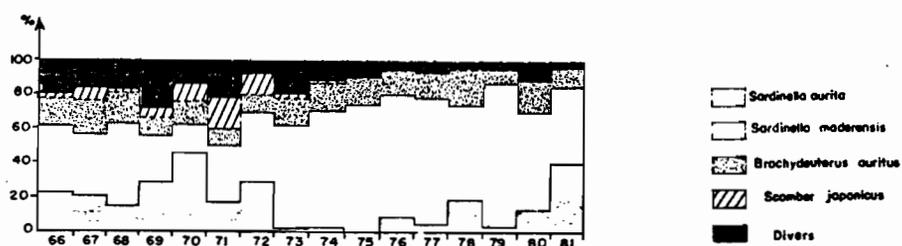


Figure 2.8 : Composition (en %) par espèces des captures annuelles de la pêcherie ivoirienne de 1966 à 1981.

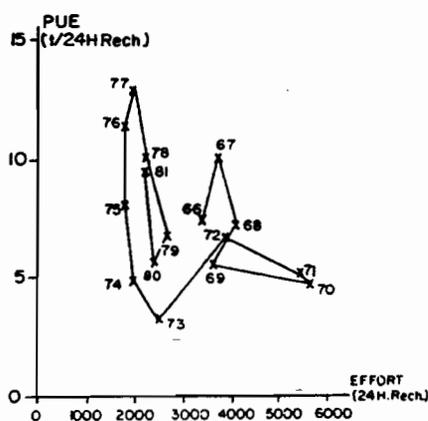


Figure 2.9 : Relations entre les PUE annuelles (t/24h de recherche) des espèces pélagiques côtières et l'effort de pêche (24h de recherche) de la flottille des senneurs abidjanais.

augmente, c'est un comportement qui paraît vraisemblable, le facteur pêche devenant le paramètre dominant. Ce modèle exclut bien évidemment les situations extrêmes telles qu'une exploitation intensive associée à des mauvaises conditions climatiques, situation qui peut alors conduire à un effondrement du stock.

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

Le recrutement des petits pélagiques côtiers, très variable d'une année à l'autre, est fortement influencé par les facteurs environnementaux lors du développement des stades larvaires (Cushing, 1982; Sharp 1980; Lasker, 1985). Les lieux et les périodes de pontes des sardinelles en Côte d'Ivoire correspondent approximativement aux zones et aux périodes d'upwelling. Il a par ailleurs été observé que l'abondance des larves était fonction de l'intensité des upwellings (FAO, 1980). Un upwelling fort permettrait d'assurer des conditions optimales pour le recrutement d'une classe d'âge, à l'inverse une résurgence de faible intensité serait un facteur limitant. *S. aurita* est recrutée à l'âge d'un an, il semblerait également que les autres espèces soient recrutées tôt, vers un an, l'exploitation se poursuivant sur une ou deux classes d'âge. Ces faits conduisent à prendre en compte l'effet de l'environnement sur le recrutement, et amènent à intégrer dans le modèle les conditions environnementales de l'année précédant la pêche afin de tenir compte du décalage entre la reproduction et le recrutement.

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

### 2.2.3-INTERPRETATION DES RESULTATS DU MODELE.

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

L'effort de pêche a lui seul explique une faible part de la variabilité des rendements (fig. 2.11-a), un bien

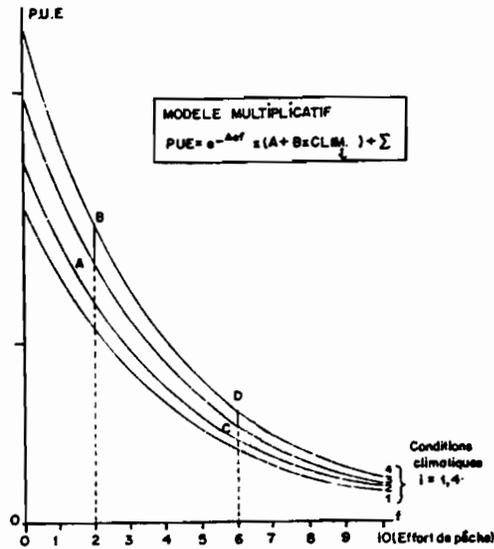


Figure 2.10 : Schéma théorique de l'évolution des PUE en fonction de l'effort de pêche pour quatre situations climatiques différentes.

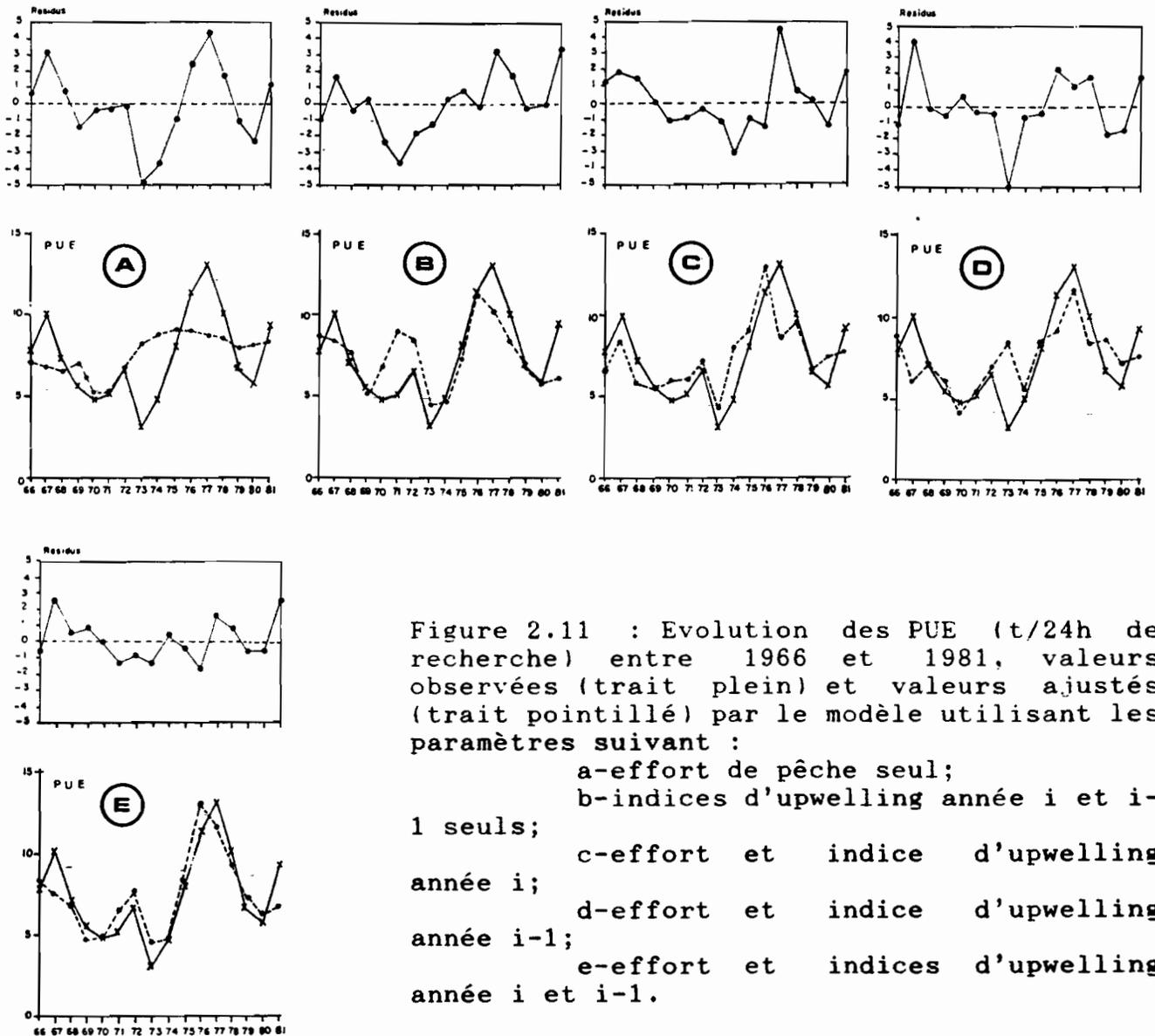


Figure 2.11 : Evolution des PUE (t/24h de recherche) entre 1966 et 1981, valeurs observées (trait plein) et valeurs ajustés (trait pointillé) par le modèle utilisant les paramètres suivant :

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

meilleur ajustement est obtenu en ne prenant en compte que les paramètres d'environnement (fig. 2.11-b).

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

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

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

-Ils mettent en évidence la part prépondérante des processus environnementaux pour expliquer la dynamique temporelle de la pêcherie ivoirienne de petits pélagiques.

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

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

Ce modèle ne prétend pas à partir d'une analyse aussi globale démontrer les mécanismes de l'impact des upwellings et de la pêche sur l'exploitation des stocks. Il a permis cependant de mettre en évidence et de confirmer l'effet de processus connus comme susceptibles d'avoir un impact sur le rendement des pêcheries. La prise en compte du succès du

recrutement est sans doute le résultat le plus significatif pour des ressources aussi sensibles aux fluctuations climatiques que sont les pélagiques côtiers. La corrélation positive entre intensité de l'upwelling et le recrutement a d'autre part été confirmée par une analyse plus détaillée de ce processus (cf. chapitre 3).

## **2.3-LES CHANGEMENTS INTERVENUS DEPUIS LES ANNEES 1980 : L'EXPLOSION DE LA POPULATION DE *S. AURITA* EN COTE D'IVOIRE.**

### **2.3.1-LES FAITS.**

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

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

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

le caractère exceptionnel du recouvrement de *S. aurita* en Côte d'Ivoire.

### 2.3.2-L'HYPOTHESE D'UNE MODIFICATION DE LA CIRCULATION.

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

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

### 2.3.3-UNE SECONDE HYPOTHESE : L'INTENSIFICATION DES UPWELLINGS.

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

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

cette résurgence, il nous est apparu intéressant de rechercher une éventuelle modification du régime des vents dont on peut estimer les effets sur la résurgence en calculant un IUC (cf. chapitre 1).

Un IUC mensuel couvrant la période 1964-1988 est calculé en suivant la procédure décrite en annexe 1. La zone considérée s'étend du Cap des Palmes jusqu'à 3°W et de 3°N à la côte. Deux séries ont été construites, l'une correspondant à la Petite Saison Froide (PSF, janvier à mars), la seconde à la Grande Saison Froide (GSF, juin à septembre). Chacune de ces séries est ensuite filtrée pour éliminer le signal saisonnier et la tendance est estimée par un ajustement avec un polynôme de degré un ou deux. Un traitement identique a été appliqué à la série de vitesse de vent en GSF.

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

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

Le modèle global intégrant des paramètres climatiques que nous avons proposé s'avère inapte à décrire cette nouvelle situation. Les changements qualitatifs observés dans les populations depuis les années quatre-vingt suggèrent que l'écosystème, dans son ensemble, s'est transformé. Il est alors évident que ce modèle, calibré sur des données antérieures, ne peut rendre compte de ces changements. Cependant, la

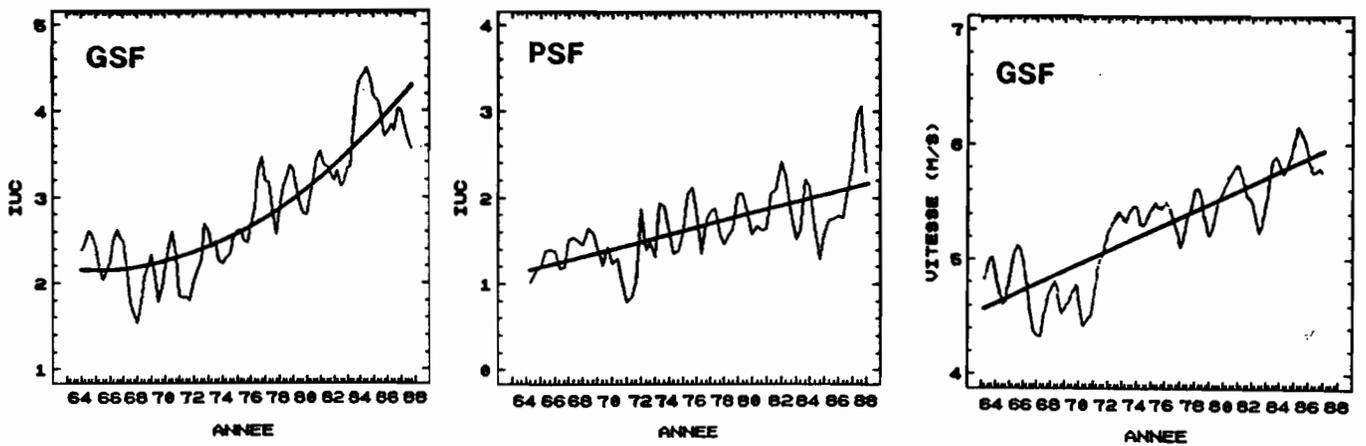


Figure 2.12 : Séries d'IUC ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ ) et de vent ( $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) par mois, filtrées de la variabilité saisonnière, et tendance de 1964 à 1988 pour la PSF et la GSF devant la Côte d'Ivoire.

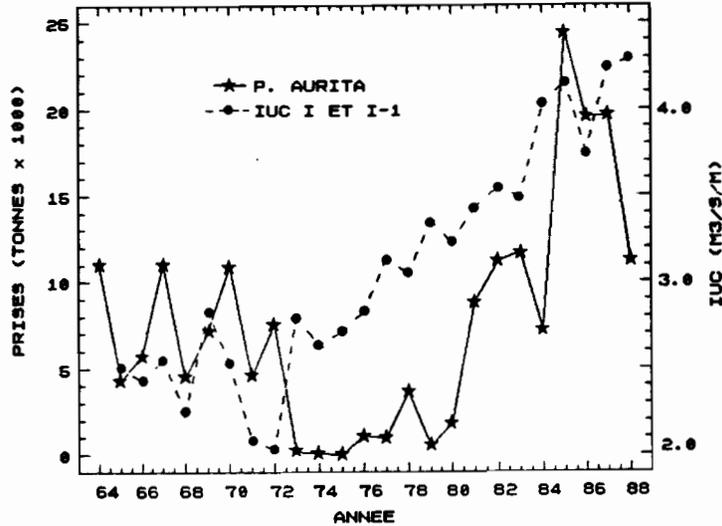


Figure 2.13 : Prises de *S. aurita* (tonnes  $\times 10^3$ ) en Côte d'Ivoire et moyenne des indices d'upwelling (PSF et GSF) de l'année en cours et de l'année précédente, de 1964 à 1988.

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

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

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

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

Il faut cependant noter que cette hypothèse conduit à l'établissement d'un schéma de circulation différent de celui sur lequel s'appuie l'hypothèse de Binet et al. (*op. cit.*). En effet d'après les observations réalisées dans les upwellings de la façade ouest-africaine, une intensification de la composante parallèle à la côte du transport d'Ekman entraîne généralement une modification de la structure verticale des courants, le sous-courant ayant tendance à s'éloigner vers le large et à disparaître des petits fonds (Smith, 1981; Rébert, 1983; Mittelstaedt, 1983). Une telle situation se traduirait en Côte d'Ivoire par une intensification de la circulation vers l'est, à l'inverse du schéma proposé par Binet et al. (*op. cit.*). Le déplacement du coeur de l'upwelling vers l'est pendant la GSF depuis le début des années quatre-vingt (Arfi et al., à paraître) ne peut être expliqué par nos observations. L'upwelling ivoiro-ghanéen étant le résultat d'interactions complexes entre différents mécanismes physiques (cf. chapitre 1), qu'un seul facteur ne puisse expliquer l'ensemble des

changements observés dans la dynamique des résurgences paraît cependant concevable.

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

## 2.4-CONCLUSION

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

Parmi les modèles bâtis, certains d'entre eux se sont avérés robustes à l'épreuve du temps, et leur validité a pu être étendue à d'autres espèces. Par contre, d'autres s'avèrent incapables de décrire le système sur la période récente. Une analyse erronée ne semble pas être la cause de cet échec, une transformation de l'ensemble de l'écosystème semble plutôt devoir être envisagée. Face à ces problèmes, on pourrait alors être tenté de considérer ces recherches comme peu valorisantes. De telles considérations ont été récemment évoquées par Walters et Coolie (1988) pour mettre en doute l'intérêt de poursuivre de telles recherches. A ces arguments, on peut opposer l'intérêt qu'offrent aux scientifiques ces modèles comme outils de compréhension de la dynamique d'un système. Sans une connaissance des processus contrôlant la dynamique d'une pêcherie et face aux questions posées par les changements climatiques à grande échelle qui semblent se dessiner pour les prochaines décennies, la recherche sera démunie pour tenter d'évaluer l'impact de ces changements. Nous ne prétendons pas

pouvoir à l'heure actuelle offrir des certitudes quant au devenir des ressources face aux bouleversements climatiques qui s'annoncent, ces connaissances offrent cependant la possibilité de choisir parmi les nombreux scénarios possibles, ceux qui paraissent les plus probables.

année	quinz. arrivée	Temp. q.- 2	Temp. q.-1	Temp. q
1975	24	20.8	21.0	20.0
1976	24	20.0	19.2	20.0
1977	23	23.9	23.8	19.0
1978	22	23.9	24.1	21.8
1979	1	22.0	19.2	19.0
1980	23	25.2	22.0	22.2
1981	22	23.5	22.4	22.3
1982	1	23.2	20.8	19.3
1983	24	23.8	20.1	18.3
1984	23	26.2	24.3	22.5
1985	23	24.0	22.1	19.8

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

année	prises totales	S. mader.	S. aurita	B. auritus	S. japoni.	divers	effort	PUE
1966	23468	9346	5258	3662	341	4816	3420	7,73
1967	34457	12253	7506	6712	2356	5631	3746	10,13
1968	29100	14012	4296	5225	582	4985	4073	7,34
1969	23652	6382	6732	2769	1064	6706	3616	5,59
1970	26886	5991	10908	3603	2652	6733	5716	4,78
1971	28743	9227	4932	2789	5241	6554	5484	5,4
1972	28564	11518	8381	3086	3513	2066	3930	6,69
1973	9146	5539	181	1395	217	1813	2483	3,20
1974	11095	7610	268	1859	61	1296	2024	4,94
1975	11568	8637	10	1860	1	1060	1768	8,11
1976	17434	12407	1506	2582	11	928	1824	11,40
1977	24605	18335	1046	3635	0	1483	2003	13,07
1978	20826	11598	3795	1480	6	947	2200	10,18
1979	19301	15566	445	1356	0	924	2681	6,85
1980	14543	8421	1811	2661	0	1650	2409	5,75
1981	21932	9879	8775	2431	7	1073	2207	9,43

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

année	indus.	artis.	année	indus.	artis.
1963	500	-	1976	1049	-
1964	10900	-	1977	937	-
1965	4300	-	1978	3629	-
1966	5774	-	1979	454	1265
1967	11022	-	1980	1927	908
1968	4433	-	1981	8782	1515
1969	7115	-	1982	11207	6200
1970	10911	-	1983	11681	15356
1971	4471	-	1984	7168	12043
1972	7560	-	1985	24387	18500
1973	181	-	1986	19510	20000
1974	45	-	1987	19609	14000
1975	9	-	1988	11300	5968

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

## CHAPITRE 3

UNE FENETRE ENVIRONNEMENTALE OPTIMALE POUR LE  
RECRUTEMENT DES ESPECES PELAGIQUES COTIERES  
DANS LES ZONES D'UPWELLING (\*).

---

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

## INTRODUCTION

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

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

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

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

L'hypothèse de la coïncidence est fondée sur une contrainte alimentaire : le succès du recrutement serait assuré quand la production de larves coïncide avec celle de leurs proies. Pour Lasker, la contrainte ne serait pas la quantité de nourriture produite mais sa disponibilité : des vents trop forts engendrent des turbulences qui désagrègent les essaims de plancton, faisant ainsi descendre leur densité au dessous du seuil minimal pour assurer la survie larvaire. Cette hypothèse, faisant intervenir la notion de stabilité dans les couches

superficielles, met en oeuvre un processus physique, bien que la nourriture soit également le facteur permettant ou non la survie des larves.

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

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

-pour des upwellings faibles à modérés dans lesquels le brassage par le vent ne dépasse pas une certaine limite, l'accroissement de la production primaire et secondaire résultant d'une intensification de la résurgence, permettrait d'accroître la survie larvaire. Recrutement et upwelling seraient positivement corrélés. La production de nourriture serait alors le facteur limitant;

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

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

### **3.2-VALIDATION DU SCHEMA THEORIQUE.**

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

Cet algorithme calcule par itérations successives et de façon empirique, les transformations à appliquer à une variable dépendante et à des variables explicatives de façon à maximiser

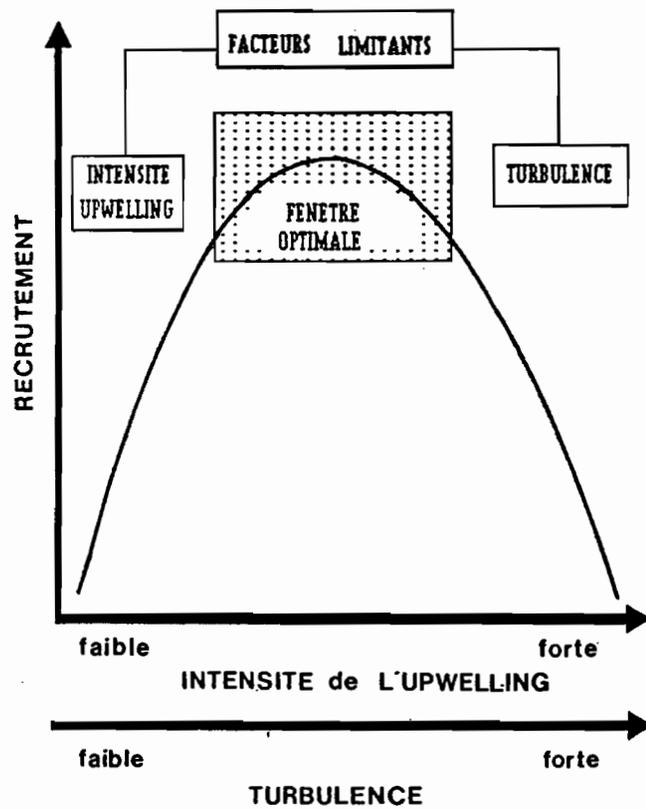


Figure 3.1: Schéma théorique de la relation entre le succès du recrutement des pélagiques côtiers et l'intensité des upwellings.

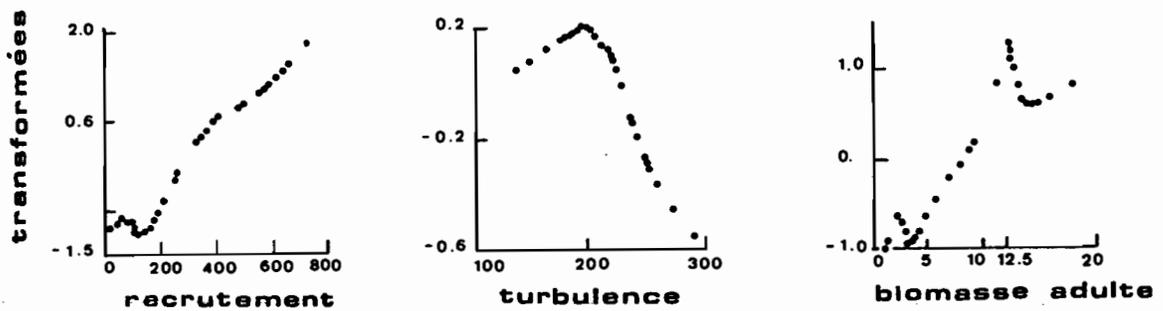


Figure 3.2: Transformations optimales du recrutement (nb. de recrues  $\cdot 10^9$ ), de la turbulence ( $m^3 \cdot s^{-3}$ ) et de la biomasse d'adultes ( $t \cdot 10^6$ ), pour l'anchois du Pérou.

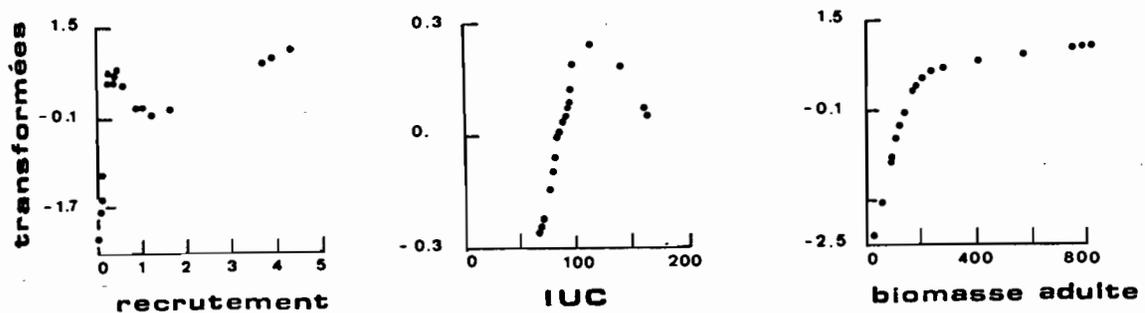


Figure 3.3: Transformations optimales du recrutement (nb. de recrues  $\cdot 10^9$ ), de l'indice d'upwelling ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100m^{-1}$ ) et de la biomasse d'adultes ( $t \cdot 10^3$ ), pour la sardine du Pacifique.

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

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

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

La validité du schéma théorique est testée à l'aide de cet outil statistique dans trois des principales régions d'upwelling mondiales pour lesquelles les données des pêcheries pélagiques sont accessibles. La pêcherie sud-africaine n'a pu être traitée, faute de données.

#### **3.3.1-L'ANCHOIS DU PEROU.**

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

---

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

étroitement corrélés; l'introduction de ce paramètre n'améliore pas l'ajustement.

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

### 3.3.2-LA SARDINE DU PACIFIQUE.

Cette analyse est basée sur les données de MacCall (1979) concernant la biomasse d'adultes (poissons âgés de 2 ans et plus) de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax caerulea*) et le recrutement (classe d'âge de 2 ans) calculé par une analyse de cohorte. Un indice d'upwelling annuel est calculé à partir des données mensuelles d'intensité de l'upwelling à la latitude de Monterey (Bakun, 1973). Les transformations ont été calculées en associant l'indice d'upwelling et la biomasse d'une année avec le recrutement dont cette biomasse est issue, c'est à dire l'indice de recrutement estimé deux ans auparavant.

La transformation du recrutement (fig. 3.3) présente une forte pente positive pour les faibles valeurs, suivie d'une légère décroissance et croît à nouveau de façon linéaire pour les valeurs supérieures à  $1.0 \times 10^9$ . La transformation de l'indice d'upwelling est en forme de dôme avec un point d'inflexion autour de  $120 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1} \cdot 100\text{m}^{-1}$  (fig. 3.3), cette valeur correspond à une composante de vent parallèle à la côte d'environ  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . La transformée de la biomasse montre une forme très proche d'une relation stock-recrutement de Beverton et Holt (fig. 3.3). Ce modèle permet d'expliquer 87% de la variance du recrutement. Ces résultats peuvent être interprétés de la manière suivante :

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

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

### 3.3.3-LES STOCKS OUEST-AFRICAINS.

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

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

Les transformations permettent d'expliquer 21% de la variance observée dans le recrutement. La prise en compte de la biomasse d'adulte (non disponible) aurait sans doute permis d'accroître de façon significative la part de la variance expliquée. La transformée du recrutement à l'allure d'une transformation logarithmique (fig. 3.4). Celle de la turbulence est en forme de dôme, avec un point d'inflexion situé autour de  $120 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ , ce qui correspond à une vitesse de vent voisine de  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (fig. 3.4).

### 3.4-"5-6 M.S-1" : UNE "FENETRE ENVIRONNEMENTALE OPTIMALE" POUR LE RECRUTEMENT.

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

Parrish et al. (1983) ont souligné l'importance du transport vers le large (composante normale à la côte du transport d'Ekman) dans les upwellings, une trop forte dérive pouvant entraîner une dispersion des larves et être préjudiciable pour le recrutement. La vitesse du vent et l'intensité de ce transport étant étroitement corrélés (cf. chapitre 1), il est difficile de séparer les effets de ce processus de celui également néfaste de la turbulence.

Cependant, l'existence d'une valeur optimale de vent, commune aux différentes régions et quelque soit la latitude, permet de penser que le brassage par le vent est sans doute le facteur dominant. En effet, si la contribution du transport d'Ekman était prédominante, sa variation, pour des vitesses de vent identiques, entre des régions situées à des latitudes différentes, n'aurait pu conduire à la mise en évidence d'une valeur de vent optimale commune à l'ensemble des zones. D'autre part, les espèces pélagiques ont pour la plupart développé des stratégies de reproduction visant à éviter les zones caractérisées par une dérive importante vers le large (cf. chapitre 4).

Une vitesse de vent de 5-6 m.s<sup>-1</sup> a une signification physique et biologique. Concernant la dynamique des couches superficielles de l'océan, 5 m.s<sup>-1</sup> est considérée comme la valeur à partir de laquelle la tension du vent exerce un mélange significatif au sein de la colonne d'eau (Kullenberg, 1976, 1978). D'un point de vue biologique, 5 m.s<sup>-1</sup> est aussi une valeur seuil à partir de laquelle le brassage par le vent désagrège les essaims de plancton (Therriault et Platt, 1981, Demers et al., 1987). Ces auteurs ont montré que si la vitesse du vent dépasse ce seuil, le brassage des couches superficielles devient le facteur dominant de la variabilité des essaims de plancton. Au dessous de ce seuil, cette variabilité serait le reflet de processus biologiques. L'existence d'une valeur de vent située autour de 5-6 m.s<sup>-1</sup>, optimale pour le recrutement, est donc en accord avec la dynamique que l'on observe au niveau du plancton qui constitue la nourriture des larves.

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

## CONCLUSION

Dans un article abordant les relations entre l'intensité des upwelling et l'abondance des populations de pélagiques côtiers, Dickson et al. (1988) s'interrogeaient sur la signification des corrélations, parfois positives et parfois négatives, entre ces deux facteurs. L'hypothèse de la "fenêtre environnementale optimale" suggère que dans les régions où la vitesse du vent ne dépasse pas le seuil optimal, intensité de l'upwelling et succès du recrutement seraient positivement corrélés; dans les régions caractérisées par des vents forts, la corrélation serait inversée. Dans les zones où le régime des vents oscille autour de la valeur optimale, la corrélation

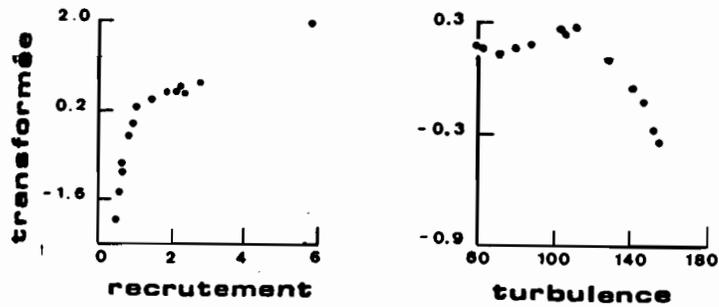


Figure 3.4: Transformations optimales du recrutement ( $t.jour^{-1}$ ) et de la turbulence ( $m^3.s^{-3}$ ) pour la sardine du Maroc.

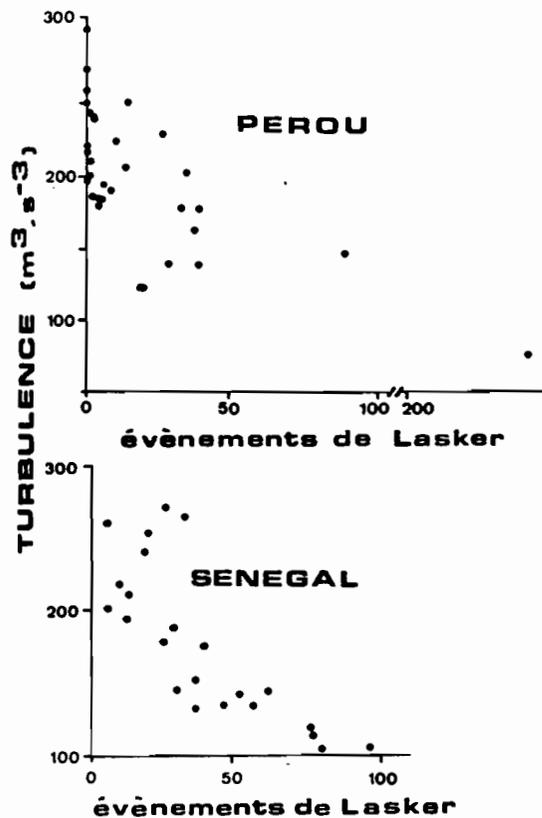


Figure 3.5: Relation entre l'indice annuel de la turbulence ( $m^3.s^{-3}$ ) et l'occurrence des "événements de Lasker" au Pérou et au Sénégal (d'après Mendelsohn et Mendo, 1987 et les données de la station météorologique de Dakar-Yoff). Le nombre "d'événements de Lasker" est le nombre de périodes de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

entre ces deux paramètres serait tantôt positive, tantôt négative. Le schéma théorique que nous proposons semble pouvoir rendre compte d'une relation entre l'environnement et le recrutement qui serait différente d'une région à l'autre ou d'une époque à l'autre, répondant ainsi aux interrogations soulevées par Dickson et al. (1988).

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

CHAPITRE 4

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

---

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

## INTRODUCTION

Il est communément admis que les animaux possèdent une stratégie de reproduction optimale permettant de maximiser la survie de leur progéniture (Taylor et Taylor, 1979; Potts et Wootton, 1984). Chez de nombreuses espèces et en particulier pour les espèces pélagiques côtières, le stade larvaire est particulièrement sensible aux fluctuations du milieu (cf. chapitre 3). La survie des larves lors de cette phase critique détermine l'importance des classes d'âge ultérieures (Hjort, 1913). Les stratégies spatio-temporelles de la reproduction des poissons pélagiques, comme celles d'autres espèces côtières, peuvent résulter d'une adaptation à certains facteurs environnementaux permettant d'optimiser la survie larvaire (Garcia, 1977; Fréon, 1988). L'étude comparative, dans différents milieux, de la dynamique spatio-temporelle de la reproduction d'espèces voisines permet d'identifier le rôle joué par certaines variables climatiques clé (Parrish et al., 1983).

En Afrique de l'Ouest, les upwellings saisonniers ou permanents modifient profondément les conditions trophiques des écosystèmes côtiers (Dessier, 1981; Minas et al., 1982; Binet, 1983). A l'échelle saisonnière, se succèdent des périodes de forts enrichissements caractérisées par une production intense et des périodes où la production est fortement ralentie. Du Maroc au Sénégal le moteur des upwellings est le vent; cependant, une variabilité importante de l'intensité des résurgences existe d'une région à l'autre (cf. chapitre 1). Devant les côtes ivoiro-ghanéennes et les côtes congo-angolaises, des ondes internes générées dans la partie ouest de l'Atlantique tropical sont en partie responsables du refroidissement observé à la côte (O'Brien et al., 1978; Servain et al., 1982).

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

### 4.1-LOCALISATION DES ZONES DE REPRODUCTION.

#### 4.1.2-LES FAITS.

Les zones de reproduction des clupéidés sont assez bien identifiées le long des côtes ouest-africaines (fig. 4.1). Elles ne sont pas uniformément réparties à l'intérieur des zones d'upwelling (Boëly et Fréon, 1979). Devant la côte marocaine, trois zones de reproduction ont été localisées, elles se situent entre Larache et Casablanca (36°N à 32°N), entre le Cap Ghir et El Ayoun (30°N à 27°N) (Belvèze, 1984) et

entre le Cap Bojador et le Cap Barbas (26°N à 22°N) (Conand, 1975; Domanevsky et Barkova, 1976). Dans la zone sénégalomauritanienne, les reproductions massives se situent sur le banc d'Arguin au sud du Cap Blanc (18°30'N à 21°N) et du sud de la péninsule du Cap Vert jusqu'au littoral de la Sierra Leone (8°N à 14°30'N) (Conand, 1977; Boëly et al., 1982). En Côte d'Ivoire et au Ghana il semble que la reproduction de *S. maderensis* et *S. aurita* soit mieux répartie spatialement bien que dans certaines zones on observe de plus fortes concentrations de larves. Dans la zone ivoiro-ghanéenne les principales aires de ponte de *S. aurita* sont situées entre 0° et 2° W à l'est du Cap des Trois Pointes (ORSTOM/FRU, 1976), dans une zone où le plateau continental s'élargit. Au Congo et en Angola les informations disponibles ne permettent pas de localiser de façon précise les zones de ponte.

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

#### 4.1.2-INTERPRETATION.

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

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

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

-sur un plateau large et en présence d'un contre-courant sub-superficiel, le transfert de la production

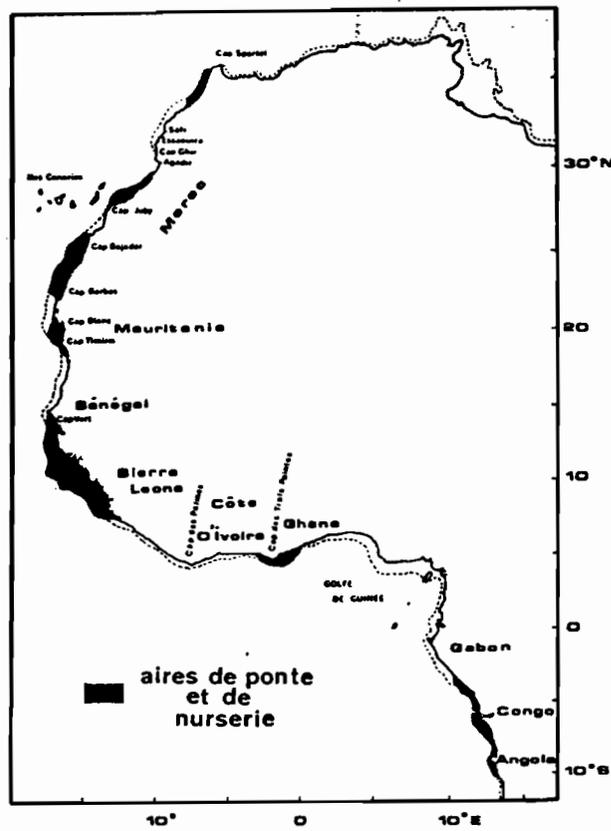


Figure 4.1: Répartition des principales aires de ponte et de nurseries des sardines (*Sardina pilchardus*) et sardinelles (*Sardinella aurita* et *maderensis*) le long des côtes ouest-africaines.

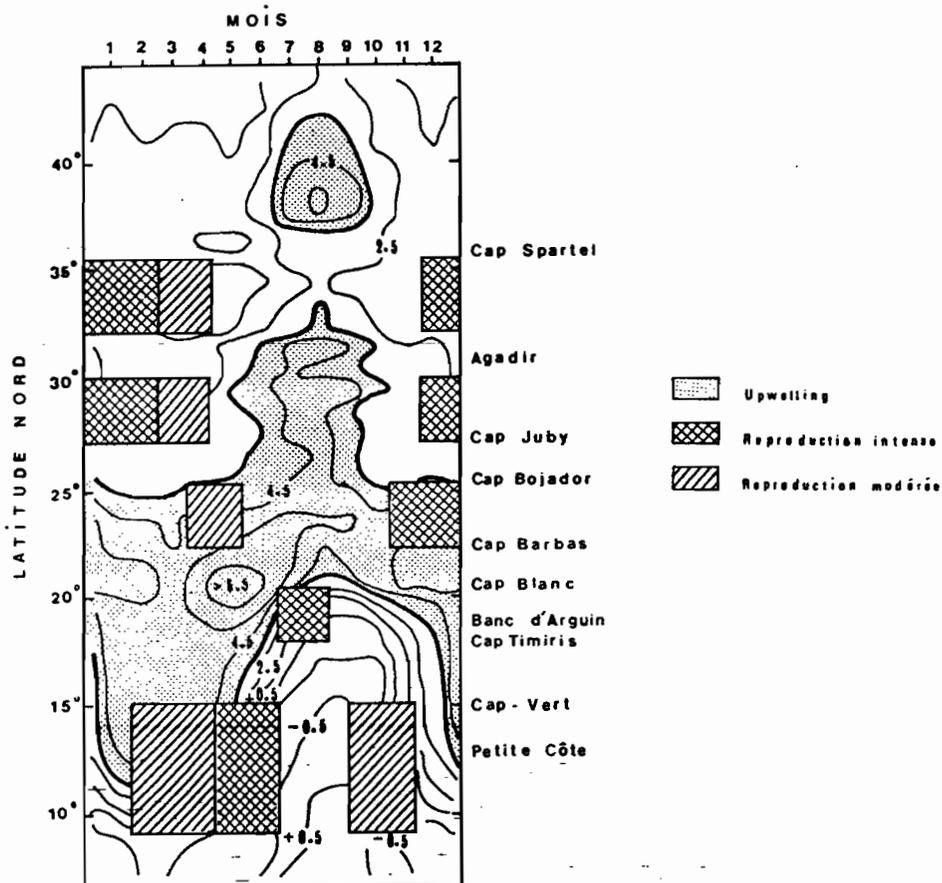


Figure 4.2: Evolution spatio-temporelle des upwellings représentée par les différences de température entre la côte et le large (d'après Wooster et al., 1976) et des principales aires et périodes de reproduction des sardines et sardinelles dans l'Atlantique Est, entre 5° et 45° Nord.

vers l'échelon secondaire se fera plus rapidement et à moindre distance de la côte permettant ainsi de maintenir une biomasse importante dans la zone littorale (Binet, 1988). Ces structures sont favorables à l'alimentation des larves (Binet, 1988).

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

Dans les écosystèmes où les upwellings sont générés par le vent (upwelling au sens d'Ekman), la présence d'une baie ou un changement d'orientation de la côte créent localement des discontinuités et atténuent le transport vers le large. Entre 20 et 25° nord, l'upwelling est permanent mais présente des disparités locales. Dans cette zone la nursery s'est établie entre le Cap Bojador et le Cap Barbas où l'intensité de l'upwelling présente un minimum local du fait de l'orientation de la côte. La nursery du Banc d'Arguin, située au sud du Cap Blanc, est également une zone où la dérive des eaux superficielles est atténuée par un plateau continental étendu et par la présence d'une baie peu profonde protégée des vents dominants. Ces particularités topographiques créent des situations favorables à la reproduction, les larves ne sont pas dispersées en dehors des zones côtières et elles disposent de plus de temps pour effectuer leur développement (FAO, 1985; Binet 1988).

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

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

## 4.2-DYNAMIQUE TEMPORELLE DE LA REPRODUCTION.

### 4.2.1-LES FAITS.

Les espèces pélagiques côtières de l'ouest-africain se reproduisent toute l'année avec cependant des pontes saisonnières intenses. Entre le Cap Spartel et le Cap Juby (fig. 4.2), la saison de ponte de *S. pilchardus* a lieu principalement en hiver et secondairement au printemps (Furnestin et Furnestin, 1959; Belvèze et Erzini, 1983). Au large du Sahara (fig. 4.2), entre le Cap Bojador et le Cap Barbas, la ponte principale se situe d'octobre à décembre, une ponte secondaire a lieu en avril-mai (FAO, 1985). Dans la zone sénégal-mauritanienne (fig. 4.2), la reproduction des deux espèces de sardinelles (*S. aurita* et *S. maderensis*) est assez étalée sur un cycle annuel (Boëly et al., 1982). Au Sud du Cap-Vert, les observations menées au cours des années soixante-dix ont permis d'identifier deux périodes d'intense reproduction. La ponte principale a lieu de février à juin (avec un maximum en mai-juin) et une seconde ponte est observée de septembre à novembre (Fréon, 1988). A partir du mois de juin, les adultes quittent la zone sénégalaise et migrent vers le Nord jusqu'au Banc d'Arguin où une ponte est observée en juillet-août (Boëly et al., 1982). Dans la zone ivoiro-ghanéenne (fig. 4.3), la reproduction de *S. aurita* est maximale au cours des deux saisons d'upwelling en janvier-février et en juillet-août (ORSTOM/FRU, 1976). La ponte de *S. maderensis* est plus étalée au cours de l'année. Dans la zone congo-angolaise, le schéma de la reproduction de ces deux espèces est identique à celui de la côte d'Ivoire et du Ghana: la reproduction de *S. aurita* est maximale en mai-juin et celle de *S. maderensis* est étalée au cours de l'année avec cependant une intensification au cours des deux saisons d'upwelling (fig. 4.3) (Gheno et Fontana, 1981).

Une différence apparaît entre les stratégies adoptées face à la dynamique des upwellings dans les zones situées sur la façade ouest du continent africain et celles du Golfe de Guinée. Dans le premier cas, du Maroc au Sénégal, la période de reproduction la plus intense se produit en dehors de la phase d'activité ou pendant la période de relaxation de l'upwelling : au nord du Maroc, la reproduction a lieu en hiver et au début du printemps, devant la côte du Sahara elle a lieu d'octobre à décembre et dans la zone sénégal-mauritanienne, elle semble continue du printemps à l'été mais se déplace du sud vers le nord en suivant la phase de décroissance de l'upwelling (Fréon, 1988). Par contre, dans le Golfe de Guinée, les périodes d'intense reproduction coïncident avec les saisons d'upwelling.

### 4.2.2-INTERPRETATION.

Ces différences observées dans le calendrier de la reproduction de mêmes espèces peuvent paraître surprenantes. Aux latitudes élevées où les vents sont en général plus forts qu'aux basses latitudes la reproduction est décalée par rapport

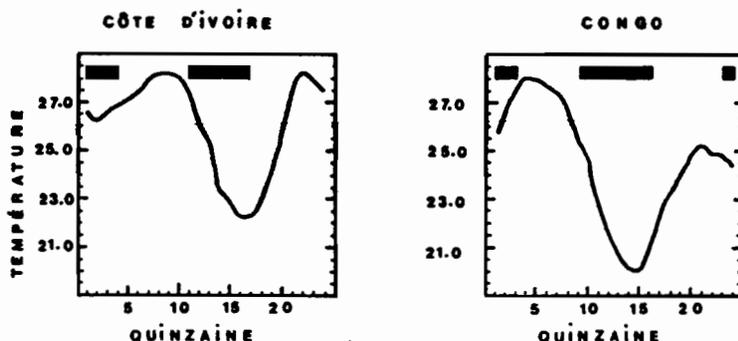


Figure 4.3: Cycle moyen annuel de la température de surface aux stations côtières de Côte d'Ivoire (Abidjan) et du Congo (Pointe Noire) et périodes d'intense reproduction des sardinelles.

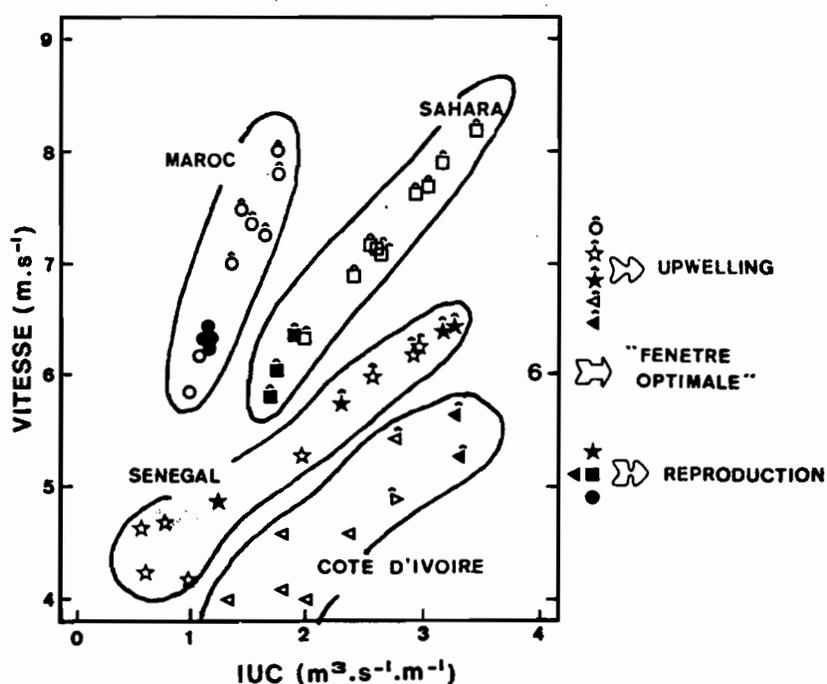


Figure 4.4: Vitesse moyenne du vent ( $m.s^{-1}$ ) par mois et moyennes mensuelles de l'IUC ( $m^3.s^{-1}.m^{-1}$ ) dans les zones Maroc Nord, Sahara Nord et Sénégal Sud qui sont les trois principales zones de reproduction en Afrique de l'Ouest. Les périodes de reproduction ainsi que celles d'upwelling sont repérées pour chacune des zones.

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

aux périodes d'upwelling. Dans les zones moins septentrionales, reproduction et upwelling sont en phase.

Prendre en compte les paramètres contrôlant le succès de la reproduction est une des contraintes que doivent surmonter les populations soumises à une forte variabilité environnementale. Le brassage par le vent et la production sont les deux facteurs limitant le succès du recrutement dans les zones d'upwelling (cf. chapitre 3). La relation entre ces deux paramètres étant fortement dépendante de la latitude (cf. chapitre 1), il est intéressant d'étudier son évolution saisonnière dans les trois principales zones de reproduction et de la confronter avec le calendrier de la reproduction (fig. 4.4). Il ressort un trait commun à l'ensemble des périodes de reproduction des espèces réparties le long de la côte ouest africaine (fig. 4.4) : leur calendrier semble établi de manière à correspondre aux périodes où la vitesse du vent se situe autour de  $6 \text{ m.s}^{-1}$ . Cette valeur est celle de la fenêtre environnementale optimale pour le recrutement (cf. chapitre 3). Les stratégies de reproduction de ces espèces semblent donc répondre à un comportement opportuniste qui vise à se rapprocher de cette valeur optimale :

-dans les régions où les vitesses de vent ne dépassent pas ou restent voisines de cette valeur limite, l'activité reproductrice se produit pendant la période d'upwelling, afin de profiter de la période où la production est maximale;

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

L'intensité du vent serait donc le facteur déterminant le calendrier de la reproduction dans une zone déterminée. Cette caractéristique des stratégies de reproduction des clupéidés traduit la nécessité d'assurer la survie larvaire en évitant de se reproduire dans les milieux trop turbulents (hypothèse de la stabilité de Lasker). L'importance des aspects qualitatifs de la production ne sont pas non plus à négliger. Un cycle de production déséquilibré (cf. chapitre 1), conduisant à un décalage temporel entre le maximum de production planctonique et l'upwelling, serait néfaste si le calendrier de la reproduction n'était pas décalé par rapport à celui de la résurgence. Un cycle de production équilibré permet de synchroniser la reproduction avec le développement de l'upwelling. En Afrique de l'Ouest, le passage d'un type de production à l'autre serait déterminé par la vitesse du vent, la frontière se situant autour de  $6 \text{ m.s}^{-1}$  (cf. chapitre 1). Cet élément permet donc de rendre compte des différents comportements observés dans les stratégies de reproduction. Lasker (1989) a ainsi résumé l'importance de ces aspects qualitatifs de la production : "... la productivité absolue n'est peut-être pas la variable la plus importante

parmi les déterminants de la survie larvaire. L'adéquation des proies aux besoins trophiques des larves serait plus importante, ces agrégations de proies pouvant apparaître par taches au sein de vastes étendues de faible productivité. A l'inverse, même lorsqu'une productivité élevée donne naissance à des concentrations importantes de particules de taille convenable, celles-ci peuvent très bien ne pas convenir aux besoins nutritionnels et à la survie des larves".

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

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

Les upwellings sont des milieux fluctuants soumis à une variabilité couvrant un large domaine de fréquences. En Afrique de l'Ouest, les stratégies de reproduction des clupéidés semblent étroitement associées à la variabilité saisonnière de l'environnement. Cependant, des fluctuations inter-annuelles peuvent perturber le schéma saisonnier et modifier d'une année

à l'autre les caractéristiques du milieu. Les stratégies de reproduction s'adaptent-elles à cette variabilité ?

Les Rapports Gonado-Somatiques (RGS) de *S. aurita* réalisé au Sénégal dans des upwellings d'intensité variable, permettent d'examiner si des modifications des stratégies de reproduction se produisent suivant l'intensité des upwellings. Les observations de RGS disponibles couvrent la période 1977-1988 avec cependant des données manquantes de 1981 à 1983 et en 1986. La forte variabilité inter-annuelle des RGS de *S. aurita* au Sénégal, sans doute liée aux conditions climatiques, a été soulignée par Fréon (1988). La vitesse moyenne du vent de décembre à mai, entre 1977 et 1988, permet de classer les saisons d'upwelling en deux catégories : upwelling fort si la vitesse moyenne du vent est supérieure à  $5 \text{ m.s}^{-1}$ , upwelling faible dans les autres cas. Le choix de  $5 \text{ m.s}^{-1}$  n'est pas arbitraire et fait référence à la fenêtre environnementale optimale. Quand le vent moyen en période d'upwelling ne dépasse pas  $5 \text{ m.s}^{-1}$  (1978, 1979, 1984, 1987, 1988), les valeurs maximales de RGS sont observées en mars (fig. 4.6). Quand le vent moyen dépasse ce seuil (1977, 1980, 1985), les RGS sont maximum en mai (fig. 4.6), précédent de peu la phase de relaxation de l'upwelling. Ce décalage du maximum des RGS peut être interprété comme le signe d'un retard de l'activité reproductrice de l'espèce.

Une modification du calendrier de la reproduction semble donc se produire suivant l'intensité du vent en saison d'upwelling : pour des vents inférieurs à  $5 \text{ m.s}^{-1}$ , upwelling et reproduction sont en phase; pour des valeurs supérieures, la reproduction se fait pendant la phase de relaxation de l'upwelling. Les stratégies de reproduction des sardinelles devant le Sénégal semblent donc répondre aux fluctuations inter-annuelles de l'environnement. L'hypothèse permettant d'expliquer ces modifications pourrait être la nécessité de se reproduire dans des conditions favorables pour assurer la survie des larves. Des modifications qualitatives de la production (cycles équilibrés-déséquilibrés) peuvent également apparaître suivant l'intensité du vent (cf. chapitre 1). Ces aspects trophiques, notamment ceux concernant la nourriture des adultes, seraient également susceptibles de rendre compte d'une modification du calendrier de la reproduction.

Cet exemple illustre l'adaptabilité des stratégies de reproduction des clupéidés face aux fluctuations inter-annuelles du milieu. Une modification semblable du calendrier de la reproduction, suite à une intensification de l'upwelling, a été observée sur le stock de sardines de Californie au cours des années cinquante (Dickson et al., 1988). Des faits identiques ont été observés pour l'anchois du Pérou depuis le début des années quatre-vingt, il semble cependant que, pour cette espèce, la dynamique de l'environnement ne soit pas en cause, des changements de comportements de la population en seraient responsables (Pauly et Soriano, 1987).

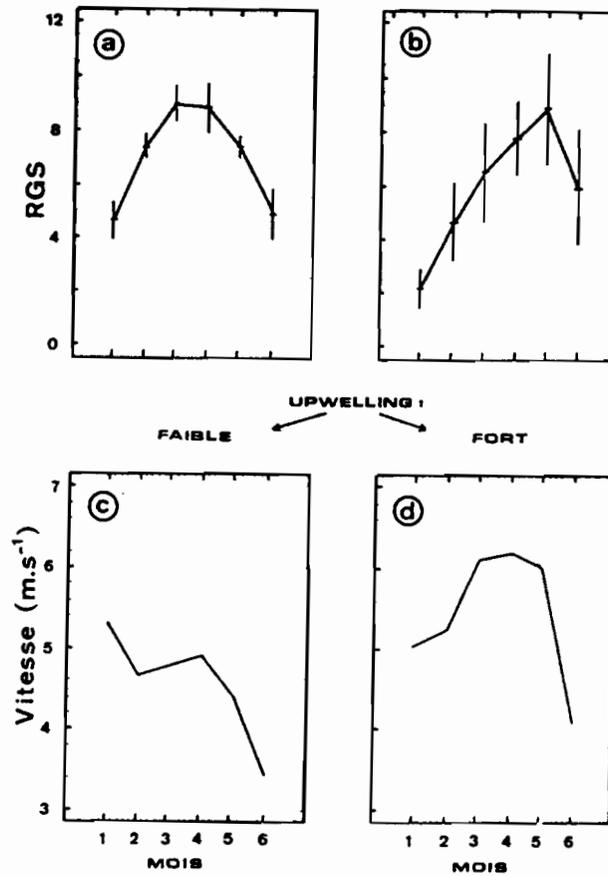


Figure 4.5: Moyennes mensuelles des Rapports Gonado-Somatiques (RGS) en période d'upwelling faible (a) et fort (b) au Sénégal. Valeurs moyennes par mois de la vitesse du vent ( $m.s^{-1}$ ) au Sénégal pour des saisons d'upwelling faible (c) et fort (d).

## CONCLUSION.

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

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

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

John Steinbeck, La mer de Cortez.

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

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

## CONCLUSION GENERALE.

## 1-REFLEXIONS SUR LA REPOSE DES POPULATIONS FACE AUX TENDANCES CLIMATIQUES SUR LE LONG TERME.

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

### 1.1-LA MIGRATION DU THIOF.

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

### 1.2-L'ECOSYSTEME IVOIRIEN.

Les changements observés depuis les années soixante-dix au sein de l'écosystème ivoirien semblent compatibles avec l'hypothèse d'un accroissement de l'effet du vent (chapitre 2). Le maintien au cours de la prochaine décennie de la tendance observée depuis la fin des années soixante-dix, ne pourra qu'accentuer les caractères qui se sont exprimés ces dernières années. Concernant les pélagiques côtiers, rien ne permet cependant d'affirmer qu'un accroissement des ressources accompagnera l'intensification de l'upwelling. On sait déjà que, au delà d'une certaine limite, toute intensification du

vent se traduit par des effets néfastes sur le recrutement. L'effet bénéfique de l'accroissement de la production locale s'opposerait alors à des contraintes sur le recrutement. Une modification du calendrier de la reproduction pourrait cependant minimiser ces contraintes.

Les changements observés en Côte d'Ivoire sont la réponse de l'écosystème à une modifications des contraintes environnementales. Cependant, face à des changements environnementaux semblables, l'émergence d'autres solutions auraient été possibles. Nous avons bâtis un scénario permettant de rendre compte des bouleversements apparus en Côte d'Ivoire, cependant ce scénario n'a été proposé qu'*a posteriori*. Bien que les modèles que nous ayons bâtis soient déterministes, ils ne prennent en compte que certains aspects de la dynamique des écosystèmes, rendant ainsi aléatoire toute extrapolation dans le futur.

### 1.3-LES STRATEGIES DE REPRODUCTION.

Le vent joue un rôle déterminant pour le succès du recrutement et le développement des stratégies de reproduction des poissons pélagiques côtiers dans les upwellings (cf. chapitres 3 et 4). Toute modification durable de ces processus peut entraîner des changements considérables : bouleversements de la chaîne trophique, de la composition spécifique, variation importante de l'abondance des espèces. Le brassage par le vent joue un rôle clé dans l'établissement et le maintien des stratégies de reproduction (cf. chapitre 4). Les tendances calculées sur la série de données 1964-1988 (chapitre 1, tab. 1.) permettent d'extrapoler sur la prochaine décennie les valeurs de vitesse de vent et d'IUC observées aujourd'hui. Encore une fois, nous tenons à souligner le caractère hautement spéculatif de ce type d'extrapolation sur des données climatiques. Une démarche identique à celle qui nous a conduit à situer les périodes et les zones de reproduction sur un diagramme à deux dimensions représentant l'évolution moyenne, par mois, de la vitesse du vent et de l'IUC dans les trois principales zones de reproduction (cf. chapitre 4), permet d'évaluer quelles pourront être les conséquences de l'évolution climatique sur les stratégies de reproduction (fig. 5.1). La région où des changements considérables pourraient se produire est la zone Sahara nord, on note en effet que pendant la majeure partie de l'année, l'upwelling dans cette zone se développerait avec des vents inférieures à  $6 \text{ m.s}^{-1}$  (fig. 5.1). Dans la prochaine décennie, les conditions environnementales seraient alors favorables à une reproduction dans la zone Sahara nord s'étendant sur une période beaucoup plus longue que lors des années passées. Le brassage par le vent serait également plus faible et aurait sans doute des répercussions significatives sur la production primaire et secondaire (cf. chapitre 1). Au Sénégal, on note que la majeure partie de la saison d'upwelling se produirait avec des vents supérieurs à  $6 \text{ m.s}^{-1}$ , on pourrait alors s'attendre à un décalage de la saison de reproduction en dehors de celle de l'upwelling. Au Maroc, les conditions environnementales serait également moins favorable au succès de la reproduction, les vents dépassant

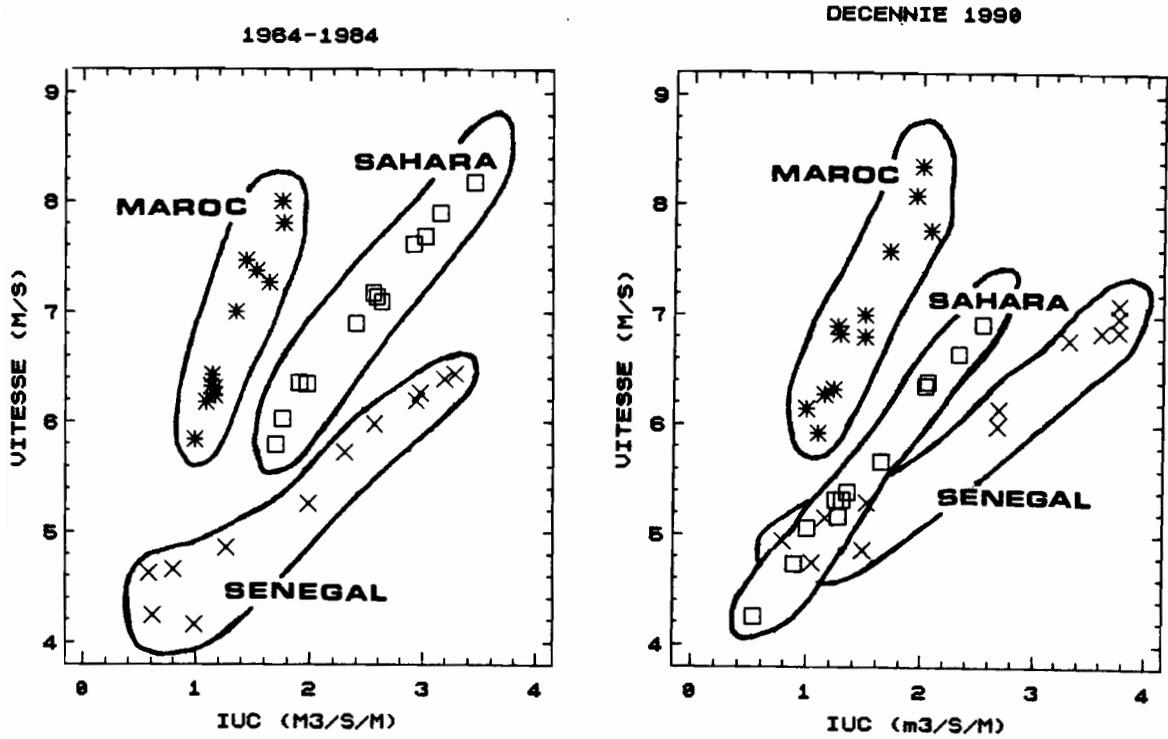


Figure 5.1 : Relations entre la vitesse du vent ( $m.s^{-1}$ ) et l'IUC ( $m^3.s^{-1}.m^{-1}$ ) (moyennes mensuelles) pour les zones Sénégal Sud, Sahara Nord et Maroc Nord, A : moyenne 1964-1988, B : extrapolation pour la décennie 1990.

6 m.s<sup>-1</sup> tout au long de l'année. Quelles seraient les répercussions de ces changements sur la dynamique et l'abondance des ressources ? On ne peut évidemment répondre à cette question, de nouveaux comportements, de nouvelles stratégies d'exploitation du milieu par les espèces devraient apparaître, leurs conséquences en terme de biomasse totale, exploitable par la pêche, nous est inconnue.

## **2-REFLEXIONS SUR LES RELATIONS ENTRE L'ENVIRONNEMENT ET LES SYSTEMES BIOLOGIQUES.**

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

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

Il est également rare de constater qu'un paramètre possède une action continue et linéaire sur l'ensemble de sa gamme de variabilité, de même cette action pourra se modifier au cours du développement d'un individu. A nouveau, la fenêtre environnementale offre l'exemple de telles discontinuités : l'effet du brassage par le vent sur le recrutement ne deviendrait significatif que pour des vitesses supérieures à 6 m.s<sup>-1</sup>. Dans l'analyse des systèmes vivants, on doit s'attendre à de tels comportements et nos outils d'analyse doivent être prêt à prendre en compte ces caractéristiques.

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

alors de réduire considérablement le nombre de paramètres et de processus à prendre compte pour décrire les traits majeurs de la dynamique de ces ressources.

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

### **3-APPORTS DE CETTE ETUDE**

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

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

Concernant les fluctuations climatiques sur le long terme et le devenir des ressources pélagiques côtières ouest-africaines, il nous semble important de souligner à nouveau l'incertitude qui s'y attache. Prédire est aujourd'hui hors de nos capacités. Observer les premiers signes de modifications de certains processus que nous savons être déterminants, prendre conscience que des changements importants peuvent apparaître et développer des stratégies permettant de s'adapter à ces éventuelles modifications, nous apparaissent aujourd'hui comme la seule attitude permettant de prendre en compte l'incertitude sur le futur. Ceci entraîne des contraintes en matière de gestion et d'aménagement de ces écosystèmes. Les méthodes classiques de la théorie des pêches qui supposent un environnement stable, un système en équilibre et réversible sont aujourd'hui inadaptées pour répondre aux défis qui se dessinent aujourd'hui. Les objectifs de l'aménagement ne sont plus seulement, comme dans les années 1960, d'évaluer les ressources. Cette stratégie qui a prouvé son utilité lors du développement de la grande pêche au cours des dernières décennies, atteint aujourd'hui ses limites pour la gestion des ressources instables et fluctuantes que sont les espèces pélagiques côtières. Pour un océanographe, la recherche devra

s'orienter vers de nouvelles directions et abandonner peut-être les approches mécanistes et déterministes, pour prendre en compte la capacité des systèmes vivants à apprendre et à se transformer face à un univers fluctuant et incertain.



ANNEXE 1

**CALCUL DES SERIES D'IUC A PARTIR DES  
OBSERVATIONS METEOROLOGIQUES DES BATEAUX  
MARCHANDS.**

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

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

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

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

#### **A-VALIDATION DES DONNEES**

Après avoir extrait les données dans chacune des huit zones, un premier test a permis d'éliminer les valeurs jugées aberrantes (température supérieure à 32°C ou inférieure à 8°C, vitesse du vent supérieure à 100km/h). Pour chaque zone, les écart-types mensuels de la température de surface et des deux composantes du vent ont été calculés. Les valeurs situées au delà de plus ou moins trois fois cet écart-type ont été éliminées. Le nombre de données par mois après traitement dans chacune des zones est présenté sur la figure A.1. Dans chacune des zones, l'année 1969 et les premiers mois de 1971 sont caractérisées par un faible nombre de données (inférieur à 10/mois). Mis à part la zone Maroc nord pour laquelle le nombre moyen de données par mois est de l'ordre de 20, dans les autres zones, plus fréquentées car traversées par des lignes de navigation, le nombre moyen d'observations mensuel varie entre 50 et plus de 100.

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

#### **B-CALCUL DE L'INDICE D'UPWELLING COTIER.**

A partir des observations de vent individuelles, la

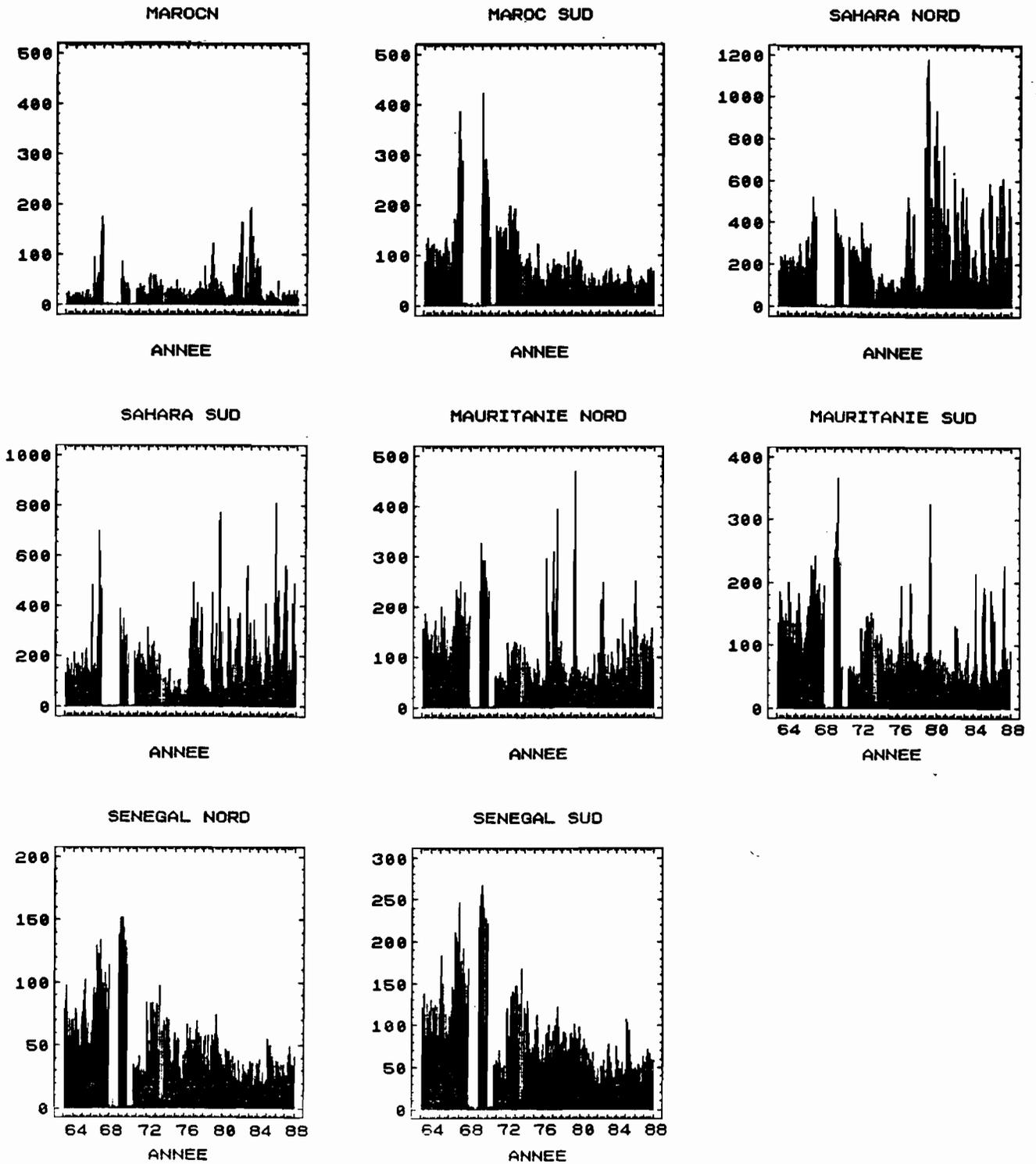


Figure A.1 : Nombre d'observations météorologiques, par mois, réalisées par les bateaux marchands dans les huit régions côtières entre  $12^{\circ}30'N$  et  $30^{\circ}N$ .

composante normale à la côte du transport d'Ekman a été calculée :

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

$r$  = densité de l'air

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

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

$\Omega$  = vitesse angulaire de rotation de la terre

$\phi$  = latitude

La côte est modélisée en prenant comme référence l'orientation de l'isobathe 100m (tab. A.1). La latitude utilisée est la latitude moyenne de la zone considérée (tab. A.1). La densité de l'air a été prise égale à  $0.0012 \text{ g.cm}^3$ . Un coefficient  $Cd$  variable permet de rendre compte des variations de la vitesse du vent le long de la côte; ceci permet une comparaison, plus proche de la réalité, de l'intensité de ces upwellings. Les valeurs de  $Cd$ , déterminées à partir de la littérature (Hellerman et Rosenstein, 1983; Smith, 1988), sont les suivantes :

$Cd = 0.0010$  pour les vitesses inférieures à  $5 \text{ m.s}^{-1}$

$Cd = 0.0017$  pour les vitesses comprises entre 5 et  $8 \text{ m.s}^{-1}$

$Cd = 0.0024$  pour les vitesses supérieures à  $8 \text{ m.s}^{-1}$

En chacune des zones, une série mensuelle de 1964 à 1988 est construite en faisant la moyenne par mois des IUC positifs, ceci afin de ne prendre en compte que la composante vers le large du transport d'Ekman, responsable de la résurgence (tab. A.11 à A.18). Ces observations positives représentent, en dehors de la zone Maroc, plus de 80% des observations totales. Le cycle moyen mensuel de l'IUC dans chacune des régions est calculé à partir de ces séries (tab. A.19).

### C-TRAITEMENT

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

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

degré 1 ou 2 permet ensuite de mettre en évidence d'éventuelles tendances sur le long terme (chapitre 1, fig. 1.19; tab. 1.12).

ZONES	CALENDRIER	INTERVALLE $m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$	LATITUDE ORIENTATION
MAROC NORD	Mars - Août	1.35 1.77	29°N 240°
MAROC SUD	Permanent	1.61 2.93	26°30'N 220°
SAHARA NORD	Permanent	1.70 3.45	23°30'N 205°
SAHARA SUD	Permanent	1.76 4.17	21°N 190°
MAURITANIE NORD	Permanent	1.64 3.59	19°N 260°
MAURITANIE SUD	Oct. à juin	1.60 3.43	17°N 190
SENEGAL NORD	Déc. à mai	1.54 2.88	15°20'N 220
SENEGAL SUD	Déc. à mai	1.98 3.29	13°30'N 180

Tableau A-1 : calendrier des upwellings, amplitude de variation de l'IUC ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot m^{-1}$ ), latitude moyenne et orientation du plateau continental pour les huit zones considérées.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

	Maroc nord	Maroc sud	Sahara nord	Sahara sud	Maurit. nord	Maurit. sud	Sénég. nord	Sénég. sud
1	1.17	1.97	1.97	2.29	1.78	3.00	2.88	2.98
2	1.14	1.96	2.40	2.58	2.14	2.83	2.50	2.95
3	1.65	2.44	2.63	3.10	2.73	3.21	2.73	3.29
4	1.44	2.25	2.59	3.53	3.34	3.38	2.59	3.19
5	1.77	2.31	2.93	4.04	3.52	3.43	2.10	2.30
6	1.35	2.32	3.16	4.17	3.59	2.52	1.26	1.28
7	1.76	3.36	3.45	3.32	2.79	1.44	.46	.79
8	1.54	2.93	3.03	3.24	2.39	1.16	.47	.58
9	1.09	2.22	2.56	2.80	2.21	1.60	.63	.61
10	.99	1.61	1.76	2.18	2.41	2.50	1.54	.98
11	1.17	1.72	1.70	1.76	1.75	2.70	2.19	1.98
12	1.13	1.91	1.91	2.11	1.64	2.79	2.75	2.57

Tableau A-19 : Cycle moyen par mois de l'IUC ( $m^3.s^{-1}.m^{-1}$ ) le long de la côte ouest-africaine.



## REFERENCES

Allen, P. 1985. Ecology, thermodynamics and self-organization : towards a new-understanding of complexity. In: Ulanowicz R.E. et T. Platt, eds. Ecosystem theory for biological oceanography. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 213, 1-26.

Allen, P. 1988. Why the whole is greater than the sum of the parts ? In Ecodynamics. W. Wolf, C.J. Soeder and F.R. Drepper eds. Springer Verlag. pp 2-30.

Arfi, R. 1985. Variabilité inter-annuelle d'un indice d'intensité des remontées d'eaux dans le secteur du Cap-Blanc (Mauritanie). J. Fish. Aquat. Sci., Vol. 42, p1969-1978.

Arfi, R. O. Pezennec, S. Cissoko et M. Mensah, à paraître. Variations spatiales et temporelles de la résurgence ivoiro-ghanéenne. In : Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines, P. Cury et C. Roy eds. ORSTOM, Paris.

Bainbridge, V. 1960. The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. Fishery publications, Colonial Office 13, 43 p.

Bakun, A. 1973. Daily and weekly upwelling indices, West Coast of north America 1946-71. U.S. Dep. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671, 103p.

Bakun, A. 1978. Guinea current upwelling. Nature, 271: 147-150.

Bakun, A. 1986. Definition of environmental variability affecting biological processes in large marine ecosystems. In: variability and management of large marine ecosystems. Ed. by K. Sherman and L.M. Alexander. AAAS selected Symposium 99:89-108.

Bakun, A. 1987. Monthly variability in the ocean habitat off Peru as deduced from maritime observations, 1953 to 1984. In D. Pauly and I. Tsukayama (eds.). The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15, 351p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.

Bakun, A. 1989. L'océan et la variabilité des populations marines. In "L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource commune", J. P. Troadec ed., pp 155-187.

Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. Science, 247, 198-201.

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

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

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

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

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

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

Berrit, G. R. 1958. Les saisons marines à Pointe-Noire. Bull. Inf. C.O.E.C., 6, 335-360.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Fréon, P. 1988. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation : Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. *Etudes et Thèses, ORSTOM*, 287 p.

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

Furnestin, J. et M.L. Furnestin. 1959. La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes Atlantiques du Maroc (saisons et aires de ponte). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23, 1, 79-104.

Furnestin, J. et M.L. Furnestin. 1959. La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes Atlantiques du Maroc (saisons et aires de ponte). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23, 1, 79-104.

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

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

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

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

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

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

Grall, J. R., P. Laborde, P. Le Corre, J. Neveux, P. Tréguer et A. Thiriou. 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain.

Résultats des campagnes CINECA-CHARCOT I et III. *Téthys*, 6, 11-28.

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

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

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

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

Harris, G. P. 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 877-900.

Haury, L.R. 1984. An offshore eddy in the California current system, part 4: plankton distributions. *Prog. Oceanogr.*, 13, 95-111.

Haury, R. H., J. J. Simpson, J. Pelaez, C. J. Koblinsky et D. Weisenhahn. 1986. Biological consequences of a recurrent eddy off Point Conception, California. *J. Geophys. Res.*, 91, C11, 12937-12956.

Hellerman, S. et M. Rosenstein. 1983. Normal monthly wind stress over the world ocean with error estimates. *J. Phys. Oceanogr.*, 13, 7, 1093-1104.

Herbland, A. et E. Marchal. A paraître. Variations locales de l'upwelling, répartition et abondance des sardinelles en Côte d'Ivoire. In : Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines, P. Cury et C. Roy eds. ORSTOM, Paris.

Herbland, A. et P. Le Loeuff. A paraître. Les sels nutritifs au large de la Côte d'Ivoire. In : Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire, I le milieu marin. Le Loeuff P., E. Marchal et J. B. Amon Kothias, eds. ORSTOM Paris.

- Hjort, J. 1913. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 19, 1-228.
- Hoar, W. S. et D.J. Randall. 1971. Fish physiology. Academic Press, 559p.
- Holling, C.S. (ed.) 1978. Adaptive environmental assessment and management. Wiley Interscience publication. Manchester University Press. Chichester, New York, Brisbane, Toronto. IIASA, 3, 377p.
- Holloday, C. G. et J.J. O'Brien. 1975. Mesoscale variability of sea surface temperatures. *J. Phys. Oceanogr.*, 5, 761-772.
- Houghton, R. W. 1976. Circulation and hydrographic structure over the Ghana continental shelf during the 1974 upwelling. *J. Phys. Oceanogr.*, 6, 909-924.
- Huntsman, S. A. et R. T. Barber. 1977. Primary production off northwest Africa : the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Res.*, 24, 25-34.
- Ingham, M. C. 1970. Coastal upwelling in the northwestern of Gulf of Guinea. *Bull. Mar. Sci.*, 20, 2-34.
- Jacques, G. et P. Tréguer. 1986. Ecosystèmes pélagiques marins. Collection d'écologie, 19. Masson ed. Paris, 243p.
- Koblinsky, C. J., J. J. Simpson et T. D. Dickey. 1984. An offshore eddy in the California current system, part 2 : surface manifestation. *Prog. Oceanogr.*, 13, 51-69.
- Kondô, K. 1980. The recovery of the Japanese sardine. The biological basis of stock-size fluctuations. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 177: 332-354.
- Kullenberg, G. 1976. On vertical mixing and the energy transfer from the wind to the water. *Tellus* 28: 159-165.
- Kullenberg, G. 1978. Vertical processes and the vertical-horizontal coupling. In J.H. Steele (ed.), *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, New-York and London, p. 43-71.
- Lasker, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relationship between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *U.S. Fish. Bull.* 73: 453-462.
- Lasker, R. 1981. Factors contributing to variable recruitments of the Northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years, 1975 through 1978. *Rapp. P.-v. Réun. int. Explor. Mer*, 178: 375-388.
- Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 (Suppl. 1), 31-38.

- Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 (Suppl. 1), 31-38.
- Lasker, R. 1989. Les déterminants du recrutement. In "L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource commune", J. P. Troadec ed., pp 189-222.
- Legendre, L. et S. Demers. 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 2-19.
- Legget, W. C. 1984. Fish migrations in coastal and estuarine environments : a call for new approaches to the study of an old problem, in J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson and W.H. Neill, eds. *Mechanisms of migration in fishes*. Plenum Press. New York and London.
- LLinas, O., F. Fraga et E.D. Barton. 1985. Nutrient distributions in the central water mass front near Cabo Blanco, October 1981. In : *Simposio Internacional sobre las areas de afloramiento mas importantes del Oeste Africano*, C. Bas, R. Margalef et P. Rubies, eds. Instituto de investigaciones pesqueras, Barcelona, Vol. 1, p. 37-48.
- Longhurst, A. R. 1981. Significance of spatial variability. In : *Analysis of marine ecosystems*, A. R. Longhurst ed., 415-441. Academic Press, London.
- Longhurst, A. R. et D. Pauly. 1987. *Ecology of tropical oceans*. Academic Press, 407p.
- Longhurst, A.R. 1983. Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf - Sierra Leone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 17, 261-285.
- MacCall, A. 1979. Population estimates for the waning years of the Pacific sardine fishery. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* 20: 72-82.
- MacCall, A. 1983. Variability of pelagic fish stocks off California. In G.D. Sharp and J.Csirke (eds.). *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO Fish. Rep. 291, (2) p101-112.
- Maddox, J. 1990. What price the global greenhouse. *Nature*, 345, 287.
- Mann, K. H. 1988. Towards predictive models for coastal marine ecosystems. In : *Concepts of ecosystem ecology*, L. R. Pomeroy et J. J. Alberts eds. *Ecological studies* 67. Springer-Verlag, pp 291-316.
- Manriquez, M. et F. Fraga. 1982. The distribution of water masses in the upwelling region of Northwest Africa in November. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 39-47.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Oudot, C. 1983. La distribution des sels nutritifs (NO<sub>3</sub>-NO<sub>2</sub>-PO<sub>4</sub>-SiO<sub>3</sub>) dans l'océan Atlantique intertropical oriental (région du Golfe de Guinée). *Océanogr. trop.* 18-2:201-222.

Oudot, C. et C. Roy. A paraître. Les sels nutritifs au voisinage de Dakar : cycle annuel moyen et variabilité interannuelle. In : Variabilité, instabilité et changement dans

les pêcheries ouest africaines, Ph. Cury et C. Roy eds. ORSTOM, Paris.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Roy, C. A paraître. Relations entre sels nutritifs et chlorophylle : une approche exploratoire. In : Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines, Ph. Cury et C. Roy eds. ORSTOM, Paris.

Roy, C. à paraître. Relations entre sels nutritifs et chlorophylle : une approche exploratoire. In : Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines, Ph. Cury et C. Roy eds. ORSTOM, Paris.

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

Roy, C., P. Cury, A. Fontana et H. Belvèze. 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones

d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resourc.*, 2:21-29.

Samba, A. et F. Laloë. A paraître. Upwelling sénégalomauritanien et pêche au tassergal (*Pomatomus saltator*) sur la côte nord du Sénégal. In : Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines, P. Cury et C. Roy eds., ORSTOM, Paris.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

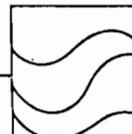


## ANNEXE 2

## ARTICLES

- Cury, P. et C. Roy, 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire : une approche globale. *Oceanol. Acta*, 10, 3: 347-357.
- Cury, P. et C. Roy, 1988. Migration saisonnière du thiof (*Epinephelus aeneus*) au Sénégal : influence des upwellings sénégalais et mauritaniens. *Oceanol. Acta*, 11, 1:25-36.
- Cury, P. et C. Roy, 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 670-680.
- Roy, C. 1989. Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal. *Oceanol. Acta*, 12, 4, 361-369.
- Roy, C., P. Cury, A. Fontana et H. Belvèze. 1989. Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resourc.*, 2:21-29.





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

Petits pélagiques côtiers  
Côte-d'Ivoire  
Upwelling  
Modèle global  
Coastal pelagic fish  
Ivory Coast  
Upwelling  
Production model

Philippe CURY \*\*, Claude ROY <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Centre de Recherches Océanographiques (CRO), BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

<sup>b</sup> Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT), BP 2241, Dakar, Sénégal.

\* Adresse actuelle : CRODT, BP 2241, Dakar. Sénégal.

Reçu le 4/8/86, révisé le 12/11/86, accepté le 8/12/86.

## RÉSUMÉ

Un modèle global intégrant l'effort de pêche et des indices d'upwelling est proposé afin d'expliquer les fluctuations des PUE (Prises par Unité d'Effort) des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire entre 1966 et 1981.

Le modèle prenant en compte les indices d'upwelling de l'année en cours et de l'année précédente ainsi que l'effort de pêche permet un bon ajustement aux données de PUE. Il permet d'expliquer 73 % de la variance des indices d'abondance observés. Les conditions climatiques jouent à elles seules un rôle important pour décrire la variabilité de ces mesures. Les contributions respectives des indices d'upwelling de l'année en cours et de l'année précédente dans l'explication de la variance des PUE sont analysées. A l'aide de ces résultats, des hypothèses sont avancées concernant l'action de l'hydroclimat sur ces stocks.

Pour de très faibles ou de très forts upwellings, il semble que le recrutement soit influencé par les conditions du milieu. L'environnement dans lequel évolue la pêche semble également influencer les rendements de la flottille. Ceci confirme, *a posteriori*, l'intérêt d'introduire dans le modèle deux paramètres décrivant le milieu, l'un caractérisant l'intensité des upwellings l'année de la pêche, l'autre l'année précédente.

*Oceanol. Acta*, 1987, 10, 3, 347-357.

## ABSTRACT

Upwelling and coastal pelagic fishery off Ivory Coast: a global approach

A production model using fishing effort and upwelling indices is proposed to analyse annual fluctuations of Catch Per Unit of Effort (CPUE) of Ivory Coast coastal pelagic species from 1966 to 1981.

Using, on one hand the annual upwelling index for the current year and for the year before and, on the other hand the fishing effort developed during the year, the model is able to explain 73% of the total variance in the CPUE. Upwelling indices appear to be important in explaining the fluctuations in the data. Biological interpretations of these results are given and the possible effects of the environmental conditions on the inter-annual dynamics of the fish are discussed.

Weak or strong upwellings appear to affect recruitment. In the same order, environmental conditions measured simultaneously with the catch, seem to affect CPUE. These observations imply to introduce into the model environmental conditions that prevail not only one year before the catch but also during the current year.

*Oceanol. Acta*, 1987, 10, 3, 347-357.

## INTRODUCTION

La notion centrale de la théorie dynamique est la stabilité, c'est-à-dire la réponse d'un système à une perturbation (Bertalanffy, 1973). Les prélèvements réalisés par la pêche réduisent la biomasse des stocks. Ceux-ci

réagissent en augmentant leurs taux d'accroissement naturel afin de retrouver la position d'équilibre qu'ils connaissaient lorsqu'il n'y avait pas de pêche. Un nouvel équilibre apparent s'établit alors à un moindre niveau de biomasse, et les captures correspondent à cette faculté des ressources à recouvrer leur niveau

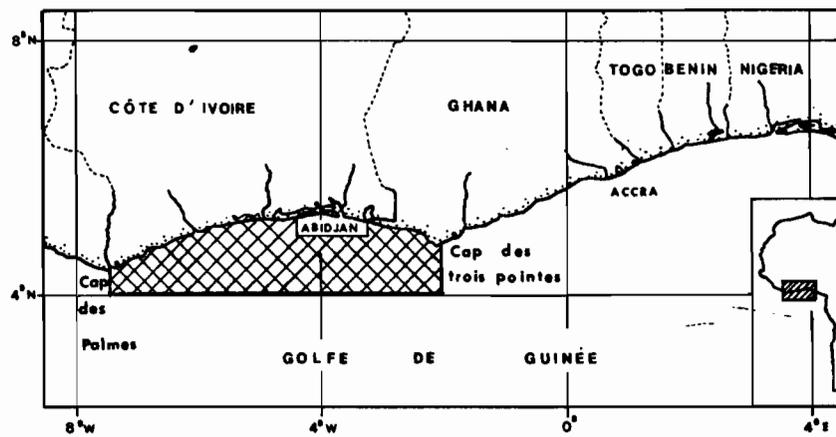


Figure 1  
Présentation de la zone d'étude.  
Localization of the studied area.

d'abondance à l'état vierge. L'approche modélisatrice, dite globale, en dynamique des populations marines exploitées, s'est développée dans cette optique en considérant l'effort de pêche comme étant le principal facteur explicatif des variations d'abondance observées (Graham, 1935; Pella, Tomlinson, 1969; Fox, 1970). Cette hypothèse de base, tendant à considérer la pêche comme responsable des fluctuations d'abondance, a été remise en question pour la plupart des stocks pélagiques côtiers (Troadec *et al.*, 1980; Sharp, Csirke, 1983), qui sont souvent des ressources naturellement fluctuantes même en l'absence de pêcheries (Soutar, Isaacs, 1974).

L'instabilité des systèmes et ses conséquences en matière de gestion halieutique sont aujourd'hui longuement discutées (Saville, 1980; Sharp, Csirke, 1983; May, 1984). Si les conclusions sont loin d'être définitives en ce qui concerne les contributions relatives des facteurs influant sur la dynamique des stocks pélagiques (Blaxter, Hunter, 1982; Lasker, McCall, 1983), il est maintenant généralement admis que les variations d'abondance sont largement tributaires des fluctuations climatiques (Belvèze, 1984; Garcia, 1984; Shepherd *et al.*, 1984; Sissenwine, 1984).

La gestion de ces ressources impose donc à ceux qui tentent d'aménager ces pêcheries de tenir compte, outre de l'effort de pêche, d'indices climatiques susceptibles d'affecter les processus dynamiques et biologiques. Les tentatives de telles modélisations restent rares, faute de longues séries d'observations halieutiques et climatiques concomitantes. Afin de pallier cette carence en données, les dynamiciens ont jusqu'à présent porté leur réflexion sur les aspects théoriques des ressources fluctuantes en apportant une dimension stochastique susceptible d'intégrer les fluctuations climatiques à leurs modèles (Doubleday, 1976; May *et al.*, 1978). L'aspect descriptif dans ce type de démarche est négligé au profit d'une analyse des risques encourus à gérer de tels stocks. De nombreuses études de pêche ont permis de relier abondance relative et conditions climatiques (Ben Tuvia, 1959; Binet, 1982; Belvèze, Erzini, 1983; Marshall, 1982), mais ceci sans considérer l'impact de la pêche. Nous utilisons ici une démarche qui prend en compte l'effort de pêche et les conditions climatiques pour tenter d'expliquer les fluctuations d'abondance des espèces pélagiques du plateau continental ivoirien. Cette approche a été utilisée par Fréon (1983) pour le stock de sardinelles du Sénégal.

## DESCRIPTION DE L'ENVIRONNEMENT

### Hydroclimat du littoral ivoirien

Le littoral ivoirien, bien que situé par 5° de latitude Nord (fig. 1), est placé sous l'influence du régime climatique de l'hémisphère austral. Le signal saisonnier de la température de surface est de forte amplitude (de l'ordre de 8°C à la côte) et caractérisé par la présence de deux saisons froides, chacune associée à un upwelling côtier (Morlière, 1970). La saison froide principale apparaît au cours de l'hiver austral, de juillet à septembre; le refroidissement hivernal est alors amplifié à la côte par un upwelling qui amène en surface des eaux riches en sels nutritifs. Un second refroidissement apparaît à la côte en janvier-février, cette saison froide secondaire est de faible amplitude et de courte durée (entre un et deux mois). Les upwellings rencontrés au cours de ces deux saisons froides sont susceptibles de développer des productions phytoplanctoniques et zooplanctoniques importantes (Binet, 1983). Le passage d'un front de mousson, associé au balancement latitudinal de la zone de convergence des alizés et du front inter-tropical au-dessus du continent africain, se traduit en Côte-d'Ivoire par une importante saison des pluies au cours du mois de juin, suivie au mois d'octobre, lors de la redescende du front de mousson vers le sud, par une deuxième période de pluie de moindre importance (Morlière, 1970). Le signal saisonnier de la température de surface et de la salinité mesuré devant Abidjan (moyennes calculées entre 1965 et 1981) est présenté sur la figure 2.

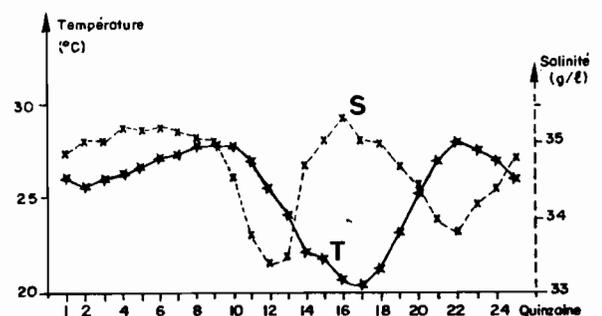


Figure 2  
Cycle annuel moyen, par quinzaine, de la température et de la salinité à 10 m, à la station côtière d'Abidjan (moyenne 1966-1982).  
Mean fortnightly seasonal cycle of temperature and salinity at 10 m depth at Abidjan coastal station (mean 1966-1982).

### Choix d'un paramètre caractérisant l'enrichissement de l'écosystème

Les upwellings saisonniers sont la principale source d'enrichissement dans les régions où ils se produisent (Binet, 1983). En Côte-d'Ivoire, la productivité de l'écosystème sera donc fortement influencée par l'intensité des upwellings qui se développent au cours des deux saisons froides. Cette productivité pourra être renforcée par les apports terrigènes des fleuves en période de crues (Binet, 1983).

L'upwelling qui apparaît le long de la côte ivoiro-ghanéenne en grande saison froide n'est pas un upwelling au sens d'Ekman : l'intensité des remontées d'eaux froides n'est pas en relation directe avec l'intensité du vent local (Houghton, 1976; Bakun, 1978). Plusieurs mécanismes ont été proposés afin d'expliquer cet upwelling; une revue complète des différentes hypothèses a été faite par Picaut (1983). Le vent, paramètre habituellement utilisé pour quantifier les remontées d'eaux froides (Bakun, 1973; Fréon, 1983) ne peut donc être utilisé ici. Si l'on néglige l'advection horizontale de masses d'eaux froides, la température de surface permet de quantifier l'intensité des mouvements verticaux associés à l'upwelling. En effet, les eaux de surface sont issues des couches profondes, froides et riches en éléments nutritifs. Arrivées en surface, ces eaux froides permettent, grâce à l'apport d'éléments nutritifs dans la couche euphotique, le développement d'une importante production biologique. La température de surface peut donc être utilisée pour quantifier, de manière indirecte, le niveau d'enrichissement de l'écosystème. Plusieurs conditions sont nécessaires pour valider une telle approche. La première est une condition d'échelle d'observation, spatiale et temporelle. Nous étudions ici les phénomènes à l'échelle saisonnière et régionale. Si d'autres facteurs comme les effets topographiques locaux (Marchal, Picaut, 1977) ou l'apport terrigène lors des crues des fleuves (Binet, 1983) peuvent influencer localement et temporairement sur l'enrichissement de l'écosystème, au niveau annuel l'intensité de l'upwelling telle que nous la mesurons doit permettre de rendre compte du flux global d'éléments nutritifs rendus disponibles. La seconde est de savoir s'il existe une relation de type linéaire entre les processus de refroidissement et d'enrichissement. Il serait en effet concevable, par exemple, d'observer une température seuil en dessous de laquelle l'enrichissement ne s'accroîtrait plus. Binet (1976) a cependant montré qu'il existe une relation linéaire entre la production zooplanctonique et la température.

### Origine des données

Les données de température de surface ont été extraites du fichier d'observations météorologiques récoltées par les navires marchands pour la zone s'étendant de la Côte-d'Ivoire au Ghana et de la côte à 4° Nord (fig. 1). Cette région correspondant à une ligne régulière de navigation, la répartition spatio-temporelle des données est sensiblement uniforme, et permet donc de caractériser l'évolution thermique de l'ensemble de la zone d'étude.

### Méthode de calcul d'un indice d'upwelling

Les anomalies mensuelles de la température de surface (écarts par rapport à la moyenne climatique de la période étudiée) ont été calculées de 1965 à 1981 de juillet à septembre pour la grande saison froide et de janvier à février pour la petite saison froide.

Un indice d'upwelling annuel est obtenu en faisant la somme des anomalies thermiques calculées pour les deux saisons froides. A une valeur négative de cet indice annuel d'upwelling, correspondent des températures au-dessous de la moyenne et donc des upwellings intenses (inversement pour un indice positif). La série obtenue pour la période 1965-1981 (fig. 3) ne présente pas de tendance particulière, mais des années exceptionnellement froides telles 1965, 1967 et 1976 ou chaudes telles 1969, 1973 et 1979.

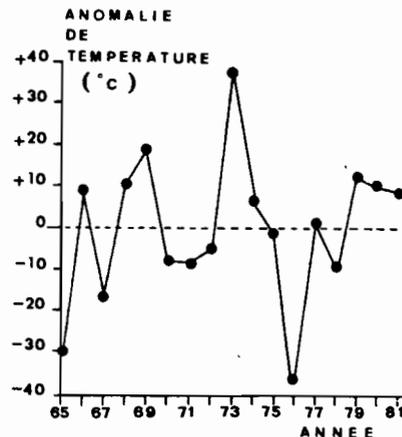


Figure 3

Somme des anomalies de température de surface (en °C), au cours des deux saisons froides, de 1965 à 1981.

Sum of sea surface temperature anomalies (in °C), for the two cold seasons, from 1965 to 1981.

## DESCRIPTION DE LA PÊCHERIE

### Identité des stocks

Bien que diverses études biométriques et sérologiques aient été menées sur les sardinelles (Baron, 1968; 1969; Hartsuijker, 1972), aucune de ces voies ne s'est révélée satisfaisante dans l'identification des stocks. Marchal (1967) et Hem (1976) considèrent pour *Sardinella maderensis* un stock typiquement ivoirien; ils signalent cependant deux zones d'abondance apparentes, à l'est et à l'ouest du plateau continental ivoirien, sans pour autant conclure qu'il s'agisse de deux populations distinctes. Mieux connu, le stock de *Sardinella aurita* semble être réparti entre le Ghana et la zone est de la Côte-d'Ivoire (Mensah, in : ORSTOM, 1976), bien que l'hypothèse de deux sous-stocks, l'un ivoirien et l'autre ghanéen, ne puisse être complètement écartée (Krzej, 1972; FAO, 1980). *Scomber japonicus* présente une répartition similaire à cette dernière espèce (ORSTOM, 1976). Pour les autres espèces, *Brachydeuterus auritus* et les divers (*Carangidae*, *Engraulidae* et *Scombridae*), aucune étude ne permet, à l'heure actuelle, d'infirmier ou de confirmer l'hypothèse d'une homogénéité des stocks ivoiriens.

La délimitation des zones géographiques de répartition des stocks est incertaine. Par conséquent, il est difficile de retenir une échelle spatiale pour étudier la dynamique de l'ensemble des espèces composant l'écosystème pélagique côtier. La première solution consiste à appréhender la zone ivoiro-ghanéenne dans son ensemble. Cette approche n'apparaît pas satisfaisante pour deux raisons majeures :

- *S. aurita*, espèce secondaire dans les captures ivoiriennes, est la seule espèce dont le stock est reconnu comme étant partagé entre les deux zones côtières;
- les statistiques de pêche ghanéennes n'ont pas le degré de fiabilité des données de pêche industrielle de Côte-d'Ivoire, suite à une exploitation pluri-engins beaucoup plus difficile à appréhender.

Une deuxième approche retient comme entité la zone côtière du plateau continental ivoirien et la partie ouest du Ghana (fig. 1). Un tel choix ne va pas cependant sans poser quelques problèmes de fond en terme de dynamique des populations. Ainsi une baisse d'abondance observée en Côte-d'Ivoire, par suite d'une surexploitation locale dans le secteur ghanéen, ne pourra pas être expliquée par des modifications d'exploitation en Côte-d'Ivoire ou par une évolution des conditions environnementales. Ce problème se pose pour le stock de *S. aurita*. Les études menées sur les pêcheries ivoiriennes et ghanéennes montrent cependant que les fluctuations d'abondance et les captures ont connu des variations identiques dans ces deux zones dont les caractéristiques hydroclimatiques sont très proches (ORSTOM, 1976; FAO, 1982).

Tout en reconnaissant le côté pragmatique de ce choix, nous utiliserons cette seconde approche, en considérant l'ensemble des espèces pélagiques. Cette approche plurispécifique minimise les interactions entre les espèces pélagiques et atténue les dominances qui peuvent exister entre les différents stocks (Skud, 1982). Ceci revient à percevoir la biomasse d'un écosystème comme plus stable que ses composantes (Frontier, 1977), ou en d'autres termes qu'une espèce sera partiellement remplacée par une autre si elle se trouve surexploitée (Gar-

cia, 1984). On minimisera ainsi les effets d'un effondrement de stock tel celui de *S. aurita* en 1973 (ORSTOM, 1976), sans pour autant les supprimer. En outre, cette approche plurispécifique présente vraisemblablement d'autres limitations d'ordre écologique; en effet nous sommes en présence d'espèces à longévités différentes qui occupent des niches écologiques variées.

#### Exploitation

Les espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire sont principalement exploitées par les sardiniers-senneurs industriels basés à Abidjan. On dispose d'une description de la flottille réalisée par Marchal (1967). Des quatre espèces les plus fréquentes dans les débarquements, *Sardinella maderensis* et *aurita*, *Scomber japonicus*, *Brachydeuterus auritus*, seule la dernière est également exploitée par la flottille chalutière (environ un tiers des débarquements totaux de cette espèce). La pêche artisanale à la senne tournante se pratique essentiellement en lagune, et n'a étendu son activité en mer que depuis 1981. La méconnaissance des captures du secteur artisanal ainsi que des problèmes rencontrés lors de la collecte des données de la flottille des senneurs n'ont pas permis, pour l'instant, la réactualisation des données après 1981.

Les fluctuations interannuelles des prises (tab. 1) et de la composition spécifique (fig. 4) ont été considérables entre 1966 et 1981. Les prises totales ont varié entre 9 146 et 34 457 tonnes (tab. 1). Les captures de *S. maderensis* ont oscillé entre 5 539 t et 18 335 t. *S. aurita* et *S. japonicus* ont disparu des captures en 1973, et seules les prises de *S. aurita* se sont remises à croître à partir de 1975 (tab. 1). Des deux espèces de sardinelle, *S. maderensis* représente en moyenne 50 % des prises (moyenne 1966-1981), *S. aurita* et *B. auritus* assurent respectivement 20 et 14 % du total, les 16 % restant sont composés de *Scombridae*, *Carangidae* et *Engraulidae* (fig. 4).

L'exploitation des espèces pélagiques côtières de la Côte-d'Ivoire se caractérise donc par des variations quantitatives et qualitatives des débarquements extrêmement importantes.

Tableau 1

Évolution des prises (en tonnes), des efforts de pêche (24 h de recherche) et des PUE (tonnes par 24 h de recherche) des différentes espèces pélagiques Côte-d'Ivoire exploitées par les senneurs abidjanais entre 1966 et 1981.

Catch (in metric tons), fishing effort (24 h-search) and CPUE (in metric tons per 24 h-search) for different pelagic species exploited by Ivorian purse seiners Ivory Coast between 1966 and 1981.

Années	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981
Prises totales	23 468	34 457	29 100	23 652	26 886	28 743	28 564	9 146	11 095	11 568	17 434	24 605	20 826	18 301	14 543	21 000
Prises <i>S. maderensis</i>	9 346	12 253	14 012	6 382	5 991	9 227	11 518	5 539	7 610	8 637	12 407	18 335	11 598	15 566	8 421	9 146
Prises <i>S. aurita</i>	5 258	7 506	4 296	6 732	10 908	4 932	8 381	181	268	10	1 506	1 046	3 795	455	1 811	8 300
Prises* <i>B. auritus</i>	3 662	6 712	5 225	2 769	3 603	2 789	3 086	1 395	1 859	1 860	2 582	3 635	1 480	1 356	2 661	2 100
Prises <i>S. Japonicus</i>	341	2 356	582	1 064	2 652	5 241	3 513	217	61	1	11	0	6	0	0	0
Prises divers	4 816	5 631	4 985	6 706	3 733	6 554	2 066	1 813	1 296	1 060	928	1 483	947	924	1 650	1 100
Effort	3 420	3 746	4 073	3 616	5 716	5 484	3 930	2 483	2 024	1 768	1 824	2 003	2 200	2 681	2 409	2 100
PUE totale	7,73	10,13	7,34	5,59	4,78	5,14	6,69	3,20	4,94	8,11	11,40	13,07	10,18	6,85	5,75	6,19

\* Les prises chalutières ne sont pas prises en compte.

\* Trawlers catch are not included.

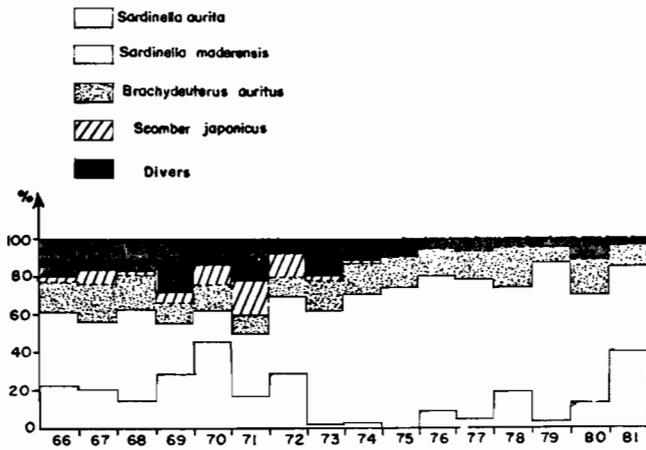


Figure 4  
Pourcentages annuels des différentes espèces pélagiques côtières dans les captures totales des senneurs abidjanais, de 1966 à 1981.  
Annual percentage of the coastal pelagic species in the purse seiners catch of Abidjan, from 1966 to 1981.

### Calcul d'un indice d'abondance

Le calcul des PUE (Prises par Unité d'Effort) a pour but d'obtenir un indice d'abondance de la biomasse des espèces pélagiques. Si les prises sont parfaitement connues (elles sont enregistrées de façon exhaustive dès l'arrivée des senneurs au port), la mesure de l'effort de pêche est beaucoup plus délicate à définir. De nombreux auteurs se sont penchés sur le choix d'une unité d'effort spécifique aux espèces pélagiques (Pella, Psaropoulos, 1975; Laurec, Le Guen, 1977; Fonteneau, 1978; Fréon, 1980). Il apparaît que le temps de recherche ou temps passé à rechercher activement du poisson constitue le meilleur indice de densité apparente. Il s'estime en déduisant du temps de mer l'ensemble des temps morts (temps de sortie et de rentrée au port, de manœuvre de la senne, de repos en mer). La récolte des données de base qui ont été utilisées dans ces calculs est décrite par Fonteneau et Marchal (1970).

Les PUE sont calculées sur la base de la quinzaine et pour chacune des zones de pêche situées devant la Côte-d'Ivoire et la partie ouest du Ghana (fig. 1). Une PUE par quinzaine est ensuite obtenue en moyenne les PUE des différents secteurs où il y a eu capture. Enfin un indice annuel est calculé en moyennant les différents indices de chacune des quinzaines.

Plusieurs remarques s'imposent lorsque l'on suit l'évolution de 1966 à 1981 des efforts de pêche et des PUE ainsi calculés (tab. 1) :

- deux périodes s'opposent lorsque l'on considère les temps de recherche de l'ensemble de la flottille des senneurs : la période avant 1973 et la période récente (fig. 5). Entre 1966 et 1972, l'effort de pêche était soutenu aux alentours de 4280 jours de recherche (moyenne 1966-1972), il a diminué de moitié à partir de 1973 (2178 jours, moyenne 1973-1981), le nombre de senneurs ayant considérablement diminué;

- de fortes PUE ne sont pas nécessairement associées à de faibles efforts. Ceci se traduit sur la figure 6 par une pauvre relation entre la PUE et l'effort de pêche. La variabilité de celle-ci, notamment pour les bas niveaux d'efforts, est en effet extrêmement importante.

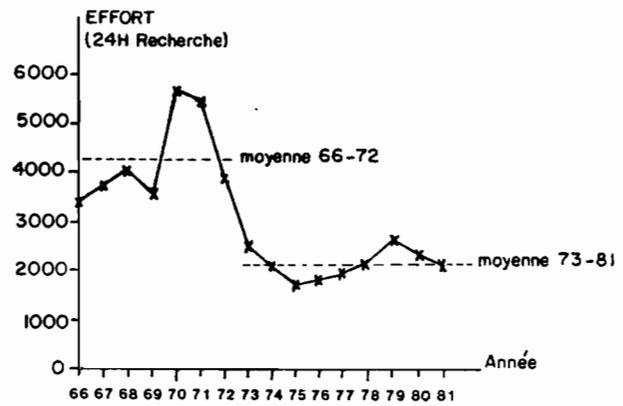


Figure 5  
Évolution des temps de recherche (par 24 h) de la flottille des senneurs abidjanais, de 1966 à 1981.  
Evolution of searching time (per 24 h) of the purse seiner of Abidjan, from 1966 to 1981.

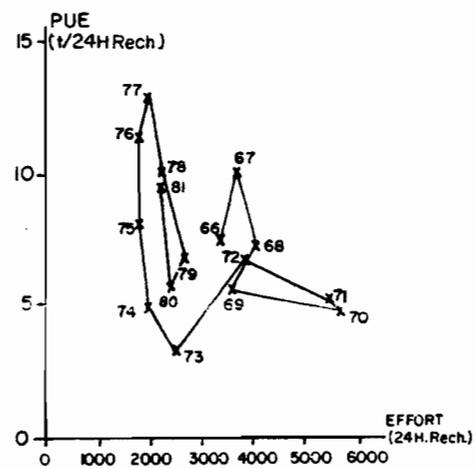


Figure 6  
Relations entre les PUE (prises par unité d'effort, en tonnes par 24 h de recherche) des espèces pélagiques côtières et l'effort de pêche (par 24 h de recherche) de la flottille des senneurs abidjanais.  
CPUE (catch per unit of effort, in tons per 24 h of search) for coastal pelagic species versus effort (per 24 h of search) for the purse seiner fleet of Abidjan.

### CHOIX D'UN MODÈLE

Les remarques précédentes sur les relations entre les PUE, les prises et l'effort de pêche, semblent indiquer que la variation d'abondance des espèces pélagiques et des prises en Côte-d'Ivoire ne peut être décrite de façon satisfaisante en utilisant uniquement l'effort de pêche comme variable explicative. C'est pourquoi nous avons choisi d'introduire une composante climatique dans les modèles globaux. On trouvera une liste des principales formulations mathématiques de ce type de modèle dans Fréon (1986). Nous détaillerons en premier lieu la formulation et les caractéristiques du modèle utilisé.

#### Formulation mathématique à l'équilibre

L'équation différentielle décrivant les variations relatives instantanées de la biomasse exploitée a été généralisée par Pella et Tomlinson (1969). Cette relation com-

bine un terme « naturel » d'évolution de la biomasse et un terme dû à la pêche :

$$\frac{1}{B_e} \frac{dB_e}{dt} = HB_e(m-1) - K - \frac{qf}{\text{terme « naturel »}} - \frac{qf}{\text{action de la pêche}}$$

avec :  $B_e$ , biomasse exploitée;  $H$ ,  $K$ ,  $m$ , constantes;  $q$ , capturabilité;  $f$ , effort de pêche.

Le modèle exponentiel (Fox, 1970) sera retenu ici, car il fournit des niveaux d'abondance non nuls pour des efforts élevés, ce qui semble mieux se justifier qu'un modèle de Schaefer, dans le cadre d'une approche plurispécifique. C'est un cas particulier du modèle général où l'expression de la PUE à l'équilibre de l'année  $i$  peut être formulée par l'équation (Laurec, Le Guen, 1981) :

$$PUE_i = qe^{(K/H) + (qf/H)} \quad (1)$$

La biomasse vierge ( $B_v$ ), ou niveau d'abondance d'un stock inexploité, est alors égale à :

$$B_v = e^{K/H} \quad (2)$$

Admettons maintenant que cette biomasse ne soit pas constante mais fluctue en fonction des conditions climatiques (notées  $CLIM_i$ ,  $i$ =indice annuel). On peut traduire cette dépendance vis-à-vis des facteurs environnementaux en introduisant un terme linéaire dans l'équation (2) :

$$B_v = \bar{B}_v (1 + b \cdot CLIM_i) = e^{K/H} \quad (3)$$

Avec :  $\bar{B}_v$ , biomasse vierge moyenne théorique (définie sous des conditions climatiques moyennes);  $b$ , constante.

D'après (3)  $K = H \text{ Log } [\bar{B}_v (1 + b \cdot CLIM_i)]$  en remplaçant dans (1) on obtient :

$$PUE_i = qe^{(q \cdot f/H)} \bar{B}_v (1 + b \cdot CLIM_i),$$

équation qui peut se simplifier par la reparamétrisation suivante conduisant à l'un des modèles envisagés par Fréon (1984).

$$PUE_i = e^{-A_0 \cdot f^i} \cdot (A + B \cdot CLIM_i) \quad (4)$$

avec :  $PUE_i$ , prise par unité d'effort;  $f_i$ , effort de pêche;  $CLIM_i$ , indice climatique;  $i$ , indice annuel;  $A_0$ ,  $A$ ,  $B$ , constantes.

### Caractéristiques du modèle

Une famille de courbes permet de suivre l'évolution des PUE en fonction de l'effort de pêche (fig. 7). Chacune de ces courbes correspond à une situation climatique donnée.

Sur la figure 7, on constate que la variabilité des PUE due au climat varie en fonction des niveaux d'effort (segment AB supérieur à CD). D'un point de vue biologique, ce type de comportement apparaît vraisemblable pour diverses raisons. Les mécanismes environnementaux peuvent influencer sur l'abondance des espèces à de multiples niveaux du cycle biologique. Les stades jeunes (œufs, phase larvaire, alevins...) sont cependant

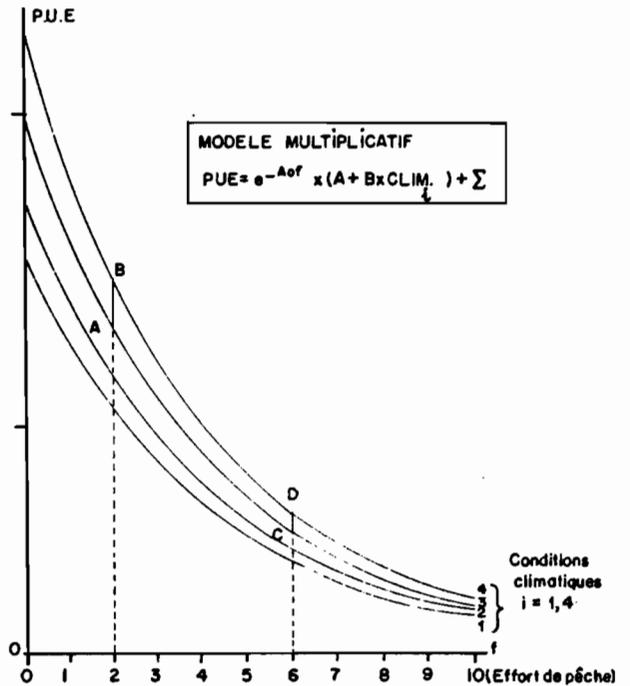


Figure 7  
Schéma théorique (échelles arbitraires) de l'évolution des PUE (prises par unité d'effort) en fonction de l'effort de pêche pour quatre situations climatiques différentes.  
Theoretical diagram (arbitrary scale) of CPUE (catch per unit of effort) versus effort for four different climatic situations.

reconnus comme étant les plus sensibles à des variations de l'environnement (Bakun, Parrish, 1980; Lasker, Sherman, 1981; Blaxter, Hunter, 1982). Ainsi, un stock réduit par un accident climatique conservera le plus souvent son potentiel de reproduction, la biomasse d'individus âgés n'étant pas ou peu touchée (Garcia, 1984). Pour de faibles niveaux d'effort, ce stock pourra récupérer des niveaux de biomasse élevés sous des conditions climatiques favorables, et présentera ainsi des variations d'abondance importantes (partie gauche des courbes). Au contraire, dans la partie droite des courbes, l'effort de pêche est important, et tend à abaisser le potentiel de reproduction du stock rajeuni par l'exploitation. Les fluctuations d'abondance dues à la variabilité climatique auront alors tendance à être plus faibles, le facteur pêche devenant alors prédominant.

Le modèle multiplicatif est un prolongement des modèles globaux classiques intégrant une composante environnementale. Si son comportement satisfait, a priori, un certain nombre de considérations biologiques et dynamiques empiriques, il est probable que d'autres types de modèles intégrant une action des variables climatiques non seulement sur le niveau de biomasse mais aussi sur la capturabilité pourraient être développés, mais ceci reste, en l'état actuel de nos connaissances de la pêcherie, un luxe théorique. En effet les séries ne comportent que 16 années d'observations, et le nombre de paramètres doit donc être restreint.

### Choix des variables à considérer et estimation des paramètres

Les espèces pélagiques côtières, notamment les sardinelles, font partie des maillons intermédiaires de la chaîne trophique, puisqu'elles sont phytoplanctonophages et

zooplanctonophages (Dia, 1972; Nieland, 1982). Leur alimentation est tributaire de la production primaire qui, dans une zone d'upwelling, est en relation directe avec les apports en sels nutritifs. Ainsi, on admet (ORSTOM, 1976) « qu'un fort upwelling puisse accroître la biomasse du stock, soit en provoquant la croissance accélérée des individus, soit en diminuant la mortalité naturelle, soit en agissant sur ces deux types de paramètres ». Si le rôle des upwellings dans l'alimentation de ces espèces peut paraître clair, les liaisons entre les processus climatiques et leurs conséquences sur d'autres aspects de la biologie et de la dynamique des espèces sont extrêmement complexes et difficiles à interpréter (Bakun, Parrish, 1980), l'action d'un enrichissement du milieu pouvant agir à de nombreux stades de la vie d'une espèce et de multiples façons. Les données biologiques qui pourraient permettre d'approfondir un quelconque raisonnement sont sommaires. En effet, aucune étude n'a permis de préciser correctement les périodes de pontes de ces espèces. Seuls des travaux ponctuels ont identifié pour *S. maderensis* (FAO, 1974), et pour *S. aurita* (FAO, 1982), des périodes de ponte correspondant aux saisons d'upwellings. Les zones de ponte coïncident pour la première espèce avec la répartition des zones de pêche (FAO, 1974); pour la seconde espèce il apparaîtrait que la principale zone de ponte se situe au Ghana (ORSTOM, 1976). Il a de plus été observé que l'abondance des larves était fonction de l'intensité de l'upwelling (FAO, 1980). Pour les autres espèces, aucune hypothèse ne peut être formulée concernant la reproduction. *S. aurita* est recrutée dès l'âge d'un an (FAO, 1982). Il semblerait qu'il en soit de même pour les autres pélagiques, ou tout du moins que ces espèces sont recrutées généralement tôt, vers un an. La phase d'exploitation couvre une, voire deux classes d'âge.

Après ces quelques remarques, l'intérêt de tenir compte des conditions environnementales de l'année en cours, mais aussi de celles de l'année précédente, apparaît clairement.

Le modèle empirique que nous envisageons intégrera les conditions climatiques de l'année *i* et *i* - 1 et l'effort de pêche. L'équation de base, reprenant la formulation (4) sera écrite sous la forme :

$$PUE_i = e^{-A_0 \cdot f_i} (A + B \cdot UPW_i + C \cdot UPW_{i-1}) \quad (5)$$

avec  $UPW_i$  et  $UPW_{i-1}$ , valeur de l'indice d'upwelling pour l'année de la pêche (notée *i*) et de l'année précédente (notée *i* - 1).

Les programmes d'estimation des paramètres ont été écrits à l'aide du logiciel Genstat. L'optimisation des paramètres dans le domaine non-linéaire suit une méthode adaptée de celle de Newton (Genstat, 1980) sans pondération des résidus.

## RÉSULTATS

### Contribution relative des variables du modèle

Nous commenterons successivement cinq cas de figures (fig. 8.1 à 8.5) correspondant à l'introduction dans le modèle des différentes variables explicatives retenues : effort de pêche, indices d'upwelling de l'année en cours et (ou) de l'année précédente. La comparaison des différents ajustements permettra d'apprécier les contributions relatives de chacune des variables. Les résidus (valeurs observées moins valeurs prédites) sont présentées pour chacun des ajustements. Les estimations des paramètres (moyenne et écarts-types) sont données dans le tableau 2.

*Variable explicative : l'effort de pêche (fig. 8.1, tab. 2 : modèle n° 1)*

L'effort de pêche de l'année en cours, à lui seul, explique très mal les variations de PUE comme en témoigne le mauvais ajustement obtenu (les résidus sont importants et seulement 18 % de la variance totale est expliquée). La prise en compte de l'effort de pêche de l'année précédente (non présenté ici), qui peut se justifier dans le cas où deux classes d'âge sont pleinement exploitées, n'apporte aucune amélioration notable. Par la suite, les ajustements qui retiennent comme variable l'effort de pêche ne tiendront compte que de celui de l'année en cours.

*Variables explicatives : indices d'upwelling des années *i* et *i* - 1 (fig. 8.2, tab. 2 : modèle n° 2)*

Les variations d'indice d'upwelling permettent, à elles seules, d'extraire 48 % de la variance totale des PUE observées. Les indices climatiques expliquent donc beaucoup mieux la variabilité observée dans les données, que ne le permet la seule connaissance de l'effort de pêche.

Les coefficients des indices d'upwelling sont significatifs et tous deux négatifs. Des conditions climatiques favorables (fort refroidissement) ont par conséquent un effet bénéfique en terme d'accroissement de la PUE. Ceci corrobore les hypothèses faites précédemment. L'indice

Tableau 2

Valeurs des paramètres et des écarts-types (seuil 5 %) des différents modèles explicatifs des variations de PUE.

Values of parameters and standard errors (5 %) for the different explicative models of CPUE variations.

Modèles	N°	Valeur des paramètres et de leurs écarts-types (S. E.)								% de la variance totale expliquée par le modèle
		AO	S. E. <sub>AO</sub>	A	S. E. <sub>A</sub>	B	S. E. <sub>B</sub>	C	S. E. <sub>C</sub>	
$PUE = A e^{-A_0 \cdot f} + \Sigma_1$	1	$1,3 \times 10^{-4}$	$0,9 \times 10^{-4}$	11,03	2,82	-	-	-	-	18
$PUE = A + B \cdot UPW_i + C \cdot UPW_{i-1} + \Sigma_2$	2	-	-	13,84	1,97	-0,090	0,033	-0,064	0,030	48
$PUE = e^{-A_0 \cdot f} (A + B \cdot UPW_i) + \Sigma_3$	3	$1,2 \times 10^{-4}$	$0,6 \times 10^{-4}$	16,04	3,18	-0,123	0,047	-	-	50
$PUE = e^{-A_0 \cdot f} (A + C \cdot UPW_{i-1}) + \Sigma_4$	4	$1,6 \times 10^{-4}$	$0,8 \times 10^{-4}$	16,07	4,33	-	-	-0,104	0,057	40
$PUE = e^{-A_0 \cdot f} (A + B \cdot UPW_i + C \cdot UPW_{i-1}) + \Sigma_5$	5	$1,4 \times 10^{-4}$	$0,5 \times 10^{-4}$	20,67	3,20	-0,129	0,036	-0,099	0,035	73

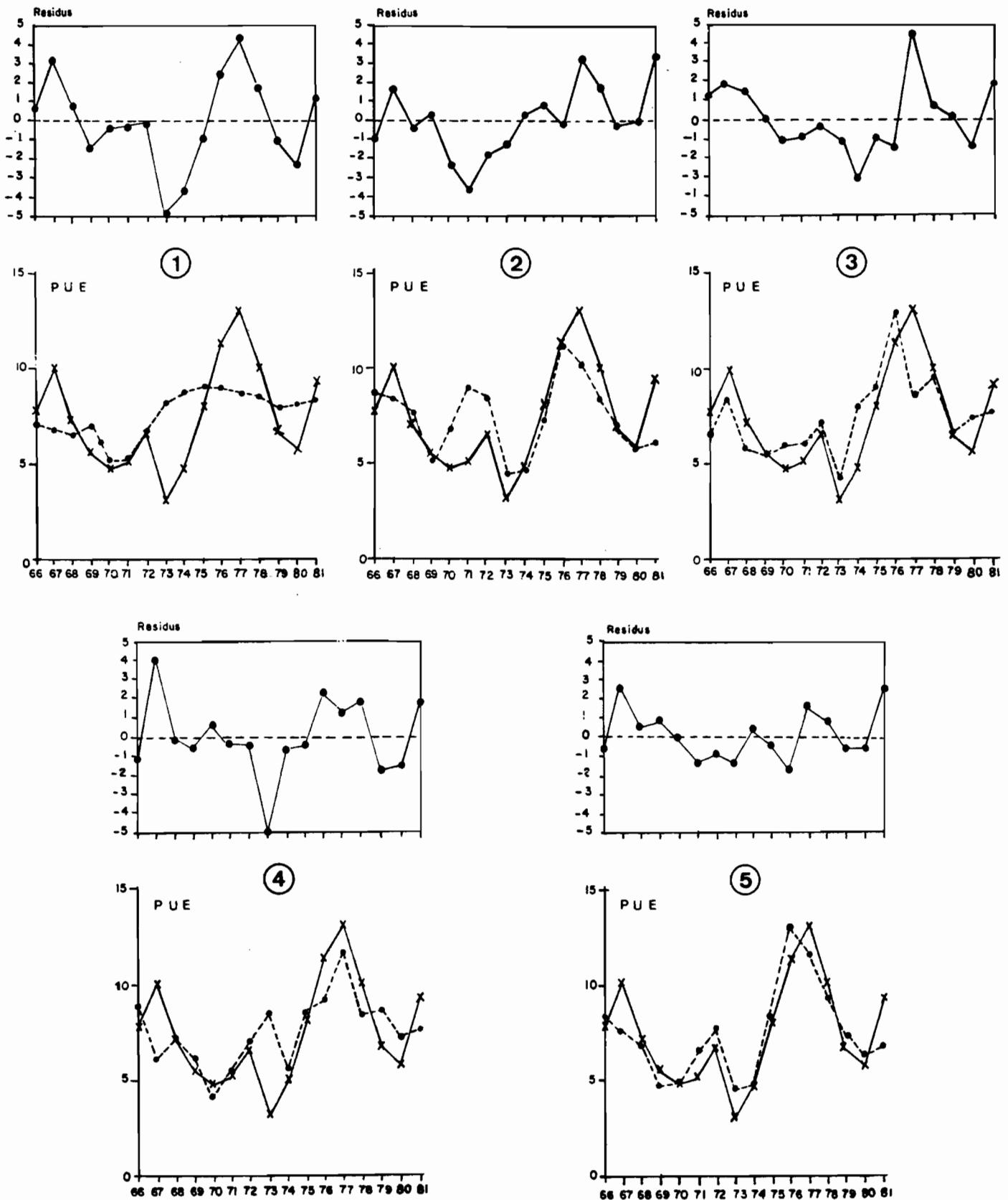


Figure 8

Évolution des PUE (prises par unité d'effort) entre 1966 et 1981, valeurs observées (trait plein) et valeurs ajustées (trait pointillé) par le modèle utilisant les paramètres suivants :

- 1) effort de pêche seul;
- 2) indices d'upwelling année  $i$  et  $i-1$  seuls;
- 3) effort et indice d'upwelling année  $i$ ;
- 4) effort et indice d'upwelling année  $i-1$ ;
- 5) effort et indice d'upwelling année  $i$  et  $i-1$ .

CPUE evolution (catch per unit of effort) from 1966 to 1981, observed values (solid line) and adjusted values (dashed line) by the model using the following parameters:

- 1) effort only;
- 2) upwelling indices, year  $i$  and  $i-1$  only;
- 3) effort and upwelling index, year  $i$ ;
- 4) effort and upwelling index, year  $i-1$ ;
- 5) effort and upwelling indices, year  $i$  and  $i-1$ .

d'upwelling de l'année en cours a une contribution relative plus importante que celle de l'année précédente.

*Variables explicatives : effort de pêche et indices d'upwelling de l'année  $i$  (fig. 8.3, tab. 2 : modèle n° 3)*

Tenir compte des données d'effort et des indices climatiques de l'année en cours permet de décrire relativement bien les variations de PUE (50 % de la variance est expliquée), bien que les valeurs ajustées avec ce modèle divergent notablement des valeurs observées en 1974 et 1977.

*Variables explicatives : effort de pêche et indice d'upwelling de l'année  $i-1$  (fig. 8.4, tab. 2 : modèle n° 4)*

Le modèle permet, comme précédemment, une description assez satisfaisante de l'évolution des PUE entre 1966 et 1981, à l'exception des années 1967, 1973 et 1976 où les résidus sont importants.

*Variables explicatives : effort de pêche et indices d'upwelling de l'année  $i$  et  $i-1$  (fig. 8.5, tab. 2 : modèle n° 5)*

Le modèle prenant en compte l'effort de pêche et les indices climatiques de l'année  $i$  et  $i-1$  permet d'ajuster de façon satisfaisante les données calculées aux données observées, 73 % de la variance totale se trouve ainsi expliquée. Les résidus sont faibles, ils représentent en moyenne 7 % des valeurs observées pour les PUE. Ils ne présentent pas de tendance, en effet le coefficient de corrélation de rang de Spearman appliqué aux résidus ( $r_s=0.13$ ) n'est pas significatif au seuil de 5 %. Ce modèle semble donc pertinent pour décrire les variations des PUE.

## DISCUSSION

A partir de ces différents ajustements, certaines hypothèses peuvent être avancées concernant la dynamique des stocks de petits pélagiques côtiers de Côte-d'Ivoire :

– l'approche globale classique utilisant l'effort de pêche comme seule variable explicative des variations de PUE observées est insuffisante (fig. 8.1);

– le choix, fait *a priori*, d'introduire des variables climatiques caractérisant l'intensité de l'upwelling, s'est révélé judicieux. La contribution des paramètres climatiques est déterminante pour comprendre l'évolution des PUE (fig. 8.2);

– des considérations écologiques nous avaient amenés à prendre en compte les conditions climatiques lors de l'année de la pêche et de l'année précédente. Les contributions relatives de ces deux variables se sont révélées significatives. Cependant les PUE sont expliquées certaines années tantôt par l'une ou l'autre de ces deux variables. Le fait que ces variables ne semblent pas agir de façon uniforme sur toute la série mérite d'être approfondi par l'étude détaillée des figures 8.3 et 8.4.

Les années 1967, 1973 et 1976, chacune caractérisée par une forte anomalie climatique (fig. 3), illustrent particulièrement bien l'impact de l'upwelling de l'année en cours sur les PUE. En 1967 et 1976, les conditions

climatiques ont été particulièrement favorables (fort upwelling; fig. 3). Pour ces années, les PUE sont correctement expliquées par le modèle prenant en compte l'indice de l'année en cours (fig. 8.3), et l'ajustement est mauvais si l'on utilise l'indice de l'année  $i-1$  (fig. 8.4). Le mécanisme inverse s'observe en 1973, année où l'upwelling a été très faible (fig. 3). Les mauvaises conditions climatiques de 1973 sont probablement à l'origine des faibles niveaux de PUE observés cette année-là.

Cependant, la seule connaissance de l'effort de pêche et de l'upwelling de l'année en cours n'est pas suffisante pour expliquer l'évolution des PUE. Ainsi de forts résidus sont observés pour les années 1974 (résidu négatif), 1968 et 1977 (résidu positif; fig. 8.3). Ces années sont caractérisées par un indice d'upwelling proche de la moyenne, mais sont précédées d'un événement climatique exceptionnel dont l'action sur les PUE de l'année a été décrite précédemment.

Les PUE de 1968 et 1977 sont sous-estimées par le modèle intégrant l'effort de pêche et les conditions climatiques de l'année en cours. Dans ce cas, le modèle n'intègre pas, vraisemblablement, les effets bénéfiques des conditions climatiques de 1967 ou de 1976 sur le recrutement (fig. 8.3). Le modèle prenant en compte l'indice de l'année précédente et l'effort de pêche de l'année en cours nous donne au contraire un ajustement correct pour les années 1968 et 1977 (fig. 8.4). Inversement, le faible upwelling de 1973 eut des répercussions négatives sur les PUE en 1974 (fig. 8.4).

Ces quelques remarques sur l'interprétation de la qualité des ajustements pour certaines années corroborent l'intérêt qu'il y a d'intégrer dans ce type de modèle l'effort de pêche, les conditions environnementales lors de la pêche, mais aussi celles de l'année du recrutement. L'ajustement réalisé à l'aide de ces trois variables permet de décrire de façon satisfaisante l'évolution des PUE entre 1966 et 1981 (fig. 8.5).

Si les différents résultats du modèle nous ont amenés à spéculer sur certains aspects de la dynamique des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire, il faut reconnaître que seule une approche plus détaillée de ces problèmes pourrait confirmer les hypothèses qui ont été avancées.

## CONCLUSION

Les prélèvements réalisés par la pêche ont tendance à maintenir les populations de poissons pélagiques dans un état juvénile. La stabilité de ces écosystèmes jeunes est alors grandement tributaire des apports énergétiques, eux-mêmes fonction de conditions climatiques très fluctuantes. A l'échelle annuelle, la réponse dynamique à de tels « stress » condamne ces ressources à l'instabilité. Le modèle que nous avons proposé permet d'expliquer les variations de PUE observées en fonction de l'effort de pêche et des fluctuations d'indices d'upwelling. Si l'importance de la variabilité climatique sur les stocks de petits pélagiques côtiers de Côte-d'Ivoire a ainsi pu être soulignée, il n'en demeure pas moins que d'autres types de modèles, autorisant par

exemple une forte variabilité des PUE pour un niveau d'exploitation élevé, auraient pu être envisagés. Cependant, la qualité des données, le nombre des observations et l'étendue restreinte de la gamme des efforts observés ne permettent pas d'identifier sans ambiguïté un modèle parmi une famille de modèles relativement voisins.

Définir l'impact de l'environnement sur l'évolution d'un écosystème est un problème complexe qui nécessite de connaître les multiples interactions existant entre les différentes composantes, physiques et biologiques. En l'état actuel de nos connaissances, seule une schématisation extrême a pu être envisagée. Pour les stocks étudiés, il semble que les effets de l'environnement se font particulièrement sentir à deux niveaux très différents du cycle biologique des espèces :

— en premier lieu, des relations existent entre les facteurs climatiques et le recrutement. L'intensité de l'upwelling évalue alors cette influence. A un fort upwelling correspond une quantité importante de nourriture rendue disponible, cette nourriture abondante pourra alors favoriser la survie et le développement larvaire et ensuite celui des jeunes; le raisonnement inverse s'applique à un faible upwelling. Les résultats obtenus montrent que ce paramètre est particulièrement important lors d'une forte anomalie climatique;

— l'environnement semble également avoir une influence directe sur la disponibilité du poisson. En outre, une grande abondance de nourriture favorisera l'accroissement de la biomasse pélagique. Étant donné l'imbrication étroite de ces deux phénomènes et l'impos-

sibilité de les dissocier par la simple mesure d'une PUE, il est difficile de dire dans quelle mesure les PUE reflètent alors l'abondance apparente ou réelle des stocks. Ce problème, déjà soulevé par Binet (1982), apparaît comme crucial lorsqu'on tente de gérer les stocks. Les résultats qui ne prétendent aucunement résoudre ce problème, ont montré que ces facteurs, ou l'un d'eux, doivent jouer un rôle important pour comprendre l'évolution des PUE.

Nous ne prétendons pas, à partir d'une analyse aussi globale, démontrer les mécanismes de l'impact de l'upwelling et de la pêche sur les stocks, ce qui serait contredire la nature même de ce type d'approche. Nous pensons seulement que les remarques faites à partir des ajustements permettent, dans une certaine mesure, d'orienter les recherches sur les relations pêche-climat de façon plus sérieuse.

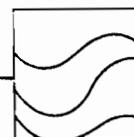
### Remerciements

Les auteurs sont très reconnaissants à Pierre Fréon, Francis Laloë et Denis Binet pour l'aide apportée et les nombreuses discussions qui ont permis l'aboutissement de ce travail. Celui-ci n'aurait pu être réalisé sans le soutien des directeurs des Centres de Recherches Océanographiques d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) et de Dakar-Thiaroye (Sénégal), et du Département d'halieutique de l'ORSTOM. Les calculs numériques ont été réalisés au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (Sénégal) avec l'aide de F. Laloë.

### RÉFÉRENCES

- Bakun A., 1973. Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-1971, US Dep. Commerce, *NOAA Tech. Rep. NMFS SSFAF*, 671, 103 p.
- Bakun A., 1978. Guinea Current upwelling, *Nature*, 271, 147-150.
- Bakun A., Parrish R. H., 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions, in: *Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes*, Lima, Peru, 20 April-5 May 1980, IOC Workshop Rep. 28, UNESCO, Paris, 67-104.
- Baron J. C., 1968. Étude préliminaire des protéines du cristallin de deux espèces de Sardinelles (*S. aurita*, *S. eba*), *Doc. Sci. Prov., CRO Abidjan*, 28, 21 p.
- Baron J. C., 1969. Note sur le sang de *Sardinella eba*, *Doc. CRO Abidjan*, non référencé, 17 p.
- Belvéze H., 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries, *Thèse Doct. État, Univ. Bretagne Occidentale*, 532 p.
- Belvéze H., Erzini K., 1983. The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*S. pilchardus* Walbaum) in the Moroccan Atlantic fishery, *FAO Fish. Rep. FAO Inf. Pesca.*, 292, 2, 285-328.
- Ben Tuvia A., 1959. Fluctuations in the stock of *Sardinella aurita* and its dependence on temperature and rain. *Proc. the World Scientific Meeting on the biology of sardines and related species*, Rome 14-21 September, Vol. 3, 1193-1203.
- Bertalanffy L. von, 1973. *Théorie générale des systèmes*, Dunod, ed., 1<sup>re</sup> édition, 298 p.
- Binet D., 1976. Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 14, 4, 301-326.
- Binet D., 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche des *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche, *Oceanol. Acta*, 5, 4, 443-452.
- Binet D., 1983. Phytoplankton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinée, *Oceanogr. Trop.*, 18, 2, 331-335.
- Blaxter J. H. S., Hunter J. R., 1982. *The biology of clupeoid fishes, Advances in marine biology*, Academic Press, London and New York, Vol. 20, 1-223.
- Dia A. K., 1972. Étude de la nutrition de certains clupéidés de Côte-d'Ivoire, *Rapp. Sci. UNDP/SF/288/IVC6 Abidjan*, RS11/72.
- Doubleday W. G., 1976. Environmental fluctuations and fisheries management, ICNAF selected papers, n° 1, 141-150.
- FAO, 1984. Rapport terminal du projet FI : DP/IVC/66/506 : Étude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers. Conclusions et recommandations, FAO, Rome, 72 p.
- FAO, 1980. Rapport du groupe de travail *ad hoc* sur les sardinelles des côtes de Côte-d'Ivoire - Ghana - Togo, COPACE/PAGE, Sér. 80/21 (Fr.), FAO Rome, 73 p.
- FAO, 1982. Report of the ad hoc working group on *Sardinella* off the coast of Ivory Coast-Ghana-Togo, CEECAF/TECH/82/40 (En), 72 p.
- Fonteneau A., 1978. Analyse de l'effort de pêche des thonnières sénégalaises franco-ivoiro-sénégalaises, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 16, 3-4, 285-307.
- Fonteneau A., Marchal E. G., 1970. Récolte, stockage et traitement des données statistiques relatives à la pêche des sardiniers (filet tournant) en Côte-d'Ivoire, *Doc. Sci., CRO Abidjan*, 1, 21-30.
- Fox W. W., 1970. An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1, 80-88.
- Fréon P., 1980. Choix d'une unité d'effort de pêche pour les flottilles sardinières semi-industrielles et artisanales au Sénégal, *Doc. Sci. CRO, Abidjan*, 11, 1, 1-35.
- Fréon P., 1983. Production models as applied to substocks depending on upwelling fluctuations, in: Proc. expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, edited by G. D. Sharp and J. Csirke, *FAO Fish Rep.*, 292, 3, 1047-1066.

- Fréon P.**, 1984. Des modèles de production appliqués à des fractions de stocks dépendantes des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal), *Océanogr. Trop.*, **19**, 1, 67-94.
- Fréon P.**, 1986. Réponses et adaptation des stocks de clupeïdes d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal, *Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II*.
- Frontier S.**, 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, **8**, 4, 445-464.
- Garcia S.**, 1984. Les problèmes posés pour l'aménagement des ressources instables, *Conférence présentée lors de l'atelier DANIDA/FAO/COPACE sur l'aménagement et le développement des pêches, Santa Cruz de Ténérife*, 1-10/6/83, FAO Rome, 30 p.
- GENSTAT**, 1980. *A general statistical program*, Lawes Agricultural Trust (Rothamsted Experimental Station), Harpenden, Hertfordshire, UK.
- Graham M.**, 1935. Modern theory of exploiting a fishery and application to North Sea trawling, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, **10**, 2, 264-274.
- Hartsuikjer L.**, 1972. Analysis of the biometric data from samples of *Sardinella eba* and *Sardinella aurita*. Projet de développement de la pêche pélagique côtière, FAO/PNUD RS 9/72, 12 p.
- Hem S.**, 1976. État des stocks pélagiques côtiers en Côte-d'Ivoire, *Doc. Sci. CRO Abidjan*, **7**, 2, 29-47.
- Houghton R. W.**, 1976. Circulation and hydrographic structure over the Ghana continental shelf during the 1976 upwelling, *J. Phys. Oceanogr.*, **6**, 909-924.
- Krzej S.**, 1971. Étude de la distribution et de l'abondance des larves de clupéïdes sur le plateau continental ivoirien durant la période 1971-1972. Projet de développement de la pêche pélagique côtière, FAO/PNUD RS 6/72, 15 p.
- Lasker R., Sherman K.** (eds), 1981. The early life history of fish: recent studies, *Rapp. PV Cons. Int. Explor. Mer*, **178**, 607 p.
- Lasker R., MacCall A.**, 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California, CNC/SCOR, *Proc. Joint Oceanographic Assembly 1982. General Symposium*, Canadian National Committee Scientific on Oceanic Research, Ottawa, Ontario, 110-120.
- Laurec A., Le Guen J. C.**, 1977. Prises par unité d'effort des senneurs et abondance : impact des structures fines, *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **7**, SCRS/77/97, 1, 30-54.
- Laurec A., Le Guen J. C.**, 1981. Dynamique des populations marines exploitées, concepts et modèles. Tome I, *Rapp. Sci. Tech. CNEOX*, **45**, 117 p.
- Marshall B. E.**, 1982. The influence of river flow on pelagic sardine catches in lake Kariba, *J. Fish. Biol.*, **20**, 4, 465-469.
- Marchal E. G.**, 1967. La pêche des sardinières ivoiriens en 1966. *Doc. Sci. Prov. CRO Abidjan*, **19**, 26 p.
- Marchal E. G., Picaut J.**, 1977. Répartitions et abondance évaluées par échantillonnage des poissons du plateau ivoiro-ghanéen en relation avec les upwellings locaux, *J. Rech. Océanogr.*, **2**, 4, 39-57.
- May R. M.** (eds), 1984. *Exploitation of marine communities, Dahlem Konferenzen*, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, 366 p.
- May R. M., Beddington J. R., Horwood J. W., Shepherd J. G.**, 1978. Exploiting natural populations in an uncertain world, *Math. Biosci.*, **42**, 219-252.
- Morlière A.**, 1970. Les saisons marines devant Abidjan, *Doc. Sci. CRO Abidjan*, **1**, 1-15.
- Nieland H.**, 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast of Senegal, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **180**, 369-373.
- ORSTOM**, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes, Fishery Research Unit Tema, Centre de Recherches Océanographiques Abidjan, ORSTOM, 62 p.
- Pella J. J., Tomlinson P. K.**, 1969. A generalized stock production model, *Bull. IATTC*, **13**, 419-496.
- Pella J. J., Psaropoulos C. T.**, 1975. Measures of tuna abundance from purse seine operations in the Eastern Pacific Ocean adjusted from fleet wide evolution of an increasing fishing power, 1960-1971, *Bull. IATTC*, **16**, 4, 283-399.
- Picaut J.**, 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic, *J. Phys. Oceanogr.*, **13**, 18-37.
- Saville A.**, 1980. The assessment and management of pelagic fish stocks, A Symposium held in Aberdeen 3-7 juillet 1978, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **177**, 157 p.
- Sharp G. D., Csirke J.** (eds), 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica, 18-29 April 1983, *FAO Fish. Rep.*, **291**, 2 and 3, 1224 p.
- Shepherd J. G., Pope J. G., Cousens R. D.**, 1984. Variations in fish stocks and hypothesis concerning their links with climate, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **185**, 255-267.
- Sissenwine M. P.**, 1984. Why do fish populations vary?, in: *Exploitation of marine communities*, edited by R. M. May, Dahlem Konferenzen, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, 59-94.
- Skud B. E.**, 1982. Dominances in fishes: the relation between environment and abundance, *Science, Reprint Ser.*, **216**, 144-149.
- Soutar A., Isaacs J. D.**, 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the Californias, *Fish Bull. NOAA NMFS*, **72**, 257-275.
- Troadec J. P., Clark W. G., Gulland J. A.**, 1980. A review of some pelagic fisheries in other areas, ICES Symposium on the biological basis of pelagic fisheries and their management, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **177**, 252-277.



# Migration saisonnière du thiof (*Epinephelus aeneus*) au Sénégal : influence des upwellings sénégalais et mauritanien

Sénégal  
Mauritanie  
*Epinephelus aeneus*  
Migration  
Upwelling

Senegal  
Mauritania  
*Epinephelus aeneus*  
Migration  
Upwelling

Philippe CURY, Claude ROY

Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT), B.P. n° 2241,  
Dakar, Sénégal.

Reçu le 5/1/87, révisé le 11/5/87, accepté le 5/6/87.

## RÉSUMÉ

De novembre à mai, le littoral sénégalais est le siège d'un fort enrichissement dû à un upwelling côtier. L'apparition, au niveau de la côte nord du Sénégal, du stock migrant de thiof (*Epinephelus aeneus*) est liée à la présence de cet upwelling. Les effets de l'upwelling sur les migrations dans cette zone sont étudiés. Des arguments sont ensuite avancés pour comprendre les raisons de cette migration saisonnière depuis la Mauritanie jusqu'au Sénégal.

Les données de pêche de 1974 à 1985 sont analysées en relation avec des données côtières de température de surface. Les prises par unité d'effort de la pêche artisanale sénégalaise sont calculées à partir des données récoltées à Kayar et Saint-Louis, les deux principaux centres de débarquement de la côte nord sénégalaise. Les prises par unité d'effort (prises par sortie), calculées durant la saison de pêche, fournissent un indice de l'abondance apparente locale. L'intensité de l'upwelling, à l'échelle saisonnière, est calculée à partir des données de température de surface relevées quotidiennement à la côte.

La relation entre le déclenchement de l'upwelling et l'apparition des thiofs à Kayar est étudiée. Un délai d'environ un mois apparaît entre le début de l'upwelling et l'arrivée du thiof à Kayar. A l'échelle de la saison de pêche, la relation entre les prises par unité d'effort ou les captures et l'intensité de l'upwelling n'est pas linéaire, mais semble plutôt en forme de dôme. Les fortes anomalies de température, qu'elles soient positives ou négatives, se traduisent par une baisse de la prise par unité d'effort et des captures.

La migration du thiof des côtes mauritaniennes vers le Sénégal ne semble pas seulement due au déclenchement de l'upwelling le long des côtes sénégalaises; la relaxation simultanée de l'upwelling nord-mauritanien pourrait être un facteur important favorisant ces déplacements. Ces deux phénomènes synchrones illustrent la stratégie de cette espèce à occuper les niches écologiques les plus productives.

*Oceanol. Acta*, 1988, 11, 1, 25-36.

## ABSTRACT

Seasonal migration of thiof (*Epinephelus aeneus*) off Senegal: effect of the Senegalese and Mauritanian upwellings

Upwelling occurs along the Senegalese coast from November to May. The appearance of a migrant stock of thiof (*Epinephelus aeneus*) along the North coast of Senegal is related to the onset of this coastal upwelling. The impact of this upwelling on the migration of the thiof off the North coast of Senegal is first analysed. Then, some hypotheses on the seasonal migration from Mauritania to Senegal are put forward.

We analysed the fishery data from 1974 to 1985 in relation to coastal sea-surface temperature. For this period, catch per unit of effort of the Senegalese small-scale fishery were calculated from the fishery data collected in Kayar and Saint-Louis, the two main landing points. Catch per unit of effort (catch per trip) calculated during

the fishing season gives a measurement of apparent and local abundance. Sea-surface temperature anomalies were calculated from daily coastal sea-surface temperature and used as a seasonal upwelling index.

The relationship between the onset of upwelling and the occurrence of thiof is investigated. A mean lag of about one month is found between the occurrence of upwelling and the arrival of the thiof off Kayar. The form of the relationships between catch per unit of effort or catch and upwelling intensity for one fishing season is not linear but dome-shaped. Strong negative or positive anomalies of temperature appear to have a negative effect on the catch per unit of effort and catch.

The migration of thiof from Mauritania to Senegal appears to be not only related to the onset of the Senegalese upwelling. The relaxation of the upwelling off Northern Mauritania which appears simultaneously may be a key factor in these migrations. This migration strategy illustrates the ability of this species to colonize the most productive areas.

*Oceanol. Acta*, 1988, 11, 1, 25-36.

## INTRODUCTION

Le littoral sénégalais (fig. 1) appartient à l'une des zones maritimes les plus productives du monde : la bordure nord-ouest du continent africain. Cette richesse des eaux sénégalaises s'explique par les remontées d'eaux froides, riches en éléments nutritifs (phénomène d'upwelling) qui apparaissent le long de la côte, de novembre à mai, sous l'action des alizés (Rossignol, Aboussouan, 1965). L'alternance saisonnière de ces eaux froides avec des eaux chaudes d'origine tropicale qui envahissent les couches superficielles au cours de l'été boréal (Rossignol, Aboussouan, 1965) engendre un cycle saisonnier très contrasté dont l'amplitude

thermique, la plus forte de tout l'Atlantique tropical (Merle, Le Floch, 1978; Picaut *et al.*, 1984) peut atteindre 15°C. Il s'ensuit une modification profonde de l'écosystème au cours de l'année : d'une situation tropicale rencontrée en saison chaude (de juillet à octobre), on passe en saison froide à un écosystème où l'influence des masses d'eaux issues de régions plus tempérées est parfois dominante.

Parmi les nombreuses espèces de poissons marins pêchés au Sénégal, la famille des *Serranidae* tient une place particulièrement importante. Très appréciés du consommateur sénégalais, ces poissons entrent dans la composition des plats traditionnels consommés quotidiennement. De toutes ces espèces, *Epinephelus aeneus* ou thiof est incontestablement la plus recherchée sur le marché. La pêche artisanale sénégalaise de cette espèce est ancienne, puisque Leca (1935) notait déjà en 1934 que les pêcheurs sénégalais « pêchent, en très grande quantité parfois, les énormes fausses morues (*Epinephelus aeneus*) . . . ». L'explication de cette dénomination « fausse morue » est donnée par Cadenat (1935) : « préparé comme la morue franche (*Gadus morrhua* L.), c'est-à-dire salé et séché, il rappelle ce dernier poisson au point que son appellation vulgaire de morue d'Afrique ou de morue du Sénégal a pu laisser croire à l'existence de ce gadidé sur la côte occidentale d'Afrique ».

En période d'alizés, quand l'upwelling sénégalais se déclenche, les espèces à affinité saharienne (espèces d'eaux froides), localisées d'août à octobre dans les eaux mauritaniennes (entre 20° et 30° N), migrent vers le Sud dès le mois de novembre pour se stabiliser vers 10°-16° N en février-mars (Champagnat, Domain, 1978). Au cours du mois de juin, les alizés faiblissent et les eaux tropicales chaudes envahissent alors les couches superficielles en chassant vers le Nord les espèces d'eau froide. Au sud de la presqu'île du Cap-Vert, il existe un stock d'adultes qui ne semble pas participer à cette vaste migration. Aussi l'hypothèse de deux stocks avec possibilité d'échanges dynamiques entre les deux a été avancée (Cury, Worms, 1982). Au nord de la presqu'île du Cap-Vert se trouverait un stock typiquement migrant disponible uniquement durant la saison froide. Au sud le stock serait plus sédentaire.

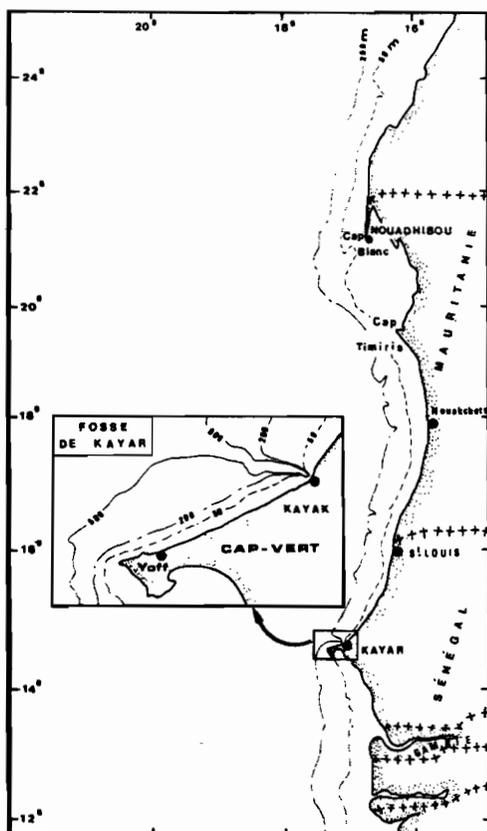


Figure 1  
Topographie du plateau continental sénégal-mauritanien.  
Topography of the continental margin off Senegal and Mauritania.

Au nord de la presqu'île, la saison de pêche, qui s'étend d'octobre à juin, est associée à l'apparition de l'upwelling (Stéquert *et al.*, 1979). Le succès de cette saison de pêche dépend de plusieurs facteurs : de la durée pendant laquelle l'espèce est présente dans la zone de pêche, de l'intensité des migrations et des conditions climatiques. Nous tenterons d'expliquer dans cet article les liens qui peuvent exister entre la dynamique spatio-temporelle de l'upwelling et le déclenchement et l'intensité des migrations du thiof sur la côte nord sénégalaise.

Tableau 1

Moyenne des anomalies de température (en  $1/10^{\circ}\text{C}$ ) durant la saison d'upwelling (quinzaines 19 à 12 inclus) de 1975 à 1985 pour Kayar et Saint-Louis (pas de données à Kayar en 1981).

Mean of temperature anomalies (in  $1/10^{\circ}\text{C}$ ) during the upwelling season (fortnights 19 to 12 inclusive) from 1975 to 1985 for Kayar and Saint-Louis (no data for Kayar in 1981).

AN	Kayar	Saint-Louis
75	- 4.58	-8.59
76	-11.96	-8.71
77	- 3.34	-6.57
78	- 1.36	-1.00
79	3.40	5.22
80	2.09	8.44
81		6.14
82	6.53	4.77
83	9.30	1.88
84	6.17	5.13
85	- 7.87	-6.12

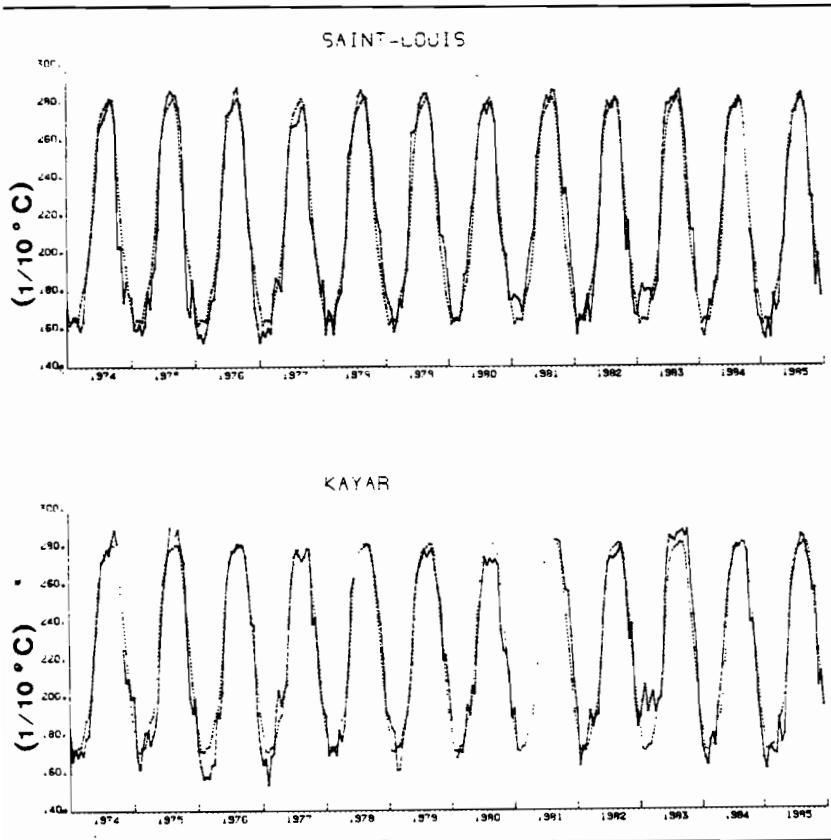


Figure 2

Température de surface (en  $^{\circ}\text{C}$ ) par quinzaine aux stations côtières de Saint-Louis et de Kayar entre 1974 et 1985 (cycle moyen annuel en pointillés).

Coastal sea-surface temperature (in  $^{\circ}\text{C}$ ) per fortnight at stations at Saint-Louis and Kayar, from 1974 to 1985 (dashed line: mean annual cycle).

Figure 3

Moyennes des anomalies de la température de surface (calculées d'octobre à juin) à Saint-Louis et Kayar entre 1975 et 1985.

Mean sea-surface-temperature anomalies (calculated from October to June) at Saint-Louis and Kayar, from 1975 to 1985.

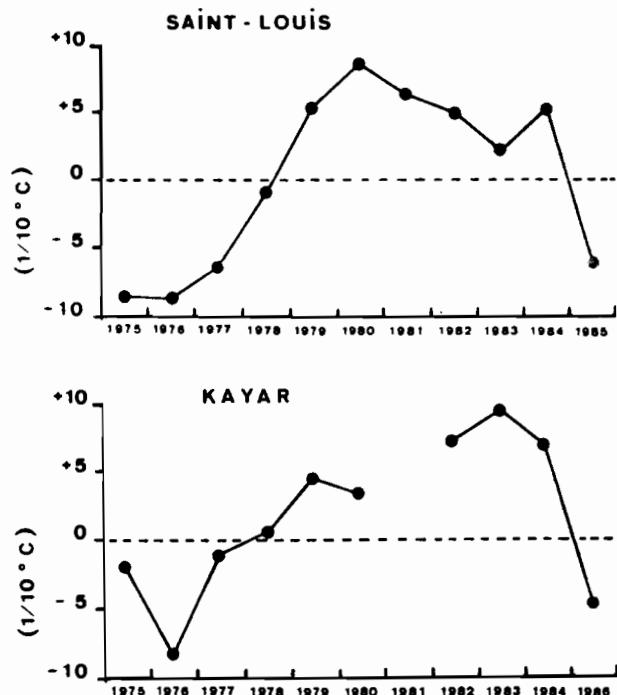
## DONNÉES

### Données environnementales

Le Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT) maintient depuis les années 1960 des stations côtières le long du littoral sénégalais (Roy *et al.*, 1985), où quotidiennement, la température de surface de la mer est mesurée au bord de la plage.

Pour cette étude, nous avons extrait les données aux stations de Saint-Louis et Kayar (fig. 1) de 1974 à 1985, période durant laquelle on dispose de statistiques de pêche. La moyenne par quinzaine et l'année type (moyenne climatique par quinzaine sur toute la période) ont été calculées (fig. 2). Les anomalies de température ont été établies en faisant la différence entre la série moyennée par quinzaine et l'année type.

Afin de caractériser la variabilité interannuelle de l'intensité de l'upwelling en saison froide, un indice annuel défini à partir de la moyenne des anomalies de température du mois d'octobre au mois de juin suivant, a été calculé (tab. 1). Les séries obtenues pour les stations de Saint-Louis et Kayar sont présentées sur la figure 3.



Un upwelling est un processus dynamique qui se traduit par une chute importante de la température de surface plutôt que par une température seuil. La date d'apparition de l'upwelling a par conséquent été définie comme étant la quinzaine, entre octobre et janvier, où la différence en valeur absolue entre la température de cette quinzaine et la température de la quinzaine précédente est maximale. Nous avons limité ce calcul aux quinzaines où la température est supérieure à 21°C (les températures inférieures traduisant un upwelling déjà bien établi). La même définition a été utilisée pour déterminer la fin de l'upwelling, mais cette fois entre le mois d'avril et le mois de juillet.

On peut s'interroger sur la représentativité de la température de surface comme paramètre décrivant le milieu dans lequel évolue une espèce démersale généralement pêchée entre 10 et 50 m. En fait le fort brassage vertical et horizontal en saison froide sous l'action du vent, de la houle et des courants entraîne la disparition de la stratification thermique verticale et une homogénéisation du milieu le long de la frange côtière. Ceci est illustré par la figure 4 où sont présentés deux profils thermiques réalisés en février 1986 (campagne LS8603 du N.O. Louis Sauger) au nord de Kayar, l'un sur les fonds de 25 m, l'autre sur les fonds de 50 m.

Afin de comparer l'intensité relative de l'upwelling nord-mauritanien et de l'upwelling sénégalais, le transport d'Ekman perpendiculaire à la côte et le cycle saisonnier moyen ont été calculés par quinzaine à partir des données de vent relevées par l'ASECNA aux aéroports de Nouadhibou (21°N) et de Yoff (15°N) de 1974 à 1984 (fig. 5). Cet indice est calculé en utilisant la formule suivante :

$M = Tx/f$ . M : transport d'Ekman (kg/s/m ou m<sup>3</sup>/s/m en prenant la densité de l'eau de mer égale à 10<sup>3</sup> kg/m<sup>3</sup>); Tx : tension du vent parallèle à la côte, proportionnelle au carré de la vitesse (kg/m/s<sup>2</sup>); f : paramètre de Coriolis, fonction de la latitude (s<sup>-1</sup>).

Cet indice traduit le transport des masses d'eaux de la côte vers le large sous l'action du vent, et peut donc être considéré comme un indice de l'intensité de l'upwelling (Bakun, 1973).

**Données biologiques**

Au nord de la presqu'île du Cap-Vert, le thiof est principalement exploité par la flottille piroguière artisanale basée à Saint-Louis et Kayar. Dans ces deux centres et depuis 1974, les prises par sortie des pirogues

à moteur pêchant à la ligne ont été régulièrement échantillonnées et le nombre de sorties relevé. Les procédures d'échantillonnage sont décrites dans Pêchart (1982). Laloe *et al.* (1981) et Laloe (1985) ont étudié la validité de cette stratégie d'échantillonnage et la précision des estimations.

Entre 1974 et 1985, les prises moyennes par sortie ont été calculées par quinzaine (fig. 6). Les statistiques en 1985 n'étant pas encore disponibles pour Saint-Louis, les données présentées s'arrêtent en 1984. Le nombre total de sorties des pirogues à moteur est présenté, par quinzaine, sur la figure 7. Les prises par quinzaine sont calculées en faisant le produit des prises par sortie échantillonnées par les efforts (fig. 8).

**ORIGINALITÉ DU MILIEU ET SPÉCIFICITÉ DE LA PÊCHE PIROGUIÈRE**

**Originalité du milieu**

Les alizés du Nord-Est, qui atteignent la latitude du Sénégal à partir de la fin du mois d'octobre, provoquent

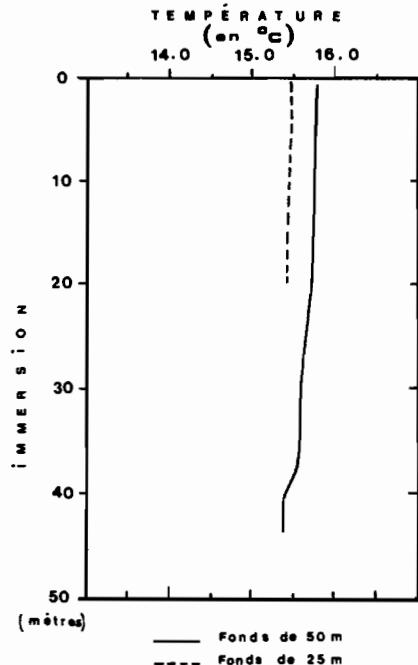


Figure 4  
Profils thermiques réalisés en février 1986 au nord de la fosse de Kayar sur les fonds de 25 et 50 m.  
*Temperature profile in February 1986 at 25 and 50 m depth to the north of the Kayar canyon.*

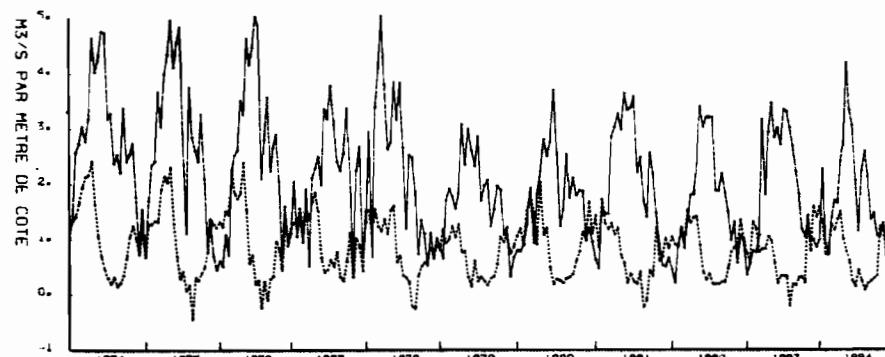


Figure 5  
Transport d'Ekman (en m<sup>3</sup>/s par mètre de côte) par quinzaine à Nouadhibou (trait plein) et Yoff (trait discontinu) entre 1974 et 1984.  
*Offshore Ekman transport (in m<sup>3</sup>/s per one metre of coastline) per fortnight at Nouadhibou (solid line) and Yoff (broken line), from 1974 to 1984.*

Figure 6

Prises par sortie (en kg) par quinzaine à Saint-Louis (1974 à 1984) et à Kayar (1974 à 1985).  
 Catch per trip (in kg) per fortnight at Saint-Louis (1974 to 1984) and Kayar (1974 to 1985).

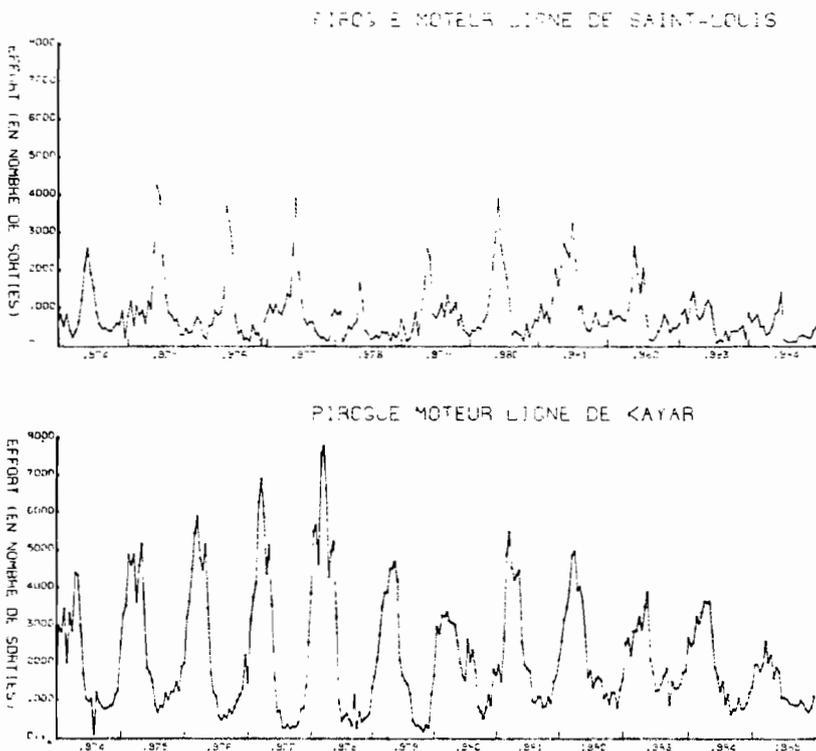
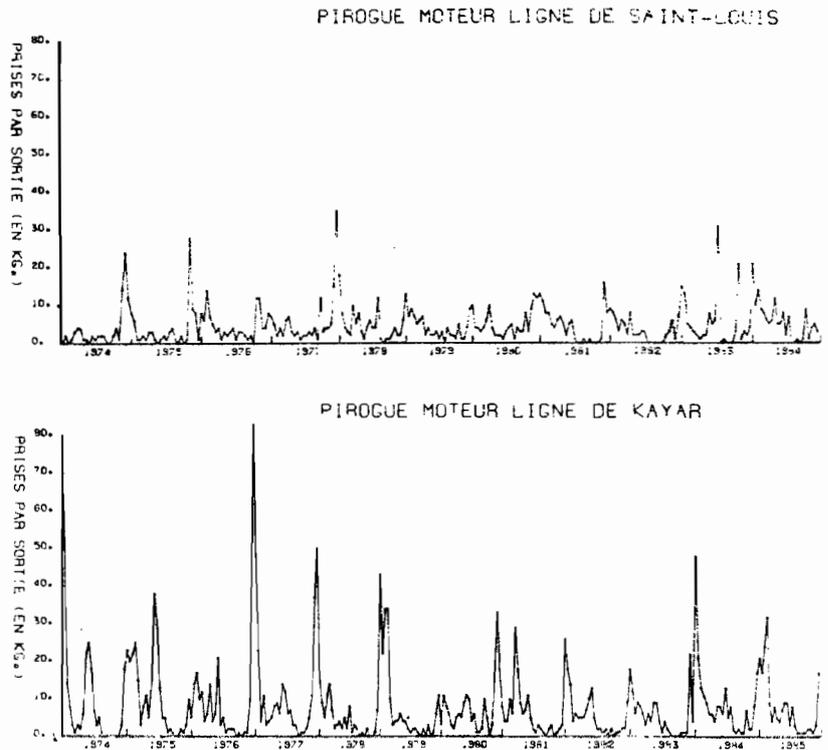


Figure 7

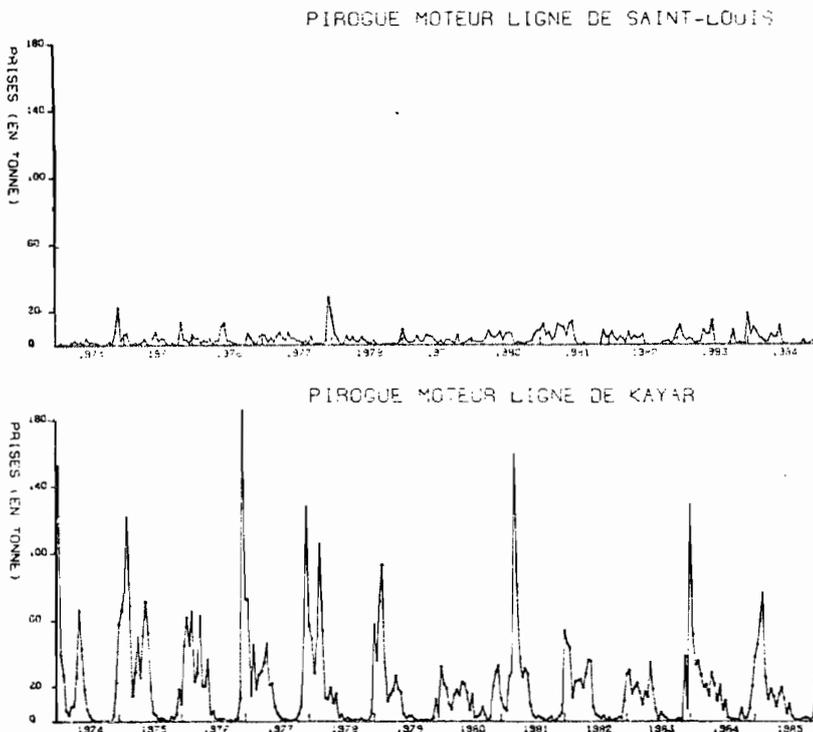
Nombre de sorties par quinzaine à Saint-Louis (1974 à 1984) et à Kayar (1974 à 1985).  
 Number of trips per fortnight at Saint-Louis (1974 to 1984) and Kayar (1974 to 1985).

le basculement de la thermocline vers la surface (Rébert, 1983). A la côte, les eaux chaudes superficielles sont repoussées vers le large et remplacées par des eaux froides profondes. De novembre à janvier, les eaux froides restent plaquées à la côte et ne s'étendent pas au-delà du talus continental; la presqu'île du Cap-Vert forme une barrière topographique, limitant l'extension vers le sud des eaux froides (fig. 9-A). Les eaux chaudes étant encore présentes au-delà du plateau continental, la présence de deux types d'eaux aux caractéristiques thermiques très différentes engendre de forts gradients de température entre la côte et le large et la formation

d'un front thermique s'incurvant vers la côte Kayar (fig. 9-A). A partir du mois de janvier, on observe une homogénéisation spatiale du milieu, avec l'extension vers le large des eaux froides sous l'effet de l'intensification progressive des alizés qui s'orientent au nord-ouest (fig. 9-B). Au sud de Kayar et jusqu'à la presqu'île du Cap-Vert, la côte n'est plus orientée favorablement par rapport à la direction prépondérante des alizés et on assiste à la formation d'une zone de convergence et d'un front thermique dans la zone kayaroise (fig. 9-B). En cas d'upwelling faible, en fin de saison froide, cette convergence peut conduire à la

Figure 8

Prises (en tonnes) par quinzaine à Saint-Louis (1974 à 1984) et à Kayar (1974 à 1985).  
 Catch (in metric tons) per fortnight at Saint-Louis (1974 to 1984) and Kayar (1974 to 1985).



formation d'une véritable « bulle » d'eau chaude isolée sur le plateau continental devant Kayar (fig. 9-C). Le rapide réchauffement observé en fin de saison froide, à partir du mois de juin, est dû à l'affaiblissement brutal des alizés et à une renverse des courants de surface. Les alizés du Nord-Ouest font alors place à des vents faibles et variables qui accompagnent la migration vers le nord de la zone de convergence intertropicale. La fin des remontées d'eau froide et l'apparition en surface des eaux tropicales chaudes advectées par le contre-courant équatorial Nord se traduit par un réchauffement rapide des couches superficielles.

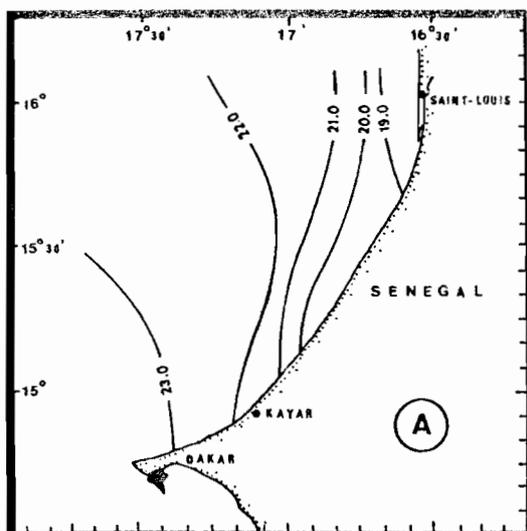
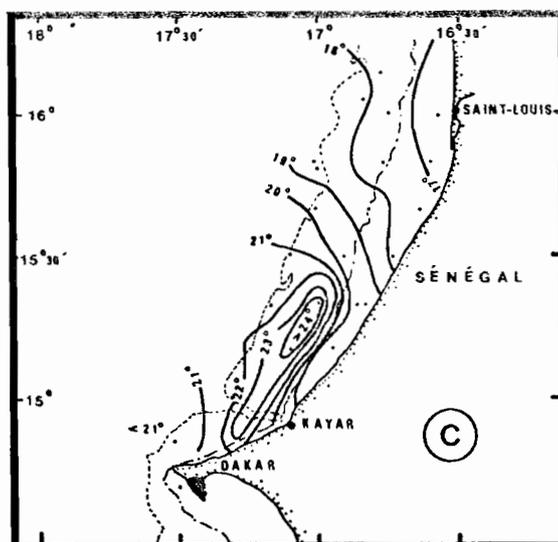
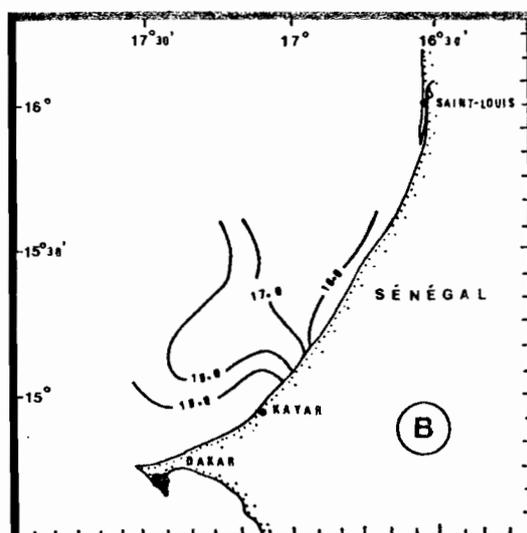


Figure 9

Isothermes de surface. A : décembre 1986 (campagne LS8617 du N.O. Louis Sauger, CRODT); B : avril 1969 (d'après Cremoux, 1970); C : mai 1977 (d'après Privé, Wagner, 1977).

Surface isotherms. A: December 1986 (Cruise LS8617 of R.V. Louis Sauger, CRODT); B: April 1969 (from Cremoux, 1970); C: May 1977 (from Privé, Wagner, 1977).



Au nord de la presqu'île du Cap-Vert, le plateau continental est relativement étroit, l'isobathe 200 m, située à environ 27 milles au large devant Saint-Louis, se rapproche lentement de la côte vers le Sud (fig. 1). Au niveau du Cap-Vert, elle se situe à environ 5 milles au large. Devant Kayar, un canyon sous-marin entaille profondément le plateau continental sur toute sa largeur, l'isobathe 50 m se trouve alors à quelques centaines de mètres de la plage (fig. 1; Rébert, 1983).

Ces quelques remarques mettent en évidence la spécificité de la zone kayaroise. La topographie particulière de la côte et du plateau engendre une discontinuité du milieu qui peut influencer fortement sur la répartition du poisson dans cette zone.

### Spécificité de la pêche pirogrière

L'essor de Saint-Louis et de Kayar, en tant que principaux centres de pêche de la côte Nord, ne s'est pas produit pour les mêmes raisons. Le développement de Saint-Louis est un produit historique qui correspond à une expansion de l'activité commerciale à l'embouchure du fleuve Sénégal, suite à la colonisation française (Chauveau, 1982). Le développement de la pêche maritime, déjà fort importante au XIX<sup>e</sup> siècle, a coïncidé avec celui de l'activité économique.

A Kayar, la pêcherie ne s'est développée que beaucoup plus tard, vers 1950, et correspond à la mise en valeur d'une zone stratégique pour la pêche artisanale (Van Chi Bonnardel, 1967). La construction d'une route a facilité l'écoulement des produits de la pêche et les facilités de franchissement de la « barre » n'ont pas d'équivalent sur le reste de cette côte.

Les particularités topographiques et hydrologiques de la zone située entre Kayar et la presqu'île du Cap-Vert nous permettent de mieux comprendre pourquoi Kayar est un lieu particulièrement intéressant pour exploiter les ressources migrant depuis la zone mauritanienne :

— La présence au niveau de Kayar tout au long de la saison froide d'une zone frontale peut être un facteur limitant les migrations vers le Sud.

— La fosse de Kayar, qui entaille profondément le plateau continental, peut constituer un obstacle particulièrement difficile à franchir pour la plupart des espèces démersales migratrices qui sont distribuées entre 10 et 80 m. La faible largeur du plateau continental au sud de Kayar peut également contribuer à concentrer la ressource près de la côte.

Il est vraisemblable que la pêche artisanale s'est développée à Kayar pour tirer avantage de cette situation en exploitant ces espèces qui ont tendance à se concentrer au nord de la fosse (Domain, 1980).

Les pêcheurs saint-louisiens sont spécialisés dans la pêche au tassergal (*Pomatomus saltator*), et ne développent leur effort sur le thiof que lorsque le tassergal est peu disponible (Champagnat *et al.*, 1983). Ils pêchent le thiof au nord de Saint-Louis, en face des côtes mauritaniennes. En revanche, les ligneurs de Kayar, en nombre beaucoup plus important, ont traditionnellement eu le thiof pour espèce cible. Ils le recherchent durant toute la saison froide au nord de la fosse de Kayar (Cury, Worms, 1982). En début de saison froide,

il est pêché près de la côte, ensuite plus au large. L'importance relative de ces deux centres de pêche varie en fonction de la saison. La « campagne thiof » est, au même titre que la « campagne tassergal », une campagne saisonnière. En saison froide, les pêcheurs saint-louisiens changent de port d'attache au rythme de la migration des espèces associées aux eaux froides. Ils viennent alors grossir l'effectif des pêcheurs sédentaires de Kayar (Soceco-Pêchart, 1985).

Une description sommaire des techniques de pêche permet de préciser l'originalité de cette pêche et l'implication qu'elles peuvent avoir sur l'analyse des données de prises, efforts et prises par unité d'effort que nous utiliserons par la suite. Les pirogues utilisant la ligne sont des embarcations construites selon une technique traditionnelle au Sénégal : tronc d'arbre évidé (fromager, caïlcédrat...) muni de bordés en planches et de deux éperons lui conférant un excellent comportement à la mer. Elles mesurent entre 6 et 12 m et sont équipées d'un moteur hord-bord de 6 à 25 chevaux. Ces quinze dernières années, les techniques de pêche à la ligne n'ont pas changé. Les lignes en nylon ont une résistance variant entre 30 et 80 kg, elles mesurent entre 100 et 200 m. Armées d'un ou de deux hameçons, elles sont lestées d'un plomb ou d'un morceau de fonte. L'appât utilisé est le yaboï (*Sardinella* sp.) et le chinchard (*Caranx rhonchus*) morts ou, beaucoup plus rarement, vivants. Arrivé sur le lieu de pêche, généralement une zone rocheuse, chaque pêcheur jette à l'eau une ligne, quelquefois deux. Une des lignes est alors maintenue à la main, l'autre avec les orteils. De petits morceaux de tissus permettent de protéger la peau lors du ferrage et de la remontée à bord du poisson. La durée d'une sortie est d'environ sept heures (Cury, Worms, 1982). Si la pêche est bonne, le pêcheur retournera à la pêche le jour même, ou bien il prêtera la pirogue à un membre de sa famille. Si la pêche n'est pas bonne, le pêcheur prospectera un autre lieu où il espérera trouver du thiof, ou bien il dirigera son effort de pêche sur une autre espèce, en utilisant un autre type d'engin. En saison chaude, période de faible abondance du poisson, le pêcheur peut arrêter son activité et s'adonner à l'agriculture (Van Chi Bonnardel, 1967).

Ces spécificités de la pêche artisanale confèrent à cette pêcherie une adaptabilité remarquable aux variations des ressources. Les changements de centres de pêche, l'utilisation d'engins de pêche différents, mais aussi un rapide développement de l'effort de pêche lors de l'accroissement de la disponibilité des espèces cibles donnent un dynamisme et une souplesse d'action spécifiques à ce secteur artisanal.

Cependant, lorsque les pêcheurs sont installés à Saint-Louis ou Kayar, le rayon d'action des pirogues pêchant à la ligne demeure restreint (environ 10 milles nautiques), du fait de leur taille et de leur faible autonomie. Cette limitation rend la flottille particulièrement sensible à toute variation locale de disponibilité de la ressource.

Ces quelques remarques sur les techniques de pêche et la stratégie des pêcheurs permettent de penser que :

— Kayar est, *a priori*, un centre plus intéressant que Saint-Louis pour étudier les fluctuations de l'abondance

locale en fonction des conditions environnementales, la pêche étant orientée sur le thiof de manière prioritaire;

- les mesures de prises par unité d'effort de la pêche pirogüère représentent des indices d'abondance locale plutôt que des indices d'abondance réelle du stock;
- les efforts sont réglés en fonction de cette abondance locale par le jeu complexe des migrations de pêcheurs, des reports d'effort et de leur extrême souplesse à s'adapter aux variations d'abondance de la ressource. Une telle stratégie de pêche dont les scénarios peuvent varier sur de courtes périodes de temps rend difficile l'analyse des fluctuations d'abondance telles que nous les mesurons.

## VARIABILITÉ DU MILIEU ET DE LA PÊCHE

### Évolution hydroclimatique

La forte intensité du signal saisonnier annuel de la température de surface aux stations de Saint-Louis et Kayar est un trait caractéristique de l'hydroclimat de cette région (fig. 2). Les dates de début et de fin de l'upwelling sont présentées sur la figure 10. Généralement, la saison froide débute plus tôt et se termine plus tard à Saint-Louis qu'à Kayar. A Saint-Louis, la date d'apparition de l'upwelling est peu variable, et se situe entre les quinzaines 20 et 21. Par contre à Kayar, cette variabilité est beaucoup plus importante, notamment au cours de la période 1978-1982 où elle varie entre la quinzaine 20 et la quinzaine 23. Cette forte variabilité, qui apparaît au cours d'une période où l'upwelling est plutôt faible (fig. 3), peut s'expliquer par l'importance des effets dynamiques locaux à Kayar induits par la topographie de la côte et du fond. La date de fin de l'upwelling varie peu aux deux stations, elle se situe entre les quinzaines 11 et 12 à Saint-Louis et 10 et 11 à Kayar.

La variabilité interannuelle de l'intensité de l'upwelling devant Kayar est présentée sur la figure 3. A une période d'upwellings plutôt forts (anomalie négative) se terminant en 1977, a succédé une période allant de 1978 à 1984, pendant laquelle l'anomalie thermique est

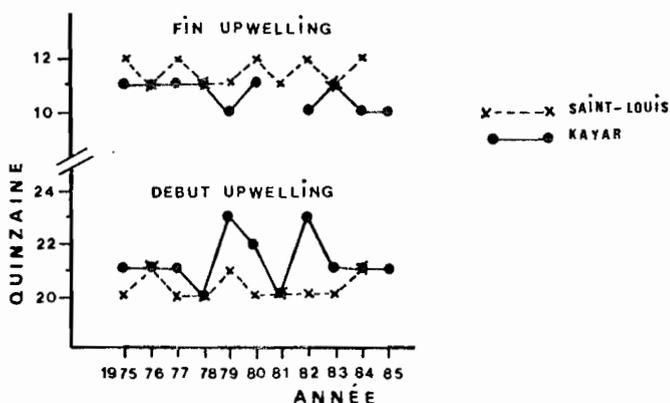


Figure 10  
Quinzaines d'apparition et de disparition de l'upwelling à Saint-Louis et Kayar entre 1975 et 1985.  
Fortnight of onset and termination of upwelling at Saint-Louis and Kayar from 1975 to 1985.

restée positive (upwelling faible). Cette persistance de faibles upwellings disparaît ensuite; 1985 est caractérisée par une forte anomalie thermique négative.

### Évolution des efforts, prises par sorties et des prises

Les prises par sortie et les prises présentent dans les deux centres d'importantes fluctuations, tant interannuelles qu'intra-annuelles (fig. 6 et 8). Kayar, principal centre de pêche, débarque en moyenne 6,5 fois plus de thiofs que Saint-Louis (tab. 2).

A Kayar, d'importants pics de prises par sortie sont observés en début de saison froide (années 1976-1977, 1977-1978, 1978-1979 et 1983-1984: fig. 6). Les prises par sortie décroissent ensuite rapidement et se stabilisent jusqu'en juin (quinzaines 11 et 12) à un niveau compris entre 5 et 10 kg par sortie, pour ensuite devenir presque nulles durant la saison chaude (juillet à septembre). Cette évolution saisonnière apparaît de façon moins erratique sur la courbe des prises, qui restent importantes durant toute la saison froide (fig. 8). Cette persistance de fortes prises malgré une diminution des prises par sortie s'explique en partie par l'effort qui reste soutenu durant toute la saison froide (fig. 7). L'accroissement de l'effort en saison chaude depuis 1980 n'est pas dirigé sur le thiof, mais correspond au développement de la pêcherie du voilier (*Istiophorus platypterus*; Limouzy, Cayré, 1981).

A Saint-Louis, des accroissements significatifs de l'effort ont lieu en fin de saison froide (fig. 7), période de pêche au tassergal (quinzaines 11 et 12). Les variations des prises par sortie et des prises présentent une saisonnalité moins marquée qu'à Kayar, et l'échelle des valeurs indique une moindre accessibilité de l'espèce pour les pêcheurs de Saint-Louis.

## INTERPRÉTATION

Nous discuterons tout d'abord du déterminisme de la migration, puis des principaux facteurs qui peuvent influencer sur la durée de la saison de pêche et sur l'abondance apparente du thiof lors de sa migration saisonnière.

### Déterminisme de la migration

Les thiofs migrent saisonnièrement vers Kayar, depuis une région au nord de 20° N où l'upwelling est permanent (Wooster *et al.*, 1976; Speth, Khône, 1983). Cette migration du stock ou d'une partie du stock se fait à partir d'une région où les conditions de milieu sont favorables toute l'année. Ceci peut paraître paradoxal: pourquoi le thiof quitterait-il une zone apparemment riche? L'étude comparée de la dynamique des upwellings sénégalais et nord-mauritanien peut apporter des éléments de réponse. L'intensité des remontées d'eaux froides devant le Cap Blanc varie au cours de l'année (Arfi, 1985). Le cycle saisonnier du transport d'Ekman à Nouadhibou présente un minimum entre décembre et janvier; durant cette même période, le transport d'Ekman devant la côte sénégalaise croît, et atteint un niveau légèrement supérieur à celui du Cap Blanc

Tableau 2

Prises par sortie (en kg), effort (en nombre de sorties) et prises (en kg) de thiof durant la saison de pêche (quinzaines 19 à 12 incluses) de 1975 à 1985 pour Kayar et Saint-Louis.

Catch per trip (in kg), effort (number of trips) and catch (in kg) of thiof during the fishing season (fortnights 19 to 12 inclusive, from 1975 to 1985, for Kayar and Saint-Louis).

	Prise par sortie		Nombre de sorties		Prises	
	AN	Kayar	Kayar	Saint-Louis	Kayar	Saint-Louis
75	13.11	4.78	50 155	22 296	717 123	73 711
76	7.33	5.94	54 021	16 552	453 047	75 265
77	13.56	4.67	54 506	19 972	619 506	72 173
78	10.28	7.67	66 780	10 719	616 708	87 629
79	10.00	4.67	42 505	13 324	413 698	50 748
80	5.56	4.06	35 624	20 719	224 540	60 468
81	10.78	7.11	46 488	21 240	549 826	130 292
82	7.17	4.50	48 275	17 358	374 966	67 018
83	6.06	4.72	39 060	14 999	256 222	69 618
84	10.11	7.94	44 053	11 037	470 948	94 703
85	10.33		27 967		391 790	

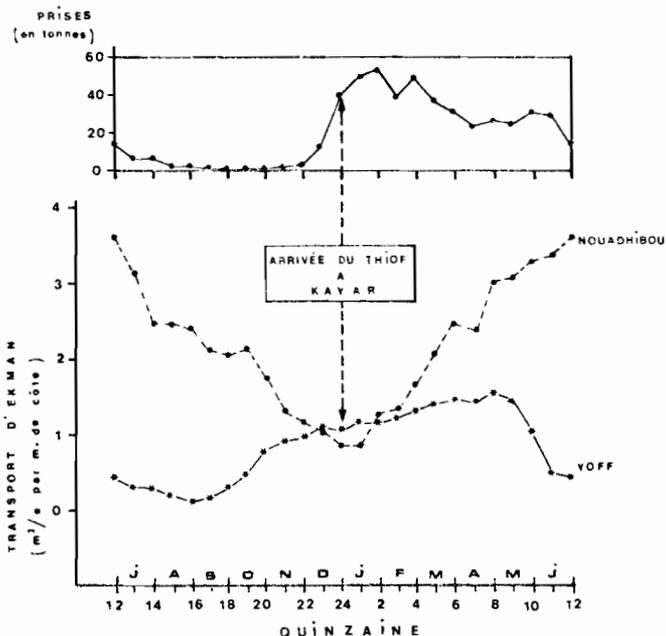


Figure 11

Transport d'Ekman (en  $m^3/s$  par mètre de côte) par mois (moyenne 1974 à 1984) à Nouadhibou et Yoff. Prise moyenne de thiof à Kayar durant la même période.

Offshore Ekman transport (in  $m^3/s$  by one metre of coastline) per month (mean 1974 to 1984). Mean catch of thiof at Kayar during the same period.

(fig. 11). Ce renforcement du transport d'Ekman devant le Sénégal et la relaxation simultanée de l'upwelling nord-mauritanien sont des phénomènes reproductibles d'une année à l'autre durant la période d'observation (fig. 5). Cette oscillation en contraste de phase de l'intensité des upwellings sénégalais et nord-mauritanien influence de façon notable l'enrichissement de ces deux milieux. A cela s'ajoutent l'origine et la composition des masses d'eaux résurgentes, qui peuvent avoir un impact aussi important sur l'enrichissement que l'intensité des mouvements verticaux de la résurgence (Jacques, Tréguer, 1986). Une différence notable existe entre la nature des eaux des deux upwellings. Les eaux issues de l'upwelling sénégalais sont constituées en majeure partie d'Eaux Centrales Sud-Atlantiques (ECSA). Au nord du Cap Blanc, les Eaux Centrales Nord-Atlantiques (ECNA) constituent la principale source des remontées d'eaux (Mittelstaedt, 1983). La teneur en sels nutritifs des ECSA est nettement supé-

rieure à celle des ECNA (Manriquez, Fraga, 1982; Minas *et al.*, 1982). Le transport d'Ekman ne permet pas de rendre compte de telles différences qualitatives. Il est donc vraisemblable que la production de l'upwelling sénégalais atteigne en saison froide un niveau supérieur à celle de l'upwelling du Cap Blanc (Voituriez, Herbland, 1982). D'autres facteurs tels que la stabilité dans la couche euphotique, plus favorable dans l'upwelling sénégalais qu'au Cap Blanc, renforcent cette hypothèse (Voituriez, Herbland, 1982).

L'augmentation des prises à Kayar, traduisant l'arrivée du thiof dans cette zone, se produit en décembre-janvier (fig. 11), période pendant laquelle apparaissent des modifications profondes au sein de l'écosystème sénégal-mauritanien. Le thiof migre ou étend son aire de répartition vers le Sud, quand l'upwelling au nord de  $20^\circ N$  est minimum, pour s'établir dans les eaux sénégalaises nouvellement enrichies par le développement saisonnier de l'upwelling. Il semblerait donc que la migration du thiof soit un phénomène étroitement lié à l'intensité respective des upwellings sénégalais et mauritanien. Nous proposons d'interpréter la migration du thiof comme étant une stratégie visant à coloniser les milieux les plus productifs, c'est-à-dire les milieux où le développement des différents maillons de la chaîne trophique a rendu la nourriture abondante. *Sardinella sp.* (Boëly *et al.*, 1982; Fréon, 1986), *Pomatomus saltator* (Champagnat, 1978) ainsi que de nombreuses autres espèces pélagiques et démersales, ont un schéma migratoire semblable. Ces espèces ainsi que leurs prédateurs, en quête de nourriture et de conditions favorables, quittent la zone nord-mauritanienne et migrent vers le Sud pour tirer profit de cet accroissement saisonnier de la production. L'évolution spatio-temporelle des paramètres décrivant les séquences de l'enrichissement de cet écosystème aux différents niveaux trophiques mériterait une analyse détaillée pour conforter cette hypothèse.

#### Calendrier de la saison de pêche

Le début et la fin de la saison de pêche à Kayar peuvent facilement être identifiés à partir de l'accroissement ou de la chute des prises de thiof (fig. 8). Les températures enregistrées à la station côtière de Kayar une ou deux quinzaines avant et durant la quinzaine d'arrivée des

Tableau 3

Température (en 1/10°C) à la station côtière de Kayar lors de la quinzaine d'apparition du thiof et une ou deux quinzaines auparavant, entre 1975 et 1985.

Temperature (in 1/10°C) at Kayar coastal station measured during the fortnight of the arrival of thiof and one or two fortnights before, from 1975 to 1985.

AN	Quinzaine arrivée du thiof	Température (1/10°C) quinzaine		
		QZ-2	QZ-1	QZ
75	24	208	210	200
76	24	200	192	200
77	23	239	238	190
78	22	239	241	218
79	1	220	192	190
80	23	252	220	222
81	22	235	224	223
82	1	232	208	193
83	24	238	201	183
84	23	262	243	225
85	23	240	221	198

thiofs sont variables d'une année à l'autre (tab. 3). Ainsi, lors de l'arrivée du poisson à Kayar, la température est comprise entre 18° et 22°C. Ces observations montrent que l'arrivée du thiof à Kayar n'est pas associée à une température absolue. La venue du poisson à Kayar se produit en moyenne deux quinzaines (entre une et trois quinzaines) après le démarrage de l'upwelling dans la zone (fig. 12). L'apparition du thiof n'est donc pas synchrone avec le déclenchement de l'upwelling. Ce délai entre le déclenchement de l'upwelling et l'arrivée du thiof peut être interprété comme étant le temps nécessaire à l'enrichissement de la zone par le développement des premiers maillons de la chaîne trophique et à la colonisation du milieu par des maillons supérieurs. Si l'on retient cette hypothèse, la migration serait alors plutôt à relier à un processus d'enrichissement dû à l'upwelling qu'à une température-seuil pour laquelle il y aurait initiation de la migration. Ces hypothèses ouvrent des perspectives de recherche intéressantes, qui amènent à considérer en terme de processus l'impact de l'environnement sur la dynamique des stocks.

Le départ des poissons de la zone kayaroise en fin de saison froide n'apparaît pas comme étant un phéno-

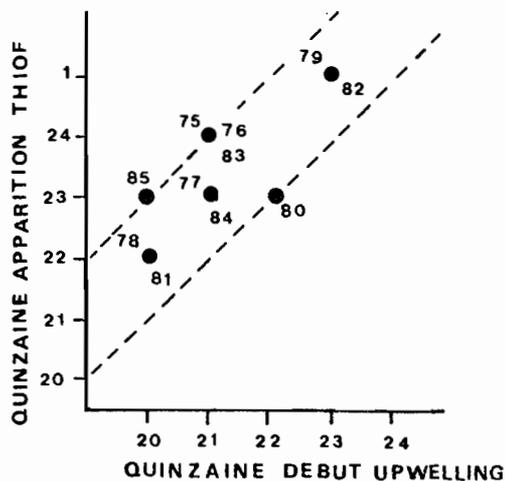


Figure 12  
Quinzaine d'apparition du thiof en fonction de la quinzaine d'apparition de l'upwelling à Kayar entre 1975 et 1985.

The fortnight of arrival of thiof and of the onset of upwelling at Kayar, from 1975 to 1985.

mène directement relié à la fin de l'upwelling (fig. 13). L'homogénéisation spatiale au cours de la saison froide (extension des eaux froides vers le large) influe vraisemblablement sur l'accessibilité du poisson.

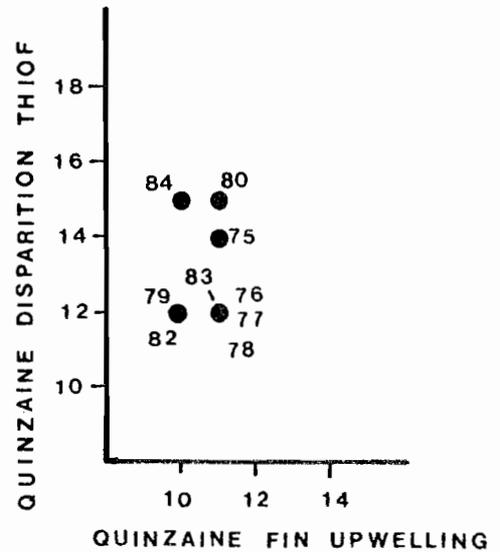


Figure 13  
Quinzaine de disparition du thiof en fonction de la quinzaine de disparition de l'upwelling à Kayar entre 1975 et 1985.

The fortnight of departure of thiof and of the termination of upwelling at Kayar, from 1975 to 1985.

### Abondance apparente

L'arrivée à Kayar, en début de saison froide, des thiofs migrants est marquée par un accroissement brutal et relativement court dans le temps de la disponibilité du thiof. L'upwelling est alors plaqué à la côte (fig. 9-A) et le poisson rendu plus accessible, comme en témoigne l'accroissement très prononcé des prises par sortie (fig. 6). Ceci nous amène à penser que la dynamique spatiale de l'upwelling est vraisemblablement un facteur important pour expliquer ces pics de prises par sortie.

Les prises moyennes par sortie ont été calculées d'octobre de l'année précédente à juin de l'année en cours, afin d'obtenir un indice d'abondance apparente pour la saison de pêche (tab. 2). Une relation en forme de dôme apparaît entre les prises par sortie ou les prises et l'indice d'upwelling à Kayar (fig. 14-A et 14-B). Pour de faibles upwellings (1979, 1980 et 1982 à 1984) ou de forts upwellings (1976 et 1985), les prises par sortie et les prises sont plus faibles que pour un upwelling modéré. En dépit du faible nombre d'observations ne permettant pas une analyse statistique rigoureuse, on peut donc supposer que le succès de la saison de pêche est affecté par de forts ou de faibles upwellings.

Une des conclusions importantes du programme Cineca (Hempel, 1982) fut la mise en évidence de plages optimales des paramètres physiques : en dehors de ces plages on observe une décroissance de la productivité biologique, aussi bien pour des valeurs trop faibles que trop fortes des paramètres physiques (Barber, 1982). Si ce type de relation a pu être mis en évidence sur les premiers maillons de la chaîne trophique, il n'a été observé qu'en de rares occasions sur les maillons supé-

rieurs de l'écosystème, comme par exemple la pêcherie de thons dans l'Atlantique tropical (Cayré, Roy, 1985) et la pêcherie de crevettes en Casamance (Le Reste, Odinetz, 1984).

La baisse de l'abondance apparente pour de faibles ou de forts upwellings met vraisemblablement en jeu des mécanismes différents. Trois hypothèses peuvent permettre d'expliquer la non-linéarité entre l'intensité de l'upwelling et le succès de la saison de pêche. La première retiendrait la variabilité de la production biologique : les faibles niveaux des prises par sortie pour de faibles upwellings seraient liés à une intensité moindre des migrations due à une baisse de la production des eaux sénégalaises. Une deuxième hypothèse fait intervenir une diminution de l'efficacité de la pêche : les très forts upwellings se produisent lorsque le régime des alizés est particulièrement soutenu, et l'activité des pirogues serait alors perturbée par l'état de la mer. Enfin, la dernière hypothèse que l'on peut invoquer lors de forts upwellings serait une diminution de la disponibilité du poisson due à l'extension des eaux froides vers le large.

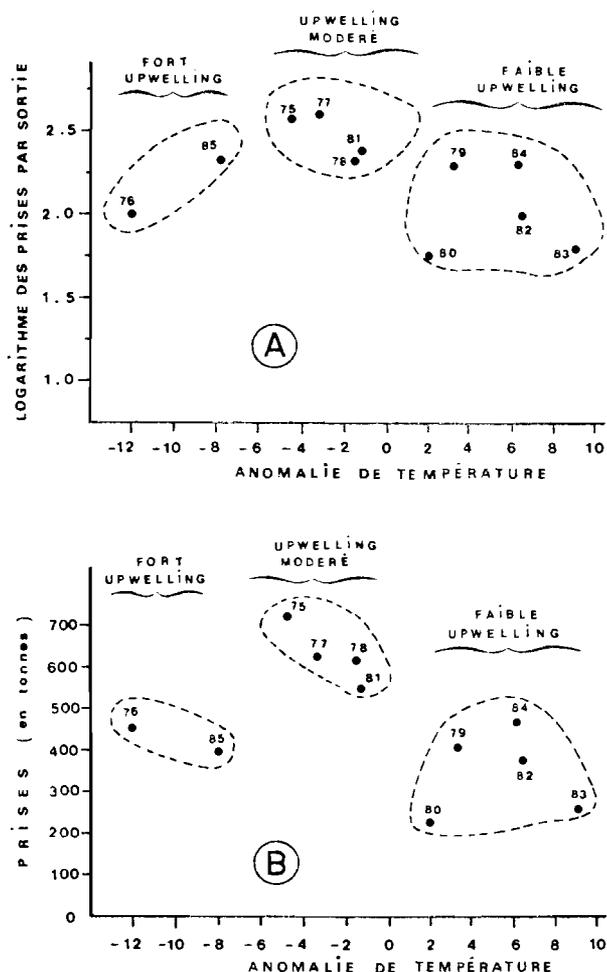


Figure 14

A) Logarithme des prises par sortie (en kg) en fonction des anomalies de températures à Kayar. B) Prises (en tonnes) en fonction des anomalies de températures à Kayar.

A) Logarithm of catch per trip (in kg) and anomalies of sea-surface temperature at Kayar. B) Catch (in metric tons) and anomalies of sea surface temperature at Kayar.

## CONCLUSION

En 1965, les apports de tassergal à Kayar s'accroissaient de 260% par rapport aux quatre années précédentes sans que la physionomie de la flottille eût changé. Seule une abondance exceptionnelle dans les eaux de Kayar en février-mars puis en mai-juin a permis cet accroissement des captures (Van Chi Bonnardel, 1967). Durant la même période, Rossignol et Aboussouan (1965) notaient un upwelling particulièrement intense. La pêche artisanale, de par son rayon d'action limité, reste tributaire de tels phénomènes hydroclimatiques qui influent sur la disponibilité du poisson. La pêche du thiof, tout comme la pêche du tassergal, est une pêcherie dont le succès est assuré par l'intensité et la nature des migrations.

Les résultats obtenus et les hypothèses émises mettent en évidence l'importance de la dynamique régionale des upwellings et des effets locaux du milieu sur la migration et la disponibilité du thiof. Nous avons montré que la relaxation de l'upwelling mauritanien et le déclenchement de l'upwelling sénégalais sont simultanés. Le thiof quitterait alors les eaux mauritaniennes devenues moins productives et migrerait dans les eaux sénégalaises, qui sont le siège d'un fort enrichissement. Ce type de migration illustre la faculté d'une espèce à coloniser ou à étendre son habitat vers les niches écologiques les plus favorables. On retrouve chez d'autres espèces de la région un comportement analogue (Champagnat, Domain, 1978; Boely *et al.*, 1982; Fréon, 1986).

La comparaison des valeurs du transport d'Ekman pour deux régions où la composition des eaux résurgentes présente d'importantes différences qualitatives ne permet pas de rendre compte de leur niveau respectif d'enrichissement. Nous avons mis en évidence des relations entre des paramètres physiques (anomalies de température, transport d'Ekman) et la nature des migrations du thiof au Sénégal. Il est important de souligner que ces paramètres physiques n'ont pas, le plus souvent, d'impact direct sur le poisson; par contre leur variabilité agit sur l'écosystème. Ce n'est pas une valeur donnée du paramètre physique mais son évolution qui peut nous permettre de caractériser par exemple l'état trophique d'un système (Mendelssohn, Roy, 1986; Mendelssohn, Cury, 1987). Cette approche, en terme de processus, peut être retenue pour expliquer le décalage entre l'apparition de l'upwelling et l'arrivée des thiofs à Kayar.

## Remerciements

Nous tenons à remercier le Directeur du CRODT ainsi que l'Institut Sénégalais de Recherches Agricoles (ISRA), qui ont rendu cette étude possible. Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans les efforts soutenus des scientifiques et techniciens du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT-ISRA) lors de la collecte des données. Les remarques pertinentes des différents arbitres nous ont été très utiles. Nous tenons également à remercier les Drs P. Fréon et A. Herbland, MM. Y. Gouriou et A. Samba pour leurs commentaires.

## RÉFÉRENCES

- Arfi R., 1985. Variabilité interannuelle d'un indice d'intensité des remontées d'eau dans le secteur du cap Blanc (Mauritanie), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 12, 1969-1978.
- Bakun A., 1973. Coastal upwelling indices, West Coast of north America, 1946-71, US Dep. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF, 671, 103 p.
- Barber R. T., 1982. Workshop 4. Interaction of environment, plankton and fish, *Rapp. PV Réun. Cons. Inter. Explor. Mer*, **180**, 451-452.
- Boely T., Chabanne J., Fréon P., Stequert B., 1982. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie, *Rapp. PV Réun. Cons. Inter. Explor. Mer*, **180**, 350-355.
- Cadenat J., 1935. Les Serranidae de la côte occidentale d'Afrique (du Cap Spartel au Cap-Vert), *Rev. Trav. Off. Pêches Mar.*, **8**, 4, 32, 377-422.
- Cayre P., Roy C., 1985. Variabilité des rendements en albacore (*Thunnus albacares*) et listao (*Katsuwonus pelamis*) en relation avec les anomalies interannuelles de la température de surface (note préliminaire), *ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap.*, **25**, 67-76.
- Champagnat C., Domain F., 1978. Migrations des poissons démersaux le long des côtes ouest-africaines de 10° à 20° de latitude Nord, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, **16**, 3-4, 239-261.
- Champagnat C., Caverivière A., Conand C., Cury P., Durand J.-R., Fontana A., Fonteneau A., Fréon P., Samba A., 1983. Pêche, biologie et dynamique du Tassergal (*Pomatomus saltator*, Linnaeus, 1766) sur les côtes sénégal-mauritaniennes, *Trav. Doc. ORSTOM Paris*, **168**, 279 p.
- Chauveau J.-P., 1982. La navigation et la pêche maritime dans l'histoire économique du littoral sénégalais (XV-XIX<sup>e</sup> S.), *Fac. Lettres Dakar*, 7 p.
- Crémoux J.-L., 1970. Observations océanographiques effectuées en 1969, *Doc. Sci. Prov. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **24**, 216 p.
- Cury P., Worms J., 1982. Pêche, biologie et dynamique du thiof (*Epinephelus aeneus* E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1817) sur les côtes sénégalaises, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **82**, 88 p.
- Domain F., 1980. Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégal-mauritanien. Les ressources démersales dans le contexte général du golfe de Guinée, *Thèse Doct. État, Univ. Paris VI et Mus. Natl. Hist. Nat.*, 342 p.
- Fréon P., 1986. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation : analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal, *Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille*, tome 1, 287 p.
- Jacques G., Tréguer P., 1986. *Écosystèmes pélagiques marins*, Masson, Paris, Coll. Écologie, 19, 243 p.
- Hempel G., 1982. The Canary Current: studies of an upwelling ecosystem. Introduction, *Rapp. PV Réun. Cons. Inter. Explor. Mer*, **180**, 7-8.
- Laloe F., 1985. Étude de la précision des estimations de captures et prises par unité d'effort obtenus à l'aide du système d'enquête de la section « Pêche Artisanale » du CRODT au Sénégal, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **100**, 37 p.
- Laloe F., Bergerard T., Samba A., 1981. Contribution à l'étude de la pêcherie de Kayar : étude d'une partie des résultats du suréchantillonnage de 1978 concernant les pirogues motorisées pêchant à la ligne, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **79**, 45 p.
- Leca N., 1935. Les pêcheurs de Guet Ndar, *Doc. IFAN, Paris, Larose*, 1 vol., 275-381.
- Le Reste L., Odinetz O., 1984. La pêche crevette dans l'estuaire de la Casamance en 1984, *Arch. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **129**, 10 p.
- Limouzy C., Cayre P., 1981. Pêche et aspect de la biologie du voilier de l'Atlantique (*Istiophorus platypterus*) au Sénégal, *ICCAT, Col. Vol. Sci. Pap.*, **15**, 1, 361-372.
- Manriquez M., Fraga F., 1982. Water mass distribution in the upwelling off NW Africa in November, *Rapp. PV Réun. Cons. Inter. Explor. Mer*, **180**, 39-47.
- Mendelssohn R., Roy C., 1986. Environmental influences on the French, Ivory-Coast, Senegalese and Moroccan tuna catches in the Gulf of Guinea, in: *Proceedings of the ICCAT conference on the international skipjack year program ICCAT, Madrid*, edited by P.E.K. Symons, P.M. Miyake and G.T. Sakagawa, 170-188.
- Mendelssohn R., Cury P., 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivorian coastal pelagic species and associated environmental conditions, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 2, 408-421.
- Merle J., Le Floch J., 1978. Cycle annuel moyen de la température dans les couches superficielles de l'Océan Atlantique intertropical, *Oceanol. Acta*, **1**, 3, 271-276.
- Minas H. J., Codispoti L. A., Dugdale R. C., 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region of Northwest Africa, *Rapp. PV Réun. Cons. Inter. Explor. Mer*, **180**, 148-183.
- Mittelstaedt E., 1983. The upwelling area off Northwest Africa. A description of phenomena related to coastal upwelling, *Progr. Oceanogr.*, **12**, 307-331.
- Pechart, 1982. Les enquêtes sur la pêche artisanale sénégalaise au CRODT, *Arch. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **112**, 35 p.
- Picaud J., Servain J., Busalacchi A. J., Seva M., 1984. Interannual variability versus seasonal variability in the tropical Atlantic, *Geophys. Res. Lett.*, **11**, 787-790.
- Privé M., Wagner J. J., 1977. Croisière Capricorne 77.03, résultats d'observations bathythermographes (16 avril, 10 mai 1977), *Arch. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **50**, 86 p.
- Rebert J. P., 1983. Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **89**, 99 p.
- Rosignol M., Aboussouan M. T., 1965. Hydrologie marine côtière de la presqu'île du Cap-Vert. Contribution à l'étude de la productivité des eaux, *Doc. Sci. CRODT*, **2**, 166 p.
- Roy C., Jamin P., Ba A., 1985. Recueil de données relevées aux stations côtières du Sénégal de 1947 à 1983, *Arch. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **138**, 154 p.
- Soceco-Pechart, 1985. Recensement de la pêche artisanale sénégalaise en avril et septembre 1983, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **101**, 51 p.
- Speth P., Kohne A., 1983. The relationship between sea surface temperature and winds off Northwest Africa and Portugal, *Oceanogr. Trop.*, **18**, 1, 69-80.
- Stequert B., Brugge W. J., Bergerard P., Fréon P., Samba A., 1979. La pêche artisanale maritime au Sénégal : étude des résultats de la pêche en 1976 et 1977. Aspects biologiques et économiques, *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **92**, 48 p.
- Van Chi Bonnardel R., 1967. L'économie maritime et rurale de Kayar, village sénégalais. Problèmes de développement, *Dakar, Mém. IFAN*, **76**, 260 p.
- Voituriez B., Herbrand A., 1982. Comparaison des systèmes productifs de l'Atlantique tropical Est : dômes thermiques, upwellings côtiers et upwelling équatorial, *Rapp. PV Réun. Cons. Inter. Explor. Mer*, **18C**, 114-130.
- Wooster W. S., Bakun A., McLain D. R., 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic, *J. Mar. Res.*, **34**, 131-141.

# Optimal Environmental Window and Pelagic Fish Recruitment Success in Upwelling Areas<sup>1</sup>

Philippe Cury and Claude Roy

Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, Institut Sénégalais de Recherches Agricoles, B.P. 2241, Dakar, Sénégal

Cury, P., and C. Roy. 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. 46: 670–680.

Food availability and physical constraints such as turbulence are now considered as important factors that affect larval survival and pelagic fish recruitment. In Ekman-type upwelling, vertical advection, new inputs of nutrients and turbulence are linked to wind speed. According to the literature, food availability for larvae is related to biological dynamics (primary production) up to a point where the biological processes are disturbed by physical processes (turbulence generated by wind mixing). This limitation does not exist for non Ekman-type upwelling where upwelling intensity is not correlated with wind speed. We hypothesize that relations between annual recruitments and upwelling intensity are dome shaped in Ekman-type upwellings and linear for non Ekman-type upwellings. A statistical method is used to analyse the form of the relationships between recruitments and upwelling indices or wind mixing. The recruitment of the Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*), of the Pacific sardine (*Sardinops sagax caerulea*) and of the West African sardines and sardinellas are thereby examined. Results show that for Ekman-type upwelling the annual recruitment increases with upwelling intensity until wind speed reaches a value of roughly  $5\text{--}6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  and decreases for higher values. For a non Ekman-type upwelling the relationship between recruitment and upwelling intensity is linear. These results confirm the existence of an optimal environmental window for recruitment.

La disponibilité en nourriture et des contraintes physiques comme la turbulence sont des facteurs importants pour la survie des larves et le recrutement des espèces pélagiques. Dans un upwelling d'Ekman, les mouvements verticaux, les apports en sels minéraux et la turbulence sont liés à la vitesse du vent. D'après la littérature, la disponibilité en nourriture pour les larves est associée à des processus biologiques (production primaire) qui peuvent être perturbés par des processus physiques (turbulence). Ce facteur limitant disparaît quand l'intensité de l'upwelling est indépendante du vent local. Nous proposons une relation en forme de dôme entre le recrutement et l'intensité de l'upwelling pour un upwelling d'Ekman et linéaire pour les autres types d'upwellings. Une méthode statistique est utilisée pour analyser la forme des relations entre recrutement, les indices d'upwelling ou la turbulence. Le recrutement de l'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*) de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax caerulea*) et des sardines et sardinelles ouest-africaines est étudié. Les résultats montrent que, dans les upwellings d'Ekman, le recrutement annuel s'accroît avec l'intensité des upwellings jusqu'à ce que le vent atteigne une vitesse proche de  $5\text{--}6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  et décroît ensuite pour des vitesses plus élevées. Quand l'intensité des upwellings est indépendante des vents locaux et que la turbulence est faible, la relation entre recrutement et upwelling est linéaire. Ces résultats confirment l'existence d'une fenêtre environnementale optimale pour le recrutement.

Received March 22, 1988  
Accepted November 21, 1988  
(J9649)

Reçu le 22 mars 1988  
Accepté le 21 novembre 1988

Large variability in pelagic fish recruitment is frequent and may have an important effect on fisheries (Smith 1985). Larvae survival is especially variable and the role of different sources of mortality at the prerecruit stage has been intensively studied. The main causes of larval mortality appear to be starvation and predation (Blaxter and Hunter 1982) and several environmental factors have a determinant effect on recruitment (Shepherd et al. 1984). Currently two theories have emerged to explain recruitment success in relation to environment. With the match-mismatch hypothesis, Cushing (1975) emphasizes that the annual production of fish larvae is matched or mismatched to the production of their food. In other words, a stock releases its larvae into the annual production cycle at the best time to secure good survival on average. The impor-

tance of food availability for larvae is the core of this energetic approach. The second hypothesis is based on Hjort's (1914, 1926) suggestion; early first feeding for larvae is the most vulnerable stage in the life history of fish. Some authors (Lasker 1975, 1981a, 1985; Peterman and Bradford 1987) provide evidence that turbulence in the euphotic layer increases larval mortality during "critical periods" (May 1974). A stable environment is usually needed to allow aggregations of food organisms to be formed and maintained. This stability hypothesis (Lasker 1981b) takes into account dynamic physical processes even though food availability is again the crucial factor for larval survival.

The time and space scales used for these studies are mostly microscales (Lasker 1978; Methot 1983; Peterman and Bradford 1987). It is interesting to try to reconcile the ideas which have been developed within a fine scale using a broader scale. In this paper we analyze the relationships that may exist between

<sup>1</sup>This work is dedicated to Dr. Reuben Lasker, a generous man and a pioneer in recruitment studies.

annual recruitment indices and upwelling intensity or wind mixing for some pelagic fish stocks in upwelling areas. The comparison between areas where upwelling intensity and wind mixing are closely related and areas where they are independent will illustrate the potential effect of turbulence on recruitment.

### Analysis of the Relationships between Recruitment and Upwelling

#### Upwelling and Turbulence in Pelagic Fish Habitats.

The main coastal upwelling areas are located on the eastern boundaries of the oceans where the equatorward trade winds induce offshore Ekman transport. Cold, nutrient rich subsurface waters are brought to the euphotic layers enhancing primary production. Weak winds reduce primary productivity because they disrupt the upwelling process and the renewal of nutrients in the surface layers (Huntsman and Barber 1977). In the classical Ekman scheme the magnitude of the offshore transport in the upper layer is considered to be an indication of the amount of water upwelled along the coast into the surface layers (Bakun 1973). Higher wind induces higher offshore transport and increases upwelling. Therefore upwelling intensity and nutrient input into the euphotic layers could be estimated using offshore Ekman transport calculated from the wind component parallel to the coast. Ekman-type upwellings are found off Peru, California, Morocco, and Senegal.

Off Ivory Coast and Ghana, trade winds are weak and the strong cooling of the sea surface temperature during the boreal summer cannot be interpreted as classical Ekman-type upwelling (Bakun 1978; Picaut 1983). All attempts to correlate the intensity and duration of this upwelling with local winds have failed (Houghton 1976). Many mechanisms have been proposed as explanations of this upwelling among which are internal waves generated in the western part of the Atlantic (O'Brien et al. 1978), upward thermocline slope at the coast due to the intensification of the eastward Guinea Current (Ingham 1979), or local cooling downstream of a cape (Marchal and Picaut 1977). Since local winds are not the driving force of this non-Ekman type upwelling, Cury and Roy (1987) used interannual anomalies of coastal sea surface temperature to estimate its intensity. The sign of anomalies was changed in their presentation so that a positive value was associated with a strong upwelling intensity.

The energy transferred through the water column by the wind creates turbulence in the surface layers. The rate at which turbulent kinetic energy of the wind is added to the surface layer is roughly proportional to the cube of the wind speed (Niiler and Kraus 1977; Elsbery and Garwood 1978). Therefore a wind mixing index that estimates turbulence in the upper layer is usually given by wind speed cubed (Bakun and Parrish 1980; Husby and Nelson 1982). Wind mixing indices, when available, were used (Peru, Morocco); otherwise wind speed (Senegal) or upwelling indices (proportional to wind speed squared) were used (California).

In Ekman-type upwelling, high wind speed enhances upward water movement and also generates turbulence in the surface layers. Therefore, off Peru, Morocco, and Senegal annual wind mixing index and upwelling intensity are positively correlated (Fig. 1). In non Ekman-type upwelling off Ivory Coast, Ghana where wind is not the driving force, annual wind mixing and upwelling intensity are independent variables (Fig. 2).

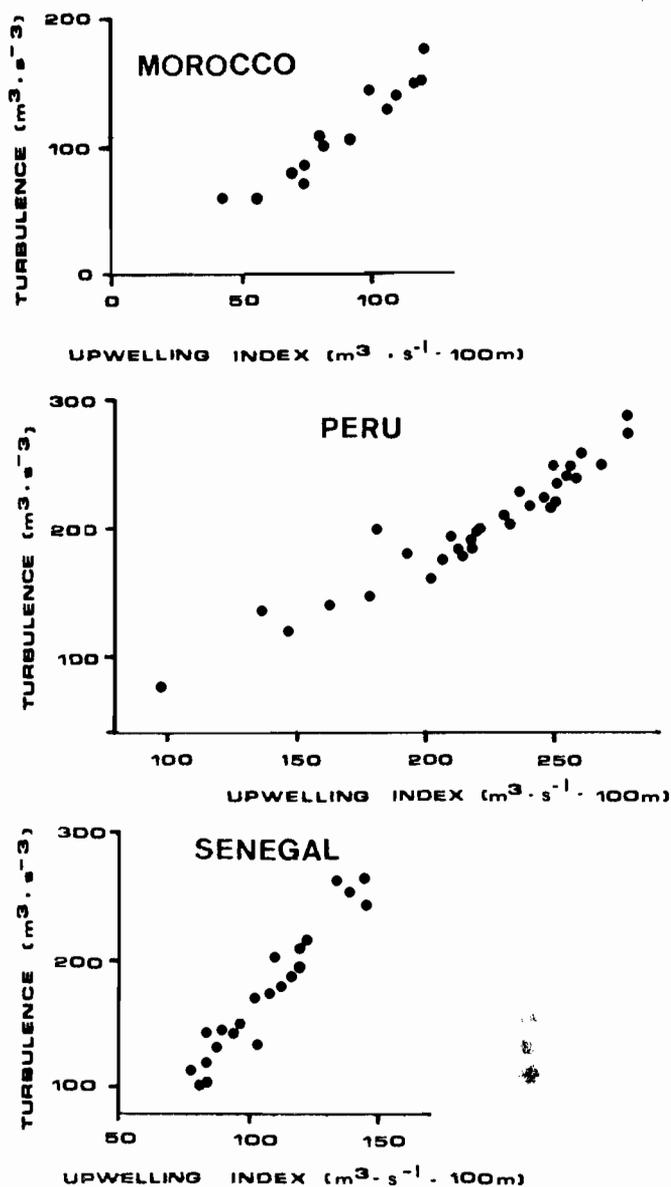


FIG. 1. Relationship between annual upwelling ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100 m^{-1}$  coastline) and turbulence ( $m^3 \cdot s^{-3}$ ) indices for Ekman-type upwellings in Peru from 1953 to 1985 (Mendo et al. 1987), in Morocco from 1968 to 1981 (Belvèze 1984) and Senegal from 1964 to 1986 (C. Roy, unpubl. data).

#### Theoretical Approach

Acceptable food concentrations associated with stable ocean conditions must be present in the larvae's environment for survival (Lasker 1981a). Strong turbulence generated by high wind speed has a negative effect on larval survival by desegregating food and larvae patches (Saville 1965; Peterman and Bradford 1987) and on the recruitment (Lasker 1981a; Mais 1981). In an Ekman-type upwelling, vertical advection, new inputs of nutrients and turbulence (wind mixing) are linked with wind speed. Therefore in an Ekman-type upwelling, increasing upwelling intensity from weak to moderate should have a positive effect on recruitment since increased primary production would enhance food availability, wind mixing remaining low. Strong upwelling should have a negative effect on recruitment because wind mixing is high even if the primary production increases. This limitation should not exist in the case where the

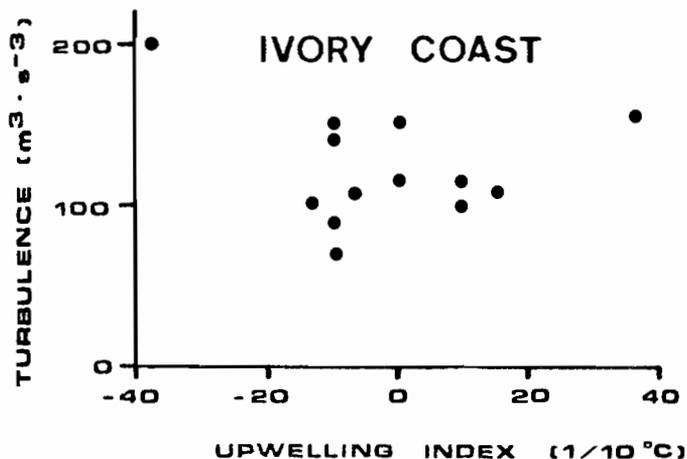


FIG. 2. Relationship between annual upwelling ( $1/10^{\circ}\text{C}$ ) and turbulence ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ ) indices for a non Ekman-type upwelling in Ivory Coast, from 1966 to 1981 (1971 and 1972 are missing, Cury and Roy (1987) and ship of opportunity data).

strength of the upwelling is not correlated with wind intensity. We hypothesize that the relationships between recruitment variability and annual upwelling indices are dome shaped in Ekman-type upwellings (Fig. 3) and linear for non Ekman-type upwellings.

There are two limiting factors that explain the nonlinearity of the curve for Ekman-type upwelling. On the left side of the curve wind mixing is weak and the limiting factor is the production of food due to the low intensity of the upwelling; on the right side of the curve, the upwelling is strong and turbulence is then the limiting factor. There is therefore an "optimal environmental window" for moderate upwellings where the effects of the limiting factors are minimized (Fig. 3).

#### Statistical Method

In analyzing the relationship between recruitment and environmental factors most of the statistical methods are linear or an a priori transformation is used (essentially a logarithmic

transformation) (Parrish and MacCall 1978; Anthony and Fogarty 1985; Stocker et al. 1985; Crecco et al. 1986). We applied a statistical technique developed by Breiman and Friedman (1985) that empirically estimates optimal transformations for multiple regressions. The response variable  $Y$  and the predictor variables  $X_1, \dots, X_p$  are replaced by functions  $T_1(Y)$  and  $T_2(X_1), \dots, T_{p+1}(X_p)$ . A procedure estimates these functions  $T_i$  by minimizing

$$e^2 = \frac{E\{(T_1(Y) - \sum_{j=1}^p T_{j+1}(X_j))\}^2}{\text{Var}[T_1(Y)]}$$

An iterative algorithm (ACE: Alternating Conditional Expectation) permits the calculation of these transformation functions which do not belong to a particular parameterized family and which are even not monotone. It also differs from other empirical statistical methods usually used in that the transformations are unambiguously defined and estimated without use of ad hoc heuristics, restrictive distributional assumptions, or restriction of the transformation to a particular parametric family. If we fix the values of all but one variable and solve the problem of what new transformation will minimize the normalized residual sum of squares, then the solution is a conditional expectation that can be estimated empirically using a smoothing algorithm. The algorithm converges to an optimal solution and does not produce a given equation, but rather an empirical smoothed transformation of each of the data points for each of the variables. The transformation is not expressed in a particular unit (unless a functional transformation can be discerned from the plot) and its shape is found by plotting the transformed values of a variable versus the original values. This procedure, previously used in fishery studies by Mendelsohn and Cury (1987) and Mendelsohn and Mendo (1987) thus also provides a method for estimating maximum correlation, and gives new insights into the relationship between the response and predictor variables (i.e. it allows the identification of discontinuities in the relationship).

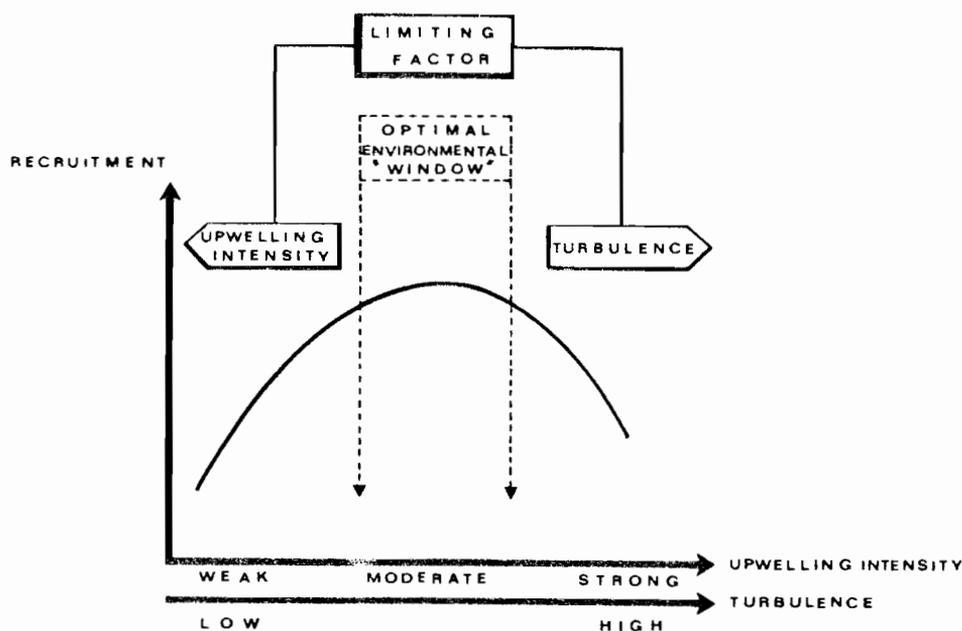


FIG. 3. Theoretical relationship between recruitment and environmental factors in upwelling areas.

TABLE 1. Recruitment (number of 3-mo-old fish) and mean annual parent stock (adult biomass of 3-mo or older fish) of the Peruvian anchoveta (Pauly et al. 1987). Annual turbulence and upwelling indices off Trujillo (Mendo et al. 1987).

Year	No. Recruits ( $\times 10^9$ )	Adult biomass (tons $\times 10^6$ )	Turbulence index ( $m^3 \cdot s^{-3}$ )	Upwelling index ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100 m^{-1}$ coastline)
1953	260	5.965	179	192
1954	252	9.378	229	236
1955	156	8.195	251	256
1956	106	5.017	259	261
1957	141	2.828	291	277
1985	172	3.661	221	239
1959	487	7.163	212	233
1960	573	11.618	199	220
1961	554	16.428	195	219
1962	394	14.688	188	217
1963	651	12.945	185	212
1964	364	14.183	185	217
1965	721	12.902	180	214
1966	635	15.175	221	250
1967	484	18.739	218	248
1968	352	12.859	273	278
1969	609	13.265	225	245
1970	568	14.428	250	268
1971	73	13.708	206	233
1972	105	3.106	239	254
1973	42	3.122	243	258
1974	22	3.446	148	177
1975	115	2.761	252	251
1976	90	4.420	238	250
1977	188	1.155	190	216
1978	209	3.878	163	202
1979	66	1.421	178	207
1980	392	2.504	201	181
1981	331	9.003	138	136

## Review of some Pelagic Fish Stocks of Upwelling Areas

### Peruvian Anchoveta

The idea that strong winds and turbulence in the upper layer can be detrimental to the survival of the Peruvian anchoveta (*Engraulis ringens*) was presented by Walsh et al. (1980). Using monthly anchoveta recruitment estimates, Mendelssohn and Mendo (1987) reinforced the idea of an effect of turbulence on short-term recruitment fluctuations. However, anchoveta recruitment also depends on the adult biomass level (Csirke 1980) and the dome shaped stock-recruitment relationship suggests a strong effect of parental cannibalism on anchoveta egg standing stocks (Santander 1987). The recruitment depends both on the parent stock and on environmental fluctuations.

We used the data updated in a recent synthesis on the Peruvian anchoveta stock (Pauly and Tsukayama 1987). These authors estimated a recruitment index (number of 3-mo-old fish) and adult biomass using virtual population analysis from 1953 to 1982 (Table 1). An annual turbulence index was calculated for one of the major anchoveta spawning areas located off Trujillo using monthly turbulence indices (wind speed cubed) of Mendo et al. (1987) (Table 1). Upwelling indices were not included in the calculation as they are strongly correlated with the turbulence indices (see Fig. 1) and do not improve fit.

Optimal empirical transformations (T1, T2, T3) for the multiple regression were calculated using the method previously described.

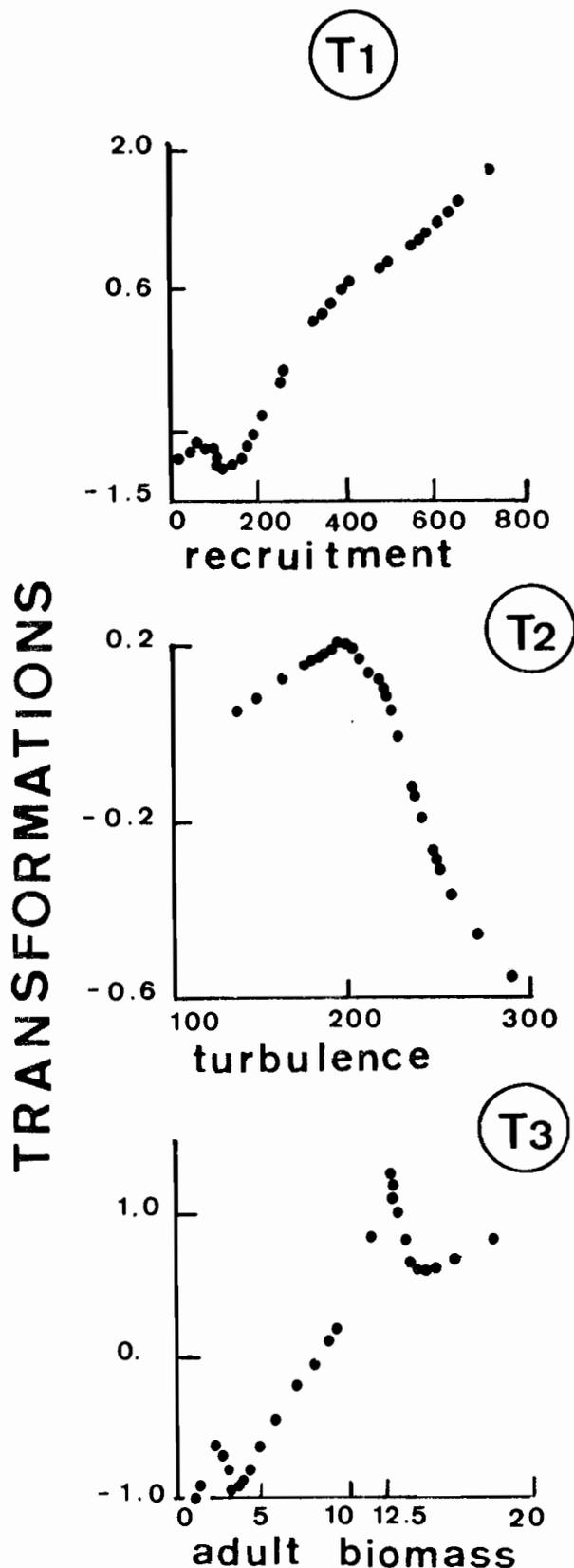


FIG. 4. Optimal empirical transformations for recruitment (No. of recruits  $\times 10^9$ ) (T1), turbulence index ( $m^3 \cdot s^{-3}$ ) (T2) and adult biomass ( $t \times 10^6$ ) (T3) for the Peruvian anchoveta.

$$(1) \quad T1 (\text{Recruitment}) = T2 (\text{turbulence}) + T3 (\text{adult biomass}).$$

TABLE 2. Recruitment (number of year class at age 2) and parent stock (adult biomass of 2-yr-old fish) of the Pacific sardine (MacCall 1979). Annual upwelling index off Monterey (Bakun 1973).

Year	No. Recruits ( $\times 10^9$ )	Adult biomass (tons $\cdot 10^3$ )	Upwelling Index ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100 m^{-1}$ ) coastline
1946	1.625	566	92.8
1947	1.667	405	84.8
1948	3.875	740	78.1
1949	4.261	793	68.8
1950	3.690	780	70.1
1951	0.290	277	77.4
1952	0.397	136	68.7
1953	0.972	202	90.8
1954	1.197	239	81.3
1955	0.382	170	160.5
1956	0.264	108	139.8
1957	0.588	90	113.4
1958	1.586	177	97.1
1959	0.905	122	162.3
1960	0.288	88	91.6
1961	0.111	54	88.8
1962	0.074	27	94.8
1963	0.056	21	76.4
1964	0.011	11	152.8
1965		3	

The plot of the transformed values of the data against the original values are shown in Fig. 4. The estimated transformation of the recruitment is almost linear (Fig. 4, T1). Turbulence is transformed to a nearly dome shaped curve (Fig. 4, T2). It first increases to a value around  $200 m^3 \cdot s^{-3}$  (which corresponds to a wind speed between  $5$  and  $6 m \cdot s^{-1}$ ) and then decreases strongly. The transformation of parent stock is almost linear in shape with a small decrease for high values of adult biomass (higher than  $12.5 \cdot 10^6 t$ ) (Fig. 4, T3). The resulting transformed model (1) explains 70% of the observed variance in the recruitment data. Recruitment is positively correlated with stock biomass; however, the relationship between recruitment and turbulence is non-linear. It suggests that the upwelling is beneficial for the recruitment until the wind speed reaches values of  $5-6 m \cdot s^{-1}$  and that for higher wind speed, turbulence has a negative effect on recruitment.

These transformations suggest that both high turbulence and low adult biomass may have played an important role in the collapse of the Peruvian anchoveta. In 1972 and 1973 the parent stock was low (Table 1) and produced few recruits which had difficulties surviving in an environment where turbulence was higher than  $200 m^3 \cdot s^{-3}$  (Table 1; Fig. 4, T2). Consequently, overfishing was apparently not the only factor preventing a recovery of the stock.

#### Pacific Sardine

The Pacific sardine (*Sardinops sagax caerulea*) fishery like the Peruvian anchoveta fishery is well documented. Analyses of the sardine stock-recruitment relationship (Clark and Marr 1955; Radovitch 1962; Murphy 1967) showed density dependence, often by assuming a Ricker functional relationship. Following Cushing (1971), who concluded that clupeoid stocks tend not to have strong density dependent regulatory mechanisms, MacCall (1979) showed that the stock-recruitment relationship presented no curvature (density-dependent regulation of the recruitment). We used new population esti-

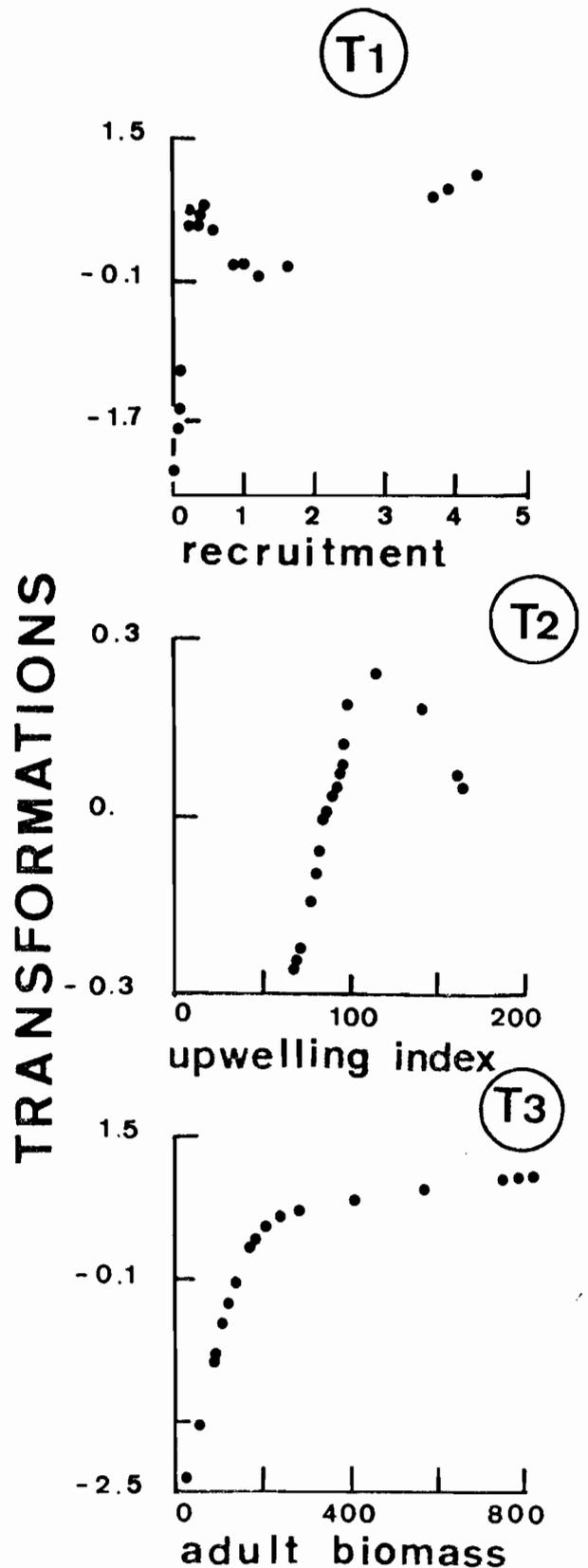


FIG. 5. Optimal empirical transformations for recruitment (No. of recruits  $\times 10^9$ ) (T1), upwelling index ( $m^3 \cdot s^{-1} \cdot 100 m^{-1}$  coastline) (T2) and adult biomass ( $t \times 10^3$ ) (T3) for the Pacific sardine.

TABLE 3. Recruitment (CPUE of age 0 group) of the Moroccan sardine (Belvèze 1984). Seasonal turbulence and upwelling indices off Tantan during the reproductive period (Belvèze 1984).

Year	CPUE (tons·d <sup>-1</sup> )	Upwelling index (m <sup>3</sup> ·s <sup>-1</sup> ·100 m <sup>-1</sup> ) coastline	Turbulence index (m <sup>3</sup> ·s <sup>-3</sup> )
1968	2.08	81.7	103.5
1969	2.15	42.1	61.0
1970	5.80	81.4	111.3
1971	1.38	56.1	60.2
1972	1.78	73.6	87.6
1973	0.89	73.6	71.1
1974	0.64	92.1	105.5
1975	0.96	120.3	155.8
1976	0.55	121.0	178.0
1977	0.46	116.6	152.9
1978	2.25	99.1	146.3
1979	0.63	69.1	79.1
1980	2.74	108.6	140.7
1981	0.78	105.6	128.7

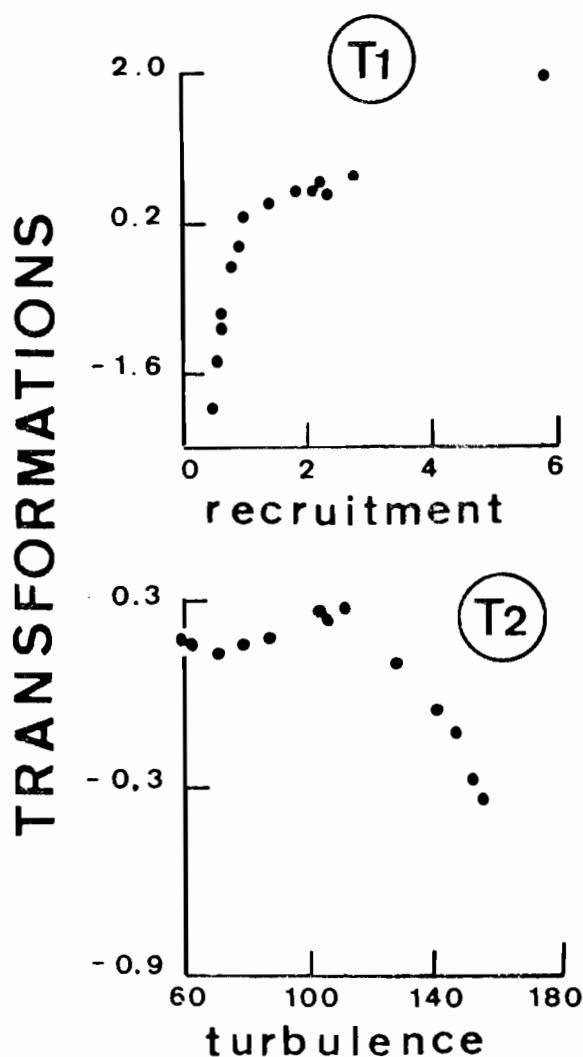


FIG. 6. Optimal empirical transformations for recruitment (t·d<sup>-1</sup>) (T1) and turbulence index (m<sup>3</sup>·s<sup>-3</sup>) (T2) for the Moroccan sardine.

mates of the recruitments and Pacific sardine biomass calculated by MacCall (1979) (Table 2). The annual recruitment (year class at age 2) was estimated using a cohort analysis of aged

landings data from 1945 to 1964. The adult biomass was calculated as all fish of age 2 or older. The only environmental data available were monthly upwelling indices off Monterey (36°N, 122°W) from Bakun (1973) that were averaged over the whole year (Table 2).

Optimal transformations (T1, T2, T3) for the multiple regression were calculated using the current year upwelling index and adult biomass, and year class at age 2 for recruitment 2 yr later. For example recruitment index in 1948 is associated with annual upwelling index and adult biomass calculated in 1946

$$(2) \quad T1 (\text{recruitment}) = T2 (\text{upwelling index}) + T3 (\text{adult biomass}).$$

The transformation for the recruitment index presents a sharp increase for low values (under  $0.5 \cdot 10^9$  fish), it decreases for values between  $0.5$  and  $1.0 \cdot 10^9$  and increases slowly for higher values (Fig. 5, T1). The upwelling index transformation is dome shaped with a breaking point around a value of  $100\text{--}120 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$  per  $100 \text{ m}$  of coastline (this value corresponds roughly to an alongshore wind speed of  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Fig. 5, T2). The transformation of adult biomass is typically a Beverton and Holt stock–recruitment relationship (Fig. 5, T3); it shows a curvature for sardine biomass of  $200 \cdot 10^3$  metric tons. Model (2) explains 87% of the recruitment variance.

These relationships provide some complementary information on the waning years of the Pacific sardine fishery. After 1954, the adult biomass was under  $200 \cdot 10^3$  metric tons (Table 2) and the recruitment–adult biomass relationship was on a slope where a minor stock produced a minor recruitment. After 1954, the upwelling intensity was higher than in the past (Table 2), and may have had a negative effect on recruitment. MacCall (1983) suggested that the rate of decline was sustained because the fishery consistently exceeded sustainable yields. The transformations of the Ekman index and the adult biomass suggest that this was not the only factor producing the collapse. It may have been due to a conjunction of several depressive factors on recruitment; excessive upwelling, or too depressed biomass associated with a high exploitation rate.

#### West African Sardines and Sardinellas

##### Morocco

For Morocco, a recruitment index for sardine (*Sardina pilchardus*) may be obtained by using CPUE (Catch Per Unit of Effort) of age 0 and age 1 of the following year (Belvèze and Erzini 1983; Belvèze 1984) (Table 3). Monthly turbulence indices at 28°N, 13°W from October to April (Belvèze 1984) were used to calculate an annual wind mixing index during the reproductive and larval growth periods.

Optimal transformations (T1, T2) are estimated for the simple regression between recruitment and turbulence.

$$(3) \quad T1 (\text{recruitment}) = T2 (\text{turbulence}).$$

The model explains only 21% of the observed variance in recruitment. An estimation of stock size is not available and it would certainly contribute to an explanation of a much greater part of the variance if included in the model. However, the transformation of recruitment (Fig. 6, T1) is very close to a log transformation. The transformation of the turbulence appears to increase very slowly to a value of  $120 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-3}$  (which corresponds to a wind speed close to  $5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ); for higher values of wind speed it decreases strongly (Fig. 6, T2).

TABLE 4. CPUE, fishing effort for the Senegalese round sardinella fishery (Fréon, 1983). Seasonal wind speed, turbulence, and upwelling indices off Yoff (Fréon 1983; C Roy, unpubl. data).

Year	CPUE (tons·10 h <sup>-1</sup> )	Effort 10 h·10 <sup>3</sup>	Wind speed (m·s <sup>-1</sup> )	Turbulence index (m <sup>3</sup> ·s <sup>-3</sup> )	Upwelling index (m <sup>3</sup> ·s <sup>-1</sup> ·100 m <sup>-1</sup> )
1964				152	97
1965				178	113
1966	13.54	0.607	4.90	145	90
1967	11.62	0.673	4.66	144	84
1968	12.70	0.880	4.46	105	85
1969	9.86	1.325	4.37	120	83
1970	7.56	1.469	4.29	133	87
1971	10.68	1.262	5.01	176	109
1972	16.32	1.455	6.00	255	137
1973	11.38	2.590	5.30	211	117
1974	9.78	3.509	5.99	241	144
1975	7.22	4.062	5.50	218	122
1976	8.06	4.820	5.93	261	134
1977	8.61	5.157	5.61	202	111
1978	9.15	4.913	5.01	172	103
1979	6.68	5.996	4.53	115	78
1980	7.01	6.203	5.21	186	115
1981	6.09	7.773	5.03	135	103
1982	2.30	10.206	4.77	142	93
1983	2.00	10.841	4.51	106	82
1984				135	104
1985				265	144
1986				194	119

TABLE 5. CPUE, fishing effort for the Ivoirio-ghanaian sardinellas fishery (Cury and Roy 1987, unpubl. data). Annual turbulence (C. Roy, unpubl. data) and upwelling index off Abidjan (Cury and Roy 1987).

Year	CPUE (tons·d <sup>-1</sup> )	Effort (d·10 <sup>3</sup> )	Turbulence index (m <sup>3</sup> ·s <sup>-3</sup> )	Upwelling index (1/10°C)
1965				29.7
1966	7.33	3.420	91	-9.3
1967	8.51	3.746	111	15.8
1968	7.35	4.073	70	-10.6
1969	5.30	3.616		-18.3
1970	3.81	5.716	117	7.5
1971	4.64	5.484		7.8
1972	6.47	3.930		4.5
1973	3.29	2.483	200	-37.8
1974	4.87	2.024	113	-6.8
1975	7.96	1.768	155	0.8
1976	10.64	1.824	158	36.1
1977	12.23	2.003	120	1.2
1978	9.26	2.200	103	9.4
1979	6.53	2.681	105	-13.2
1980	5.75	2.409	142	-10.7
1981	9.52	2.207	151	-9.9

#### Senegal and Ivory Coast-Ghana

In Senegal and Ivory Coast-Ghana, recruitment indices are not available for Sardinellas (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*). Fréon (1983) and Cury and Roy (1987) studied pelagic fish stocks in these upwelling areas and showed that annual CPUE is a function of fishing effort and of the upwelling intensity during the fishing year and 1 yr before. The upwelling intensity 1 yr before the fishing year appears to have an important effect on recruitment (sardinellas are recruited to the fishery after 1 yr). In Senegal, the upwelling is an Ekman-type upwelling and wind speed is used as an upwelling index (Fréon 1983). The monthly averages of the wind speed over the upwell-

ing season (November to May) were used to estimate interannual upwelling intensity and wind mixing. In Ivory Coast-Ghana, the upwelling is not caused by the local wind and sea surface temperature anomalies (deviation from a mean cycle during the upwelling seasons) were used as an upwelling index (Cury and Roy 1987). CPUE, fishing effort, upwelling or turbulence indices are presented in Table 4 for Senegal and Table 5 for Ivory Coast-Ghana.

Optimal transformations (T1, T2, T3, T4) for the multiple regression between CPUE and fishing effort, environmental indices during the fishing year and 1 yr before are calculated

$$(4) \quad T1(CPUE_i) = T2(\text{fishing effort}_i) + T3(\text{ind}_i) + T4(\text{ind}_{i-1})$$

where  $i$  = year index, ind. = upwelling index (Ivory Coast-Ghana) or wind speed (Senegal).

For Senegal and Ivory Coast-Ghana the models explain respectively 97 and 94% of the observed variance in CPUE. Empirical transformations of CPUE for Senegal and Ivory Coast-Ghana are curved and suggest that a log transformation is suitable (Fig. 7, T1 and Fig. 8, T1). The transformations of effort are nearly linear and have a negative slope. The relationship between CPUE and effort is negative and can be approximated with a linear model (Fig. 7, T2 and Fig. 8, T2). The transformation of upwelling index or wind speed during the fishing year increases for Ivory Coast and Senegal and shows a platform for Senegal (Fig. 7, T3 and Fig. 8, T3). The contribution of this index to the explication of the CPUE variance was interpreted as the effect of availability of the fish; fish seem less available during strong upwelling. The models used by Fréon (1983) and by Cury and Roy (1987) to analyze CPUE in Senegal and in Ivory Coast empirically integrate the upwelling index 1 yr before fishing to evaluate recruitment. Therefore analyzing the form of the transformation of this parameter that maximizes the correlation in the model allows us to identify

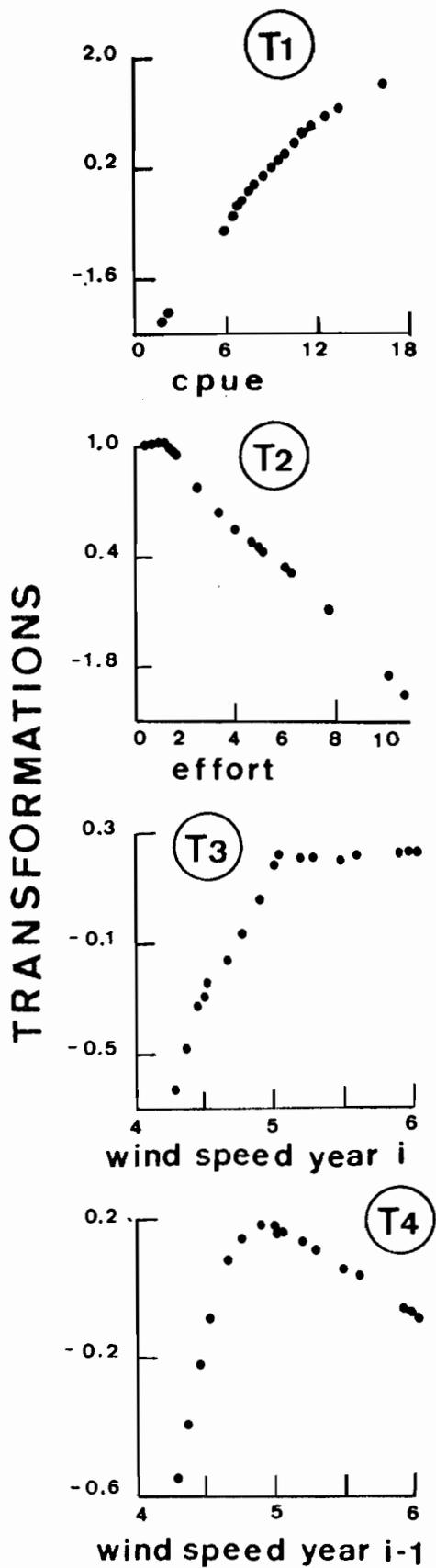


FIG. 7. Optimal empirical transformations for CPUE ( $t \cdot d^{-1}$ ) (T1), fishing effort ( $10 h \times 10^3$ ) (T2), wind speed ( $m \cdot s^{-1}$ ) during the fishing year (T3) and wind speed during the previous year (T4) for the Senegalese round sardinella.

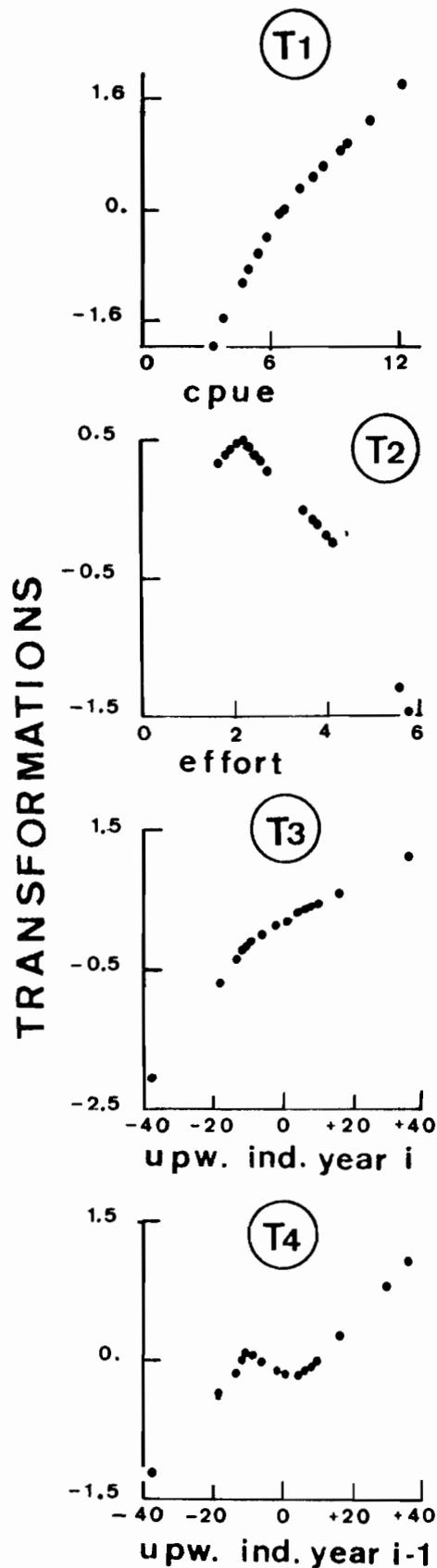


FIG. 8. Optimal empirical transformations for CPUE ( $t \cdot d^{-1}$ ) (T1), fishing effort ( $d \cdot 10^3$ ) (T2), upwelling index ( $1/10^\circ C$ ) during the fishing year (T3) and upwelling index during the previous year (T4) for the Ivoirian sardinellas.

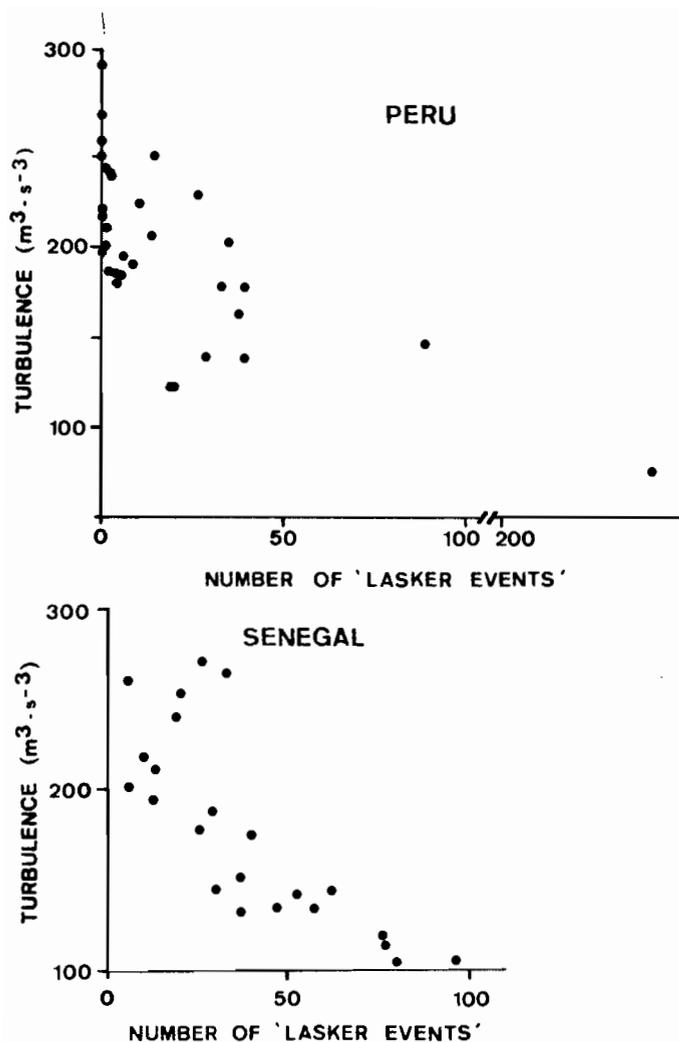


FIG. 9. Relationship between annual turbulence indices ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-3}$ ) and occurrence of "Lasker events" in Peru and Senegal (from Mendelssohn and Mendo (1987) and C. Roy, unpubl. data). The number of "Lasker events" measures the number of 4-d periods during which the wind speed did not exceed  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (see Peterman and Bradford (1987) for details about the calculation).

the relationship between the environmental parameter and recruitment. For Senegal, the transformation of wind speed 1 yr before the fishing year is dome shaped with a breaking point centered at  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (Fig. 7, T4). For the Ivory Coast-Ghana the transformation of the upwelling index is nearly linear with just a platform for values around zero (Fig. 8, Table 4). This suggests that recruitment and upwelling are positively correlated in Ivory Coast-Ghana.

The transformations of the indices that evaluate upwelling intensity in Senegal and in Ivory Coast-Ghana are consistent with our hypothesis that a linear relationship exists between recruitment and upwelling in a non Ekman-type upwelling and that a dome shaped relationship exists in an Ekman-type upwelling.

### Discussion: "5–6 $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ Wind Speed" as an "Optimal Environmental Window"

#### "Lasker Events" and Average Seasonal Wind Speeds

Peterman and Bradford (1987) and Mendelssohn and Mendo (1987) used an index reflecting Lasker's hypothesis (1978),

called the "Lasker event". It measured the number of 4-d periods during which the wind speed did not exceed  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ . While arrived at from different time scale studies, our results are also consistent with these previous studies which present evidence of the importance of this criterion and its impact on larvae survival.

Husby and Nelson (1982) noted that ... "the average intensity of turbulent wind mixing over a spawning season is not likely to be well correlated with interannual variability in recruitment. Rather, the existence of sufficient time-space windows within which turbulence does not exceed critical values may be the relevant factors." The validity of this assumption based on Lasker's (1978) hypothesis is confirmed by the result of Peterman and Bradford (1987); these authors show that it is the succession of calm periods more than the mean wind speed that is correlated with daily larval mortality rates. Our results are in agreement with these observations; Fig. 9 shows that the number of Lasker events during an upwelling season is negatively correlated with the average wind speed cubed for Peru and Senegal (data not available for the other areas). Therefore, wind speed on average over a spawning season could be used as a rough index of the number of low turbulence events during the spawning season.

#### Physical and Biological Significance of $5\text{--}6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$

What is the significance of the  $5\text{--}6 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  value considering oceanographic features and enrichment processes? From a physical point of view, the threshold wind speed of  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  is a value at which wind stress begins to exert a measurable mixing effect on the surface layer in near-shore waters (Kullenberg 1971, 1972, 1974, 1976, and 1978). Also, when the wind speed is greater than about  $7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ , wave breaking becomes obvious (Pond and Pickard 1978) and generates strong turbulence. From a biological point of view, wind speed of approximately  $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  has been found to be a "threshold" value above which wind mixing tends to desegregate phytoplankton patchiness (Therriault and Platt 1981; Demers et al. 1987). These authors demonstrate that if the winds are strong enough to surpass this threshold for surface layer mixing, wind mixing dominates all other potential sources of variance of the phytoplankton patchiness; below this threshold the phytoplankton patchiness can be ascribed to biological causes. The threshold effect on recruitment success is consistent with this observed dynamic of phytoplankton.

Dispersion might not be the only factor affected by strong wind mixing. Huntsman and Barber (1977) showed that primary production and zooplankton biomass in the Northwest African upwelling is also affected by strong wind mixing. They show that strong winds produce a strong mixed layer and a light limited phytoplankton population. Therefore larval survival in the case of strong wind mixing could also be affected by the reduction of primary production.

Increased offshore transport of eggs and larvae with increased upwelling intensity is often cited as a cause of larval mortality (Bakun and Parrish 1980; Parrish et al. 1983). At this stage of this analysis it is impossible to know the relative importance of this detrimental factor. Since reproductively active fish avoid areas with strong offshore Ekman transport (Parrish et al. 1983; Husby and Nelson 1982; Roy et al. 1989), we think that turbulence in a reproductive area is perhaps a dominant factor.

#### Validity of the Theory

Review of information on some of the most important and well studied pelagic fish stocks of upwelling areas indicates that

the facts are consistent with the theory. When calculating the transformations of the different variables, taken one by one, like recruitment with parent stock or recruitment with upwelling (plots not presented here), it appears that each variable explains a significant percentage of recruitment variance and also that the transformations are similar to those obtained when simultaneously analysing recruitment, parent stock, and upwelling. Stock–recruitment and recruitment–upwelling relationships are both important for recruitment success. For an Ekman-type upwelling, the optimal transformations of turbulence (or upwelling index) in the Peruvian, Californian, Moroccan, and Senegalese ecosystems are very close to those predicted by theory. A dome shaped relationship exists between recruitment and upwelling intensity estimated from wind data. The non-linearity always appears for values of wind speed around  $5\text{--}6\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ . This value is common for all the transformations and suggests that for different Ekman-type upwelling ecosystems there is a common and optimum wind mixing level in the stable layers of the upper ocean.

The validity of the theory is reinforced by the results obtained in Ivory Coast-Ghana. In this ecosystem local trade winds are weak and not correlated with upwelling intensity. Our theory suggests that strong wind mixing becomes a limiting factor even if upwelling intensity enhances primary production, but that if this limiting factor is not present, primary production and availability of food is the only limiting factor and recruitment should increase with upwelling intensity. The transformations, obtained with Ivory Coast-Ghana data, clearly illustrate that recruitment and upwelling intensity are almost linear and positively correlated.

## Conclusion

Upwelling intensity differs from one area to another. In a given upwelling area, pelagic fish reproductive strategy tends to reach the optimal environmental window (as defined by our theory) by locally optimizing physical constraints. For example, in a weak upwelling area fish tend to reproduce in the most productive time–space areas. In the case of a moderate upwelling, fish reproductive strategies have to compromise between high productivity and strong turbulence. In the case of a strong upwelling, the turbulence is the only limiting factor for recruitment. Thus, local optimal environmental parameters may differ from one area to another and recruitment can be sometimes positively or sometimes negatively correlated with upwelling intensity. In upwelling areas the “match-mismatch” or “stability hypothesis” theories should both be valid considering our general relationship between recruitment success and environmental limiting factors.

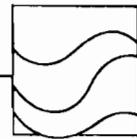
## Acknowledgments

ISRA (Institut Sénégalais de Recherches Agricoles) and ORSTOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération) provided support for this study. We wish to thank Dr. R. Mendelssohn for providing us help in statistics and Dr. A. Fontana (Director of CRODT/ISRA) for his encouraging remarks. We are grateful to A. Bakun, D. Binet, P. Cayré, D. H. Cushing, A. Fonteneau, P. Fréon, R. Lasker, R. H. Parrish, M. Sinclair, J. P. Trodaec, the two referees and our colleagues of the CRODT/ISRA for helpful comments on this paper. Special thanks to F. Laloe for his continuously helpful remarks on statistics. Mrs. Viveca Fonteneau assisted with translation.

## References

- ANTHONY, V. C., AND M. J. FOGARTY. 1985. Environmental effects on recruitment, growth, and vulnerability of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) in the Gulf of Maine region. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (Suppl. 1): 158–173.
- BAKUN, A. 1973. Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946–1971. U.S. Dept. Commer., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671, 103 p.
1978. Guinea current upwelling. *Nature (Lond.)* 271: 147–150.
- BAKUN, A., AND R. H. PARRISH. 1980. Environmental inputs to fishery population models for Eastern boundary current regions, p. 67–104. In G. D. Sharp [ed.] Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep. 28.
- BELVÈZE, H. 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus*) peuplant les côtes Atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse de Doctorat d'état. Université de Bretagne Occidentale, 532 p.
- BELVÈZE, H. AND K. ERZINI. 1983. The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum) in the moroccan atlantic fishery. In G. D. Sharp, and J. Csirke [ed.] Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, FAO, FIRM/R 291 (2): 285–327.
- BLAXTER, J. H. S., AND J. R. HUNTER. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol. Academic Press, London* 20: 1–223.
- BREMAN, L., AND J. H. FRIEDMAN. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Am. Stat. Assoc.* 80: 580–619.
- CLARK, F. N., AND J. C. MARR. 1955. Population dynamics of Pacific sardine. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest., Prog. Rep.*, July 1, 1953–March 31, 1955: 11–48.
- CRECCO, V., T. SAVOY, AND W. WHITWORTH. 1986. Effects of density-dependent and climatic factors on American shad, *Alosa sapidissima*, recruitment: a predictive approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 457–463.
- CSIRKE, J. 1980. Recruitment of the Peruvian anchovy and its dependence on the adult population, p. 307–313. In A. Saville [ed.] The assessment and management of pelagic fish stocks. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 177: 307–313.
- CURY, P., AND C. ROY. 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire: une approche globale. *Océanol. Acta*, Vol. 10(3): 347–357.
- CUSHING, D. H. 1971. The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 33: 340–362.
1975. *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge. 278 p.
- DEMERS, S., J. C. THERRIault, E. BOURGET, AND A. BAH. 1987. Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnol. Oceanogr.* 32(2): 327–339.
- ELSBERY, R. L., AND R. W. GARWOOD, JR. 1978. Sea-surface temperature anomaly generation in relation to atmospheric storms. *Bull. Am. Meteor. Soc.* 59(7): 786–789.
- FRÉON, P. 1983. Production models as applied to sub-stocks depending on upwelling fluctuations. In G. D. Sharp, and J. Csirke [ed.] Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, FAO FIRM/R 291 (3): 1047–1064.
- HJORT, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 20: 1–228.
1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 1: 5–38.
- HOUGHTON, R. W. 1976. Circulation and hydrographic structure over the Ghana continental shelf during the 1974 upwelling. *J. Phys. Oceanogr.* 6: 909–924.
- HUNTSMAN, S. A., AND R. T. BARBER. 1977. Primary production off northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Res.* 24: 25–33.
- HUSBY, D. M., AND C. S. NELSON. 1982. Turbulence and vertical stability in the California current. *CalCOFI Rep.* Vol. XXIII: 113–129.
- INGHAM, M. C. 1970. Coastal upwelling in the northwestern of Gulf of Guinea. *Bull. Mar. Sci.* 20: 2–34.
- KULLENBERG, G. 1971. Vertical diffusion in shallow waters. *Tellus.* 23: 129–135.
1972. Apparent horizontal diffusion in stratified vertical shear flow. *Tellus* 24: 17–28.
1974. Effects of environmental factors, part 1, p. 1–9. In A. L. H. Gameson [ed.] Discharge of sewage from sea outfalls. *Int. Symp. Pap.* 33. Pergamon Press, NY.

1976. On vertical mixing and the energy transfer from the wind to the water. *Tellus* 28: 159-165.
1978. Vertical processes and the vertical-horizonal coupling, p. 43-71. In J. H. Steele [ed.] *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, NY.
- LASKER, R. 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relationship between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *U.S. Fish. Bull.* 73: 453-462.
1978. The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California Current: identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 173: 212-230.
- 1981a. Factors contributing to variable recruitments of the Northern anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years, 1975 through 1978. *Rapp. P.-V. Réun. Int. Explor. Mer.* 178: 375-388.
- [ed.] 1981b. Marine fish larvae. Morphology, ecology, and relation to fisheries. University of Washington Press, Seattle, WA. 131 p.
1985. What limits clupeoid production? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (Suppl. 1): 31-38.
- MACCALL, A. 1979. Population estimates for the waning years of the Pacific sardine fishery. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* 20: 72-82.
1983. Variability of pelagic fish stocks off California. In G. D. Sharp, and J. Csirke [ed.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO FIRM/R 291(2): 101-112.
- MAIS, K. F. 1981. Age-composition changes in the anchovy, *Engraulis mordax*, central population. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* 22: 82-87.
- MARCHAL, E., AND J. PICAUT. 1977. Répartition et abondance évaluées par échantillonnage des poissons du plateau continental ivoiro-ghanéen en relation avec les upwellings locaux. *J. Res. Océanogr.* 2: 39-57.
- MAY, R. C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept, p. 3-9. In J. H. S. Blaxter [ed.] *The early life history of fish*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg-Berlin.
- MENDELSSOHN, R., AND P. CURY. 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 408-421.
- MENDELSSOHN, R., AND J. MENDO. 1987. Exploratory analysis of anchoveta recruitment off Peru and related environmental series, p. 294-306. In D. Pauly and I. Tsukayama [ed.] *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM studies and Reviews 15: 351 p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- MENDO, J., PIZARRO, L., AND S. CASTILLO. 1987. Monthly turbulence and Ekman transport indexes, 1953 to 1985, based on local wind records from Trujillo and Callao, Peru, p. 75-88. In D. Pauly and I. Tsukayama [ed.] *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM studies and Reviews 15, 351 p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- METHOT, R. D. 1983. Seasonal variation in survival of larval *Engraulis mordax* estimated from the age distribution of juveniles. *U.S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull.* 81.
- MURPHY, G. 1967. Vital statistics of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). *Ecology* 48: 731-736.
- NILER, P. P., AND E. B. KRAUSS. 1977. One-dimensional models of the upper ocean, p. 143-172. In E. B. Krauss [ed.] *Modelling and prediction of the upper layers of the ocean*. Pergamon Press, New York.
- O'BRIEN, J. J., D. ADAMEC, AND D. W. MOORE. 1978. A simple model of equatorial upwelling in the Gulf of Guinea. *Geophys. Res. Lett.* 5: 641-644.
- PARRISH, R. H., A. BAKUN, D. M. HUSBY, AND C. S. NELSON. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to Eastern boundary current pelagic fish reproduction. In G. D. Sharp and J. Csirke [ed.] *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*. FAO FIRM/R 291(3): 731-777.
- PARRISH, R. H., AND A. D. MACCALL. 1978. Climatic variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery. *Calif. Dept. Fish Game Fish. Bull.* 167: 1-110.
- PAULY, D., M. L. PALOMARES, AND F. C. GAYANILO. 1987. VPA estimates of the monthly population length composition, recruitment, mortality, biomass, and related statistics of Peruvian anchoveta, 1953 to 1981, p. 142-166. In D. Pauly and I. Tsukayama [ed.] *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM studies and Reviews 15. 351 p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- PAULY, D., AND I. TSUKAYAMA [ed.] 1987. The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change. ICLARM studies and Reviews 15. 351 p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- PETERMAN, M. R., AND M. J. BRADFORD. 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (*Engraulis mordax*). *Science (Wash., DC)* 235: 354-356.
- PICAUT, J. 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic. *J. Phys. Oceanogr.* 13, 1, 18-37.
- POND, S., AND G. L. PICKARD. 1978. *Introductory dynamic oceanography*. Pergamon Press, 241 p.
- RADOVICH, J. 1962. Effects of sardine spawning stock size and environment on year class population. *Calif. Fish. Game.* 48: 123-140.
- ROY, C., P. CURY, AND H. BELVÈZE. 1989. Stratégie spatio-temporelle de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat. Living Resour.* (In press)
- SANTANDER, H. 1987. Relationship between anchoveta egg standing stock and parent biomass off Peru, 4-14°S, p. 179-207. In D. Pauly and I. Tsukayama [ed.] *The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of change*. ICLARM studies and Reviews 15, 351 p. IMARPE, Callao, Peru; GTZ, Eschborn, Federal Republic of Germany; and ICLARM, Manila, Philippines.
- SAVILLE, A. 1965. Factors controlling dispersal of the pelagic stages of fish and their influence on survival. *Int. Comm. for N.W. Atl. Fish. Spec. Publ.* 6: 335-348.
- SHEPHERD, J. G., J. G. POPE, AND R. D. COUSENS. 1984. Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer.* 185: 255-267.
- SMITH, P. E. 1985. Year-class strength and survival of 0-group clupeoids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 69-82.
- STOCKER, M., V. HAIST, AND D. FOURNIER. 1985. Environmental variation and recruitment of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) in the Strait of Georgia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42 (Suppl. 1): 174-180.
- TERRIAULT, J. C., AND T. PLATT. 1981. Environmental control of phytoplankton patchiness. *J. Fish. Res. Board Can.* 38(6): 368-641.
- WALSH, J. J., T. E. WHITLEY, W. E. ESAIAS, R. L. SMITH, S. A. HUNTSMAN, H. SANTANDER, AND B. R. DEMENDIOLA. 1980. The spawning habitat of the Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*. *Deep-Sea Res.* 27: 1-28.



Vent  
Transport d'Ekman  
Upwelling  
Sénégal  
Wind  
Ekman transport  
Upwelling  
Senegal

# Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal

Claude ROY

Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), CRODT/ISRA, BP n° 2241, Dakar, Sénégal.

Reçu le 18/1/88, révisé le 2/2/89, accepté le 20/2/89.

## RÉSUMÉ

A partir des mesures de vent effectuées de 1963 à 1986 à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (Sénégal), le cycle saisonnier de la vitesse et de la direction du vent est décrit. En hiver et au printemps les alizés continentaux (secteur Nord-Nord-Est) et maritimes (secteur Nord-Ouest-Nord) sont dominants. En été et en automne, les vents sont faibles et variables en direction; on observe cependant de brèves incursions des alizés.

La période 1963-1986 est caractérisée par la succession de périodes de forte et de faible activité des alizés en saison froide (novembre à mai), d'une durée moyenne de sept ans. Des fluctuations similaires sont observées pour les directions prépondérantes des alizés en saison froide: les alizés de secteur N-NE constituent la majeure partie des observations en période de vents forts; par contre les alizés de secteur NW-N sont dominants en période de vents faibles.

Dans un upwelling au sens d'Ekman, l'intensité des flux verticaux est fonction de la vitesse du vent et de son orientation par rapport à la côte. L'orientation du plateau continental n'étant pas la même au nord et au sud du Cap-Vert, l'intensité de l'upwelling est différente de part et d'autre de la presqu'île. Au cours des périodes d'alizés faibles ou de secteur Nord-Ouest-Nord, l'upwelling au nord de la presqu'île est atténué par rapport à celui situé au sud. En période d'alizés forts ou de secteur Nord-Nord-Est, l'intensité de ces upwellings est comparable. Les fluctuations d'intensité et l'hétérogénéité spatiale des upwellings affectent les apports en sels minéraux dans les deux zones. La variabilité inter-annuelle des températures de surface de part et d'autre de la péninsule est également corrélée négativement avec l'intensité des upwellings.

*Oceanologica Acta*, 1989. 12, 4, 361-369.

## ABSTRACT

Fluctuations of wind and upwelling variability off the Senegalese coast

From wind data collected between 1963 and 1986 at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (Senegal), the mean annual cycle of wind speed and wind direction is analysed. During winter and spring, continental (N-NE direction) and maritime (NW-N direction) trade-winds are prevailing. In summer and autumn, winds are weak and variable, brief occurrences of the trade-winds being observed.

From 1963 to 1986, the long-term variability of the trade-winds intensity is characterized by an alternance between seven-year periods of high, and seven-year periods of weak, trade-wind velocities. For the trade-wind directions, similar fluctuations are observed: N-NE dominates during periods of strong activity of the trade-winds, and NW-N is predominant during periods of weak activity.

In an Ekman-type upwelling, the intensity of the vertical motion is a function of wind speed and wind direction. The continental shelf shows a shape that is different north of the Cap-Vert peninsula from that south of the peninsula; therefore, upwelling intensity will differ in these two areas. During periods of weak trade-wind intensity, the upwelling is weaker north of the peninsula than south. During periods of high

trade-wind intensity, similar upwelling intensities are observed in the two areas. Nutrient inputs also appear to be related to these spatial fluctuations of upwelling intensity. Interannual variability of sea surface temperatures in the two areas is negatively correlated to upwelling intensity.

*Oceanologica Acta*, 1989. 12, 4, 361-369.

## INTRODUCTION

Au cours des trente dernières années, la circulation atmosphérique au-dessus de l'Atlantique tropical et du continent africain a connu de profondes modifications dont une des conséquences les plus spectaculaires a été la sécheresse frappant la zone sahélienne à partir des années soixante dix (Hastenrath et Lamb, 1977; Lamb, 1978; Hastenrath, 1984). Ces changements climatiques peuvent avoir une répercussion importante sur l'écosystème marin. En effet, les alizés sont le moteur des upwellings permanents ou saisonniers qui se développent le long du littoral ouest-africain, du Maroc au Sénégal (Wooster *et al.*, 1976). Les alizés du nord repoussent les eaux côtières vers le large, à la côte ce déséquilibre est compensé par un flux vertical qui apporte en surface des eaux froides profondes, riches en éléments minéraux. Ces apports d'éléments minéraux dans la couche euphotique sont à l'origine de la forte productivité des zones d'upwellings côtiers (Jacques et Tréguer, 1986). Dans ces écosystèmes le vent est donc un facteur clé, les fluctuations saisonnières ou inter-annuelles des apports en sels minéraux sont en grande partie déterminées par la variabilité des vents.

L'importance des facteurs climatiques et notamment de l'upwelling sur la pêche au Sénégal a été abondamment illustrée. Fréon (1984) a montré que les fluctuations inter-annuelles de l'intensité de l'upwelling permettent d'expliquer une part importante de la variabilité de l'abondance apparente des sardinelles et de modéliser la production en fonction de l'effort de pêche et du régime des vents. De même, le cycle migratoire et l'intensité des migrations d'*Epinephelus aeneus* sont influencés par les fluctuations saisonnières et inter-annuelles de l'upwelling au nord du Cap-Vert (Cury et Roy, 1988).

Teisson (1982) et Portolano (1986) ont étudié la réponse de l'océan aux fluctuations de la vitesse des vents au Sénégal depuis les années 1970. Ces auteurs ont montré que, à l'échelle saisonnière, la variabilité du vent permet d'expliquer une part importante des fluctuations de l'intensité de la résurgence mesurée par les températures de surface côtières. A partir de données mensuelles de la vitesse du vent, Teisson (1982) a mis en évidence une périodicité voisine de seize ans et une décroissance linéaire de la vitesse depuis 1947. Nous présenterons tout d'abord dans cette étude une analyse détaillée des fluctuations de la vitesse et de la direction du vent depuis les années 1960. Ensuite, l'influence de la variabilité de la vitesse et de la direction du vent sur la dynamique spatio-temporelle de l'upwelling de part et d'autre de la presqu'île du Cap-Vert sera analysée.

## LOCALISATION DES STATIONS ET CALCULS DES PARAMÈTRES

Le littoral sénégalais s'étend de 12°30'N à 16°N. Située à 14°40'N, la presqu'île du Cap-Vert sépare le domaine maritime sénégalais en deux régions aux caractéristiques topographiques distinctes : au Nord le plateau continental est étroit et orienté N-NE, au sud de la presqu'île le plateau continental s'élargit et le talus continental s'incurve vers l'Est jusqu'à 13°30' de latitude Nord (fig. 1).

La station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff est située à l'extrémité de la péninsule du Cap-Vert (fig. 1). Les données recueillies à cette station sont représentatives du régime des vents auquel est soumis le domaine maritime sénégalais (Rébert, 1983). Nous nous sommes limités à la période 1963-1986, car les données y sont homogènes : avant 1961, les données n'étaient enregistrées que toutes les six heures, en juillet 1962 la hauteur de l'anémomètre au-dessus du sol est passée de 18 à 11,45 m. A partir de ces données tri-horaires, la vitesse du vent, les fréquences moyennes dans huit secteurs de 45° chacun (N-NE, NE-E, E-SW, ..., NW-N) ont été calculées avec un pas de temps d'une quinzaine. Le cycle moyen annuel de la vitesse, des fréquences de vent dans les huit secteurs et les valeurs moyennes de ces paramètres par saison ont ensuite été calculés.

A partir des données de vent tri-horaires, le transport d'Ekman par quinzaine a été calculé. Ce paramètre estime la dérive de la couche superficielle de l'océan sous l'action du vent, le transport résultant est orienté

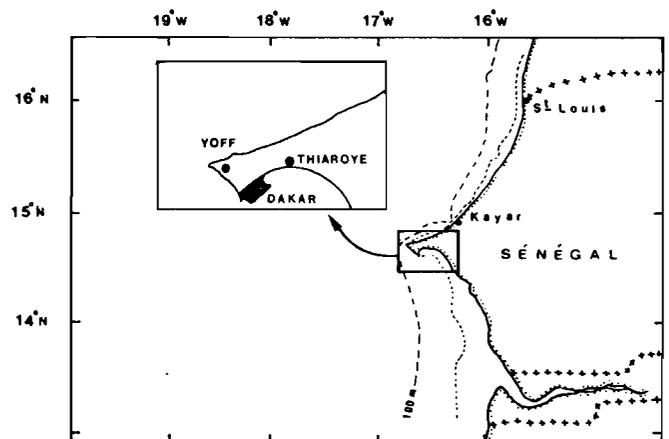


Figure 1  
Localisation des stations et bathymétrie de l'isobathe 100 m le long des côtes sénégalaises.  
Position of the stations and bathymetry of the 100 m isobath along the Senegalese coast.

à 90° à droite du vent dans l'hémisphère Nord. Ce paramètre est donné par la relation suivante :

$$\vec{M} = \frac{1}{f} \cdot \vec{\tau} \times \vec{k}$$

$\vec{k}$  = vecteur unité vertical ascendant ;  
 $f$  = paramètre de Coriolis.  
 et

$$\vec{\tau} = \rho_a \cdot C_d \cdot |\vec{V}| \cdot \vec{V}$$

$\vec{V}$  = vitesse du vent ;  
 $\rho_a$  = densité de l'air ;

$C_d$  = coefficient de frottement à l'interface.

Nous avons choisi pour le coefficient  $C_d$  la valeur 0,0013 et pour la densité de l'air : 0,0012 g/cm<sup>3</sup> (Bakun, 1973). Le transport d'Ekman exprimé en kg/s par mètre de côte a été transformé en m<sup>3</sup>/s par mètre de côte en considérant la densité de l'eau de mer égale à 10<sup>3</sup> kg/m<sup>3</sup>.

La composante du transport d'Ekman normale à la côte et orientée vers le large est utilisée comme indice de l'intensité des remontées d'eaux froides (Bakun, 1973; Bakun et Parrish, 1980), cet indice sera noté par la suite IUC (Indice d'Upwelling Côtier). L'IUC a été calculé pour les régions situées au nord et au sud du Cap-Vert, en prenant respectivement 20 et 340° comme orientation du talus continental par rapport au Nord.

Les relevés quotidiens des températures de surface aux stations côtières de Kayar et Thiaroye, situées de part et d'autre de la presqu'île du Cap-Vert, ont été utilisés pour calculer une valeur moyenne de la température par quinzaine. A Kayar les données existent depuis 1972 et à Thiaroye depuis 1966.

RÉGIME SAISONNIER DES VENTS A YOFF

La climatologie de l'Atlantique tropical Est est dominée par l'influence des anticyclones des Açores et de Sainte-Hélène, les mécanismes mis en jeu et leur dynamique sont maintenant bien connus et abondamment décrits (Dhonneur, 1974; Leroux, 1983; Wauthy, 1983). Le balancement saisonnier des deux anticyclones de l'Atlantique tropical se traduit au Sénégal par l'alternance de deux saisons aux caractéristiques bien marquées. En hiver et au printemps, de novembre à mai, un régime d'alizés s'établit. Au cours de cette saison, la vitesse du vent croît régulièrement du mois d'octobre au mois de décembre pour atteindre, en moyenne, 5 m/s (fig. 2). La vitesse du vent se stabilise autour de cette valeur du mois de décembre à la première quinzaine de février. Après un nouvel accroissement en février et mars, les vitesses maximales sont enregistrées au cours du mois d'avril (fig. 2). En été et en automne, de juin à octobre, les alizés font place à un régime de vents variables et instables, les vitesses minimales sont observées pendant le mois de septembre (fig. 2).

De novembre à mai, les alizés continentaux (vent de secteur N-NE) et les alizés maritimes (secteur NW-N) sont prépondérants (fig. 3). La somme des fréquences

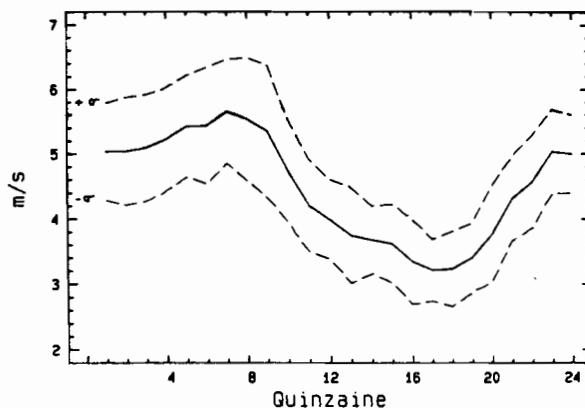


Figure 2  
 Cycle moyen annuel par quinzaine et écart type de la vitesse du vent à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).  
 Mean fortnightly annual cycle and standard deviation of wind speed at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).

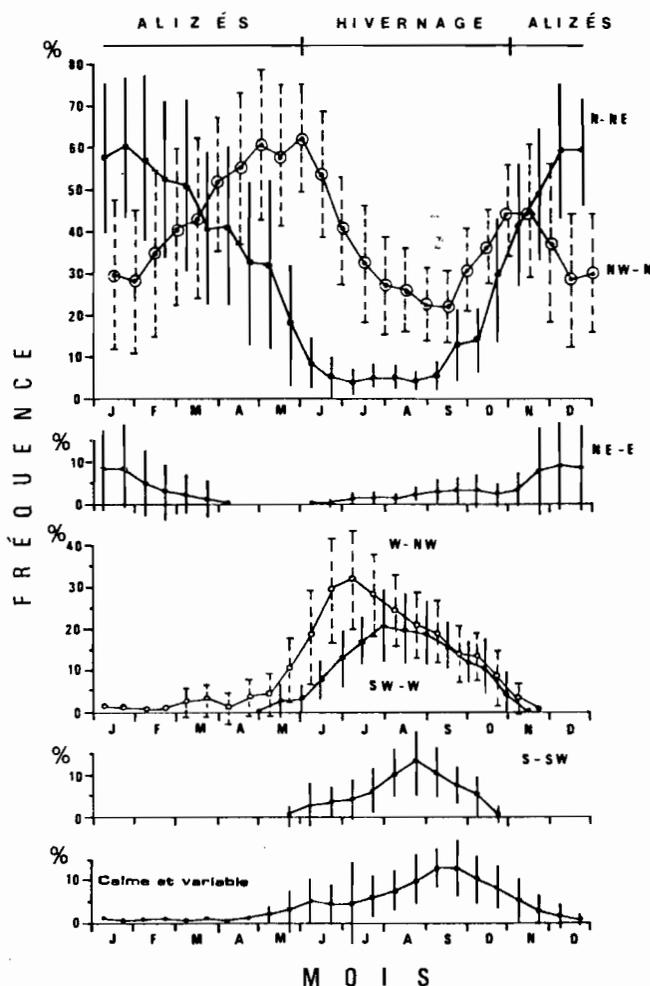


Figure 3  
 Cycle moyen annuel par quinzaine et écart type des fréquences de vent par secteur à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff (moyenne 1963-1986).  
 Mean fortnightly annual cycle and standard deviation of wind direction frequencies at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).

dans ces deux directions (NW-N et N-NE) représente près de 90% des observations totales. La vitesse moyenne par quinzaine en saison d'alizés varie entre 4 et 5,6 m/s, mais peut dépasser 10 m/s en vitesse instantanée. Au cours de la saison d'alizés, l'orientation moyenne des vents suit un schéma que l'on retrouve, au moins qualitativement, de 1963 à 1986. Au cours des mois de décembre et janvier, les vents de secteur N-NE représentent 60% des observations et les vents de secteur NW-N environ 30% (fig. 3). Les fréquences des vents de secteur NE-E sont alors maximales; elles représentent en moyenne près de 10% des observations. A partir de la deuxième quinzaine de janvier, une rotation des vents vers l'Ouest apparaît, les fréquences des vents de secteur NW-N augmentent pour atteindre leur valeur maximale en mai avec plus de 60% des observations (fig. 3). En saison d'alizés, les vents de secteur N-NE ont une vitesse moyenne supérieure d'environ 0,5 m/s à celle des vents de secteur NW-N.

Au cours de l'été, la Zone Inter-Tropicale de Convergence (ZITC) atteint la latitude du Sénégal, où s'établit alors un régime de vents variables en force et direction, avec notamment un flux de mousson chargé d'humidité, responsable de la pluviométrie sur le continent. A la fin de l'été, une température de l'eau élevée et un vent faible peuvent favoriser la formation de zones orageuses souvent originaires du Sud, et accompagnées de vents forts pouvant dépasser 15 m/s pendant une courte période (Rébert, 1983). Les plus fortes valeurs de vents « calmes ou variables » sont observées à la fin de l'été au cours du mois de septembre (fig. 3). Au cours de cette saison, les observations, qui représentent une fréquence supérieure à 10% par quinzaine, se répartissent sur une large part de la rose des vents, du secteur S-SW au secteur NW-N (fig. 3). Les fréquences cumulées des vents de secteur SW-W et des vents de W-NW représentent, du mois de juin au mois d'août, près de 50% des observations. Les fréquences des vents de NW-N, qui traduisent de brèves incursions des alizés au cours de cette saison, sont minimales la première quinzaine de septembre, avec une valeur qui reste cependant supérieure à 20% des observations. A partir du mois de septembre, les vents de secteur NW-N deviennent prépondérants avec plus de 25% des observations, fin octobre les fréquences des vents de secteur N-NE passent de 5% à plus de 30% des observations (fig. 3). Cet accroissement des vents de secteur N-NE marque le début de la saison d'alizés.

A partir de l'ensemble des observations récoltées au cours de la période 1963-1986, un schéma moyen de l'orientation des vents par saison a été défini. Les vents de secteur N-NE et NW-N sont prépondérants en saison d'alizés. Orientés plutôt dans le secteur N-NE en décembre-janvier, au mois de février les vents tournent vers l'Ouest, les alizés de secteur NW-N sont alors dominants. En été, les observations couvrent l'ensemble de la rose des vents, avec cependant une prédominance des vents de secteur SW-W, W-NW et NW-N. Ce schéma moyen reste cependant qualitatif. En effet si pour chacune des saisons d'alizés les directions prépondérantes concordent avec ce schéma moyen, leur contribution respective d'une année à l'autre a pu évoluer de façon significative.

### VARIABILITÉ INTER-ANNUELLE DE LA VITESSE ET DE LA DIRECTION DU VENT

Dans les upwellings au sens d'Ekman, le vent est l'élément moteur des résurgences. Les fluctuations de la vitesse et de la direction du vent vont déterminer l'intensité des remontées d'eaux froides. Au Sénégal, les alizés sont établis de novembre à mai. Pour nous permettre d'analyser les fluctuations à long terme de l'upwelling sénégalais, nous allons tout d'abord étudier la variabilité inter-annuelle de la vitesse et de la direction du vent à Dakar-Yoff, au cours des saisons d'alizés de 1963 à 1986.

#### Vitesse du vent

Les vitesses par quinzaine en saison froide ont été filtrées par une moyenne mobile afin de mettre en évidence les fluctuations et tendance à long terme. La série filtrée montre une succession de périodes d'intensification et de relaxation du vent en saison froide d'une durée voisine de sept ans (fig. 4). De la saison froide de 1971-1972 (novembre 1971 à mai 1972) à celle de 1976-1977, la tendance se situe entre 5,4 et 6 m/s, c'est une période d'alizés intenses qui sépare deux périodes de faible activité des alizés (1963-1964 à 1970-1971 et 1977-1978 à 1984-1985). La succession de ces périodes d'intensification et de relaxation suggère que la variabilité à long terme du vent en saison froide est caractérisée par une oscillation de période de l'ordre de quatorze ans. Des résultats similaires ont été obtenus par Teisson

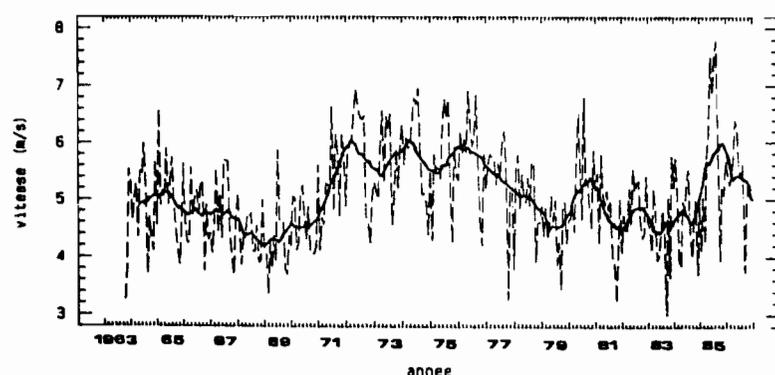


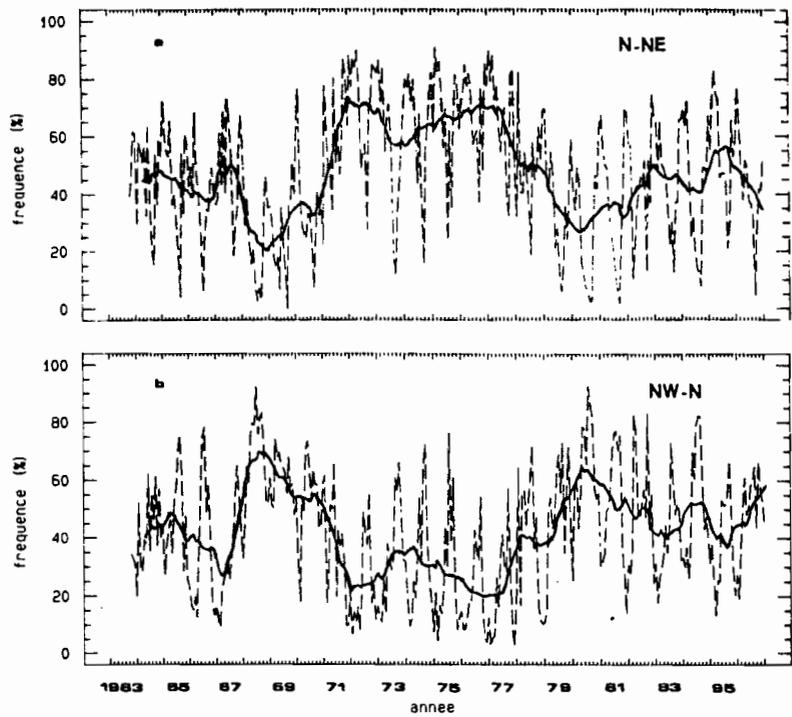
Figure 4  
Vitesse du vent en saison d'alizés par quinzaine (trait pointillé) et variabilité inter-annuelle (trait plein) à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff de 1963 à 1986.

Fortnightly wind speed during the trade-wind season (dashed line) and interannual variability (solid line) at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).

Figure 5

Fréquences des vents en saison d'alizés dans les secteurs N-NE (5a) et NW-N (5b) par quinzaine (trait pointillé) et variabilité inter-annuelle (trait plein) à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff de 1963 à 1986.

Fortnightly wind direction frequencies during the trade-wind season for the N-NE (5a) and NW-N (5b) directions (dashed line) and interannual variability (solid line) at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).



(1982). On peut cependant noter que l'intensification observée au cours de la saison froide 1985-1986, et qui devrait s'étendre jusqu'aux années 1991-1992, ne s'est pas poursuivie en 1986-1987. Des données sur une plus longue période sont nécessaires pour confirmer la validité de cette périodicité. Teisson (1982) a montré une décroissance linéaire de la vitesse du vent des années 1947 à 1981. Cette tendance n'apparaît pas sur la série 1963-1986; il est possible que cette tendance soit un artéfact dû à des modifications successives du protocole de mesure et de l'emplacement de l'anémomètre.

**Direction du vent**

Les fréquences de vent par quinzaine en saison froide ont également été filtrées, afin d'extraire les fluctuations à long terme. Seules les fréquences de vent de secteur N-NE et NW-N ont été traitées, car elles constituent la majeure partie des observations en saison froide. Ces deux séries varient en opposition de phase, les fréquences de vent de N-NE sont maximales quand celles de NW-N sont minimales et inversement (fig. 5a et 5b). De la saison froide 1971-1972 à celle de 1976-1977, les vents dominants étaient orientés N-NE; ils représentaient, en moyenne en saison froide, entre 60 et près de 80% des observations. En dehors de cette

période, les vents de secteurs NW-N étaient dominants, ou avaient une contribution sensiblement égale à celle des vents de N-NE. Comme pour la vitesse du vent, la durée des périodes pendant lesquelles les vents dominants sont alternativement de N-NE ou NW-N semble être voisine de sept ans. Il semble que les fluctuations à long terme de la vitesse du vent en saison froide soient associées à des fluctuations de la direction du vent: les périodes de vent de secteur N-NE correspondent à des périodes de vents forts, et celles de secteur NW-N à des vents plus faibles.

**Relation entre vitesse et direction du vent en saison froide**

Pour chaque saison froide de 1963 à 1986, la vitesse moyenne et les fréquences moyennes dans les secteurs N-NE et NW-N ont été calculées. Une relation linéaire existe entre les fréquences de N-NE et la vitesse du vent, les fréquences de vent de secteur N-NE les plus élevées sont observées en période de vent fort (fig. 6). Cette relation linéaire permet d'expliquer 65% de la variance des fréquences de N-NE, le coefficient de corrélation est significatif au seuil de 99%. Malgré une assez forte dispersion des points pour la relation entre vitesse et fréquences des vents de NW-N (fig. 6), ce dernier paramètre est inversement corrélé à la vitesse

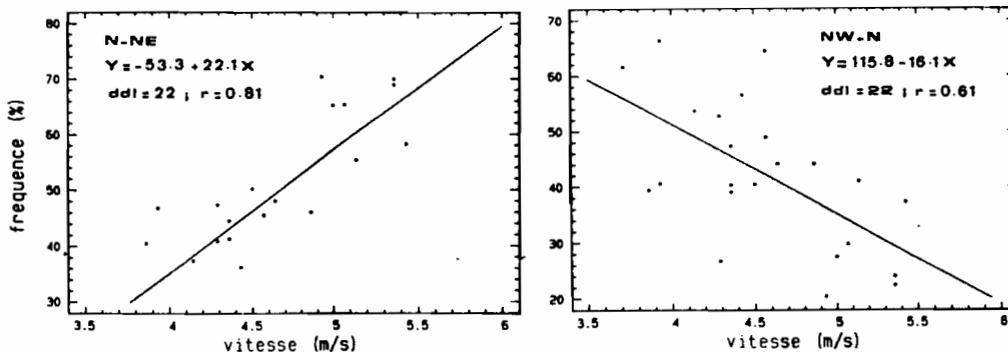


Figure 6

Fréquence des vents de secteur N-NE et NW-N en saison d'alizés (novembre à mai) en fonction de la vitesse du vent à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff de 1963 à 1986.

N-NE and NW-N wind direction frequencies during the trade-wind season (November-May) versus wind speed at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).

du vent. Le coefficient de corrélation est significatif au seuil de 95%. Les vents de secteurs NW-N sont dominants en saison froide quand les alizés sont en période de faible activité.

## VARIABILITÉ DE L'INTENSITÉ DE L'UPWELLING

Les fluctuations saisonnières et inter-annuelles du vent entraînent des fluctuations de l'intensité de l'upwelling. L'amplitude de ces fluctuations peut être estimée à l'aide de l'IUC. Comparer les valeurs de ce paramètre de part et d'autre de la péninsule va nous permettre d'analyser les disparités que l'orientation du talus continental crée entre ces deux régions.

La résultante du transport d'Ekman dans les couches superficielles est orientée à 90° à droite de la direction du vent. Sur la côte Nord, le talus continental est orienté N-NE (fig. 1). En cas de vent de NW-N, la composante du transport d'Ekman vers le large (IUC) sera donc atténuée par rapport à celle obtenue avec des vents de secteur N-NE. Au sud de la péninsule, le plateau continental s'incurve légèrement vers l'Est (fig. 1). Quelle que soit l'orientation des alizés (N-NE ou NW-N), l'orientation de la côte reste favorable à l'upwelling, notamment par la présence du Cap-Vert qui crée une discontinuité entraînant une divergence des eaux de surface. La configuration du talus continental va entraîner une baisse de l'intensité de l'upwelling sur la côte Nord en cas d'alizés de NW-N; par contre l'upwelling sur la côte sud sera moins sensible aux fluctuations de l'orientation des alizés.

### Variabilité saisonnière de l'indice d'upwelling

En début de saison d'upwelling, les valeurs de l'IUC de part et d'autre de la péninsule sont très proches: 8,3 et 8,5 m<sup>3</sup>/s par 10 m de côte en fin novembre et 10 et 10,4 m<sup>3</sup>/s par 10 m de côte à la fin décembre (fig. 7).

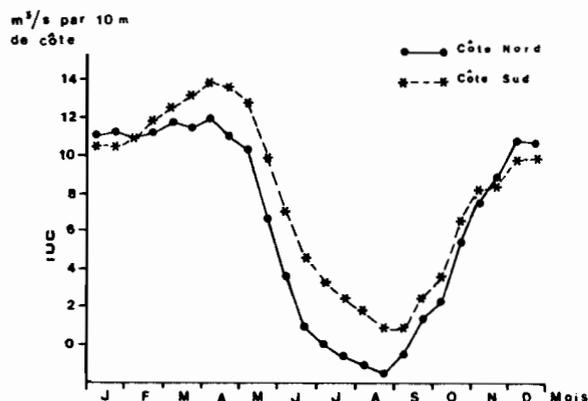


Figure 7  
Cycle moyen annuel par quinzaine de l'indice d'upwelling calculé d'après les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff de 1963 à 1986.

Mean annual cycle by fortnight of the upwelling index calculated from wind speed data at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).

A partir du mois de février, bien que la vitesse des alizés s'accroisse (fig. 2), l'IUC sur la côte Nord reste stable, par contre on observe un net accroissement sur la côte Sud (fig. 7). La rotation des alizés vers le secteur NW-N à partir du mois de février se traduit par une intensification de la résurgence au sud de la péninsule du Cap-Vert. A partir du mois de juin, on observe une chute brutale de l'IUC sur la côte Nord, des valeurs négatives sont observées de la mi-juillet à la fin août, ce qui va tendre à créer une accumulation d'eaux à la côte. Sur la côte Sud, l'IUC décroît à partir du mois de juin mais de façon moins brutale. En été, bien que faible, l'IUC reste en moyenne toujours positif.

### Variabilité inter-annuelle

La succession de période de forte et de faible activité des alizés entre 1963 et 1986 est associée à des modifications simultanées de l'orientation de ces vents. L'intensité de l'upwelling va décroître simultanément avec la vitesse du vent au cours des phases d'alizés faibles. Cependant, les vents dominants étant alors orientés NW-N, la décroissance de l'intensité de l'upwelling sera plus forte au nord de la presqu'île qu'au sud. La relation entre vitesse du vent et transport d'Ekman étant de forme quadratique, la variabilité du transport d'Ekman sera de plus forte amplitude que celle de la vitesse du vent.

De la saison d'alizés 1971-1972 à celle de 1976-1977, l'IUC au nord et au sud du Cap-Vert dépasse 12 m<sup>3</sup>/s par 10 m de côte; c'est la période de plus forte intensité de l'upwelling au Sénégal enregistrée entre 1963 et 1986 (fig. 8). Les valeurs de cet indice au nord et au sud de la péninsule sont similaires. Quand la vitesse des alizés décroît, l'intensité de l'upwelling baisse, avec cependant des amplitudes différentes de part et d'autre du Cap-Vert. Les écarts les plus importants entre les deux régions sont observées au cours des saisons froides de

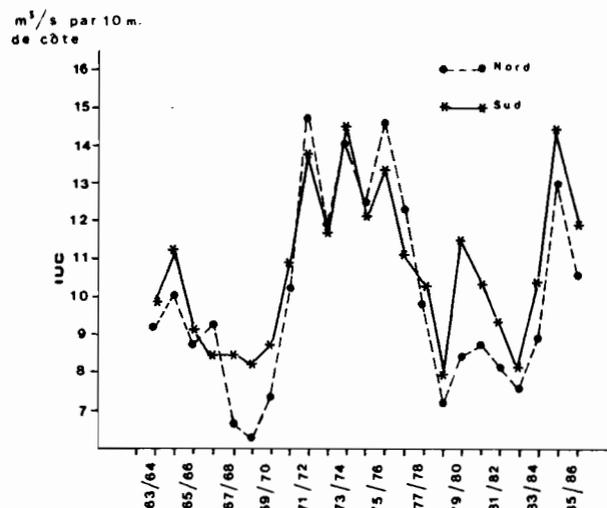


Figure 8  
Variabilité inter-annuelle de l'indice d'upwelling en saison froide au nord et au sud de la presqu'île du Cap-Vert, calculée d'après les données de vent de la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff de 1963 à 1986.

Interannual variability of the upwelling index during the cold season, north and south of the Cap-Vert peninsula, calculated from wind speed data at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).

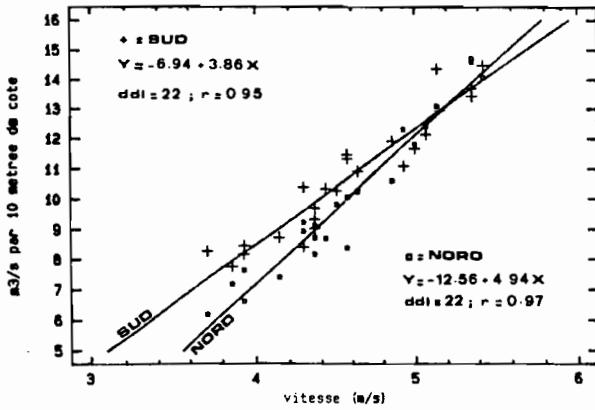


Figure 9  
 Indice d'upwelling en saison froide au nord et au sud de la presqu'île du Cap-Vert, en fonction de la vitesse du vent à la station météorologique de l'aéroport de Dakar-Yoff de 1963 à 1986.  
*Upwelling index during the cold season north and south of the Cap-Vert peninsula versus wind speed at the meteorological station of Dakar-Yoff airport (1963-1986).*

1967-1968 à 1969-1970 et de 1979-1980 à 1981-1982 (fig. 8), saisons pendant lesquelles les fréquences des alizés de secteur NW-N dépassent 45% des observations et les fréquences dans le secteur N-NE sont minimales.

Afin d'illustrer ces disparités entre les deux régions, les IUC au nord et au sud du Cap-Vert ont été tracés en fonction de la vitesse du vent à Yoff (fig. 9). Les pentes des droites de régression sont statistiquement différentes (au seuil de 99%). Pour des vitesses de vent supérieures à 5 m/s, les upwellings au nord et au sud du Cap-Vert ont des intensités similaires. Par contre, quand le vent faiblit, l'indice d'upwelling au sud de la presqu'île devient supérieur à celui observé au nord. La différence entre ces deux valeurs dépasse 1 m<sup>3</sup>/s par mètre de côte pour les vitesses inférieures à 4,2 m/s.

**Intensité de l'upwelling et apports en sels minéraux**

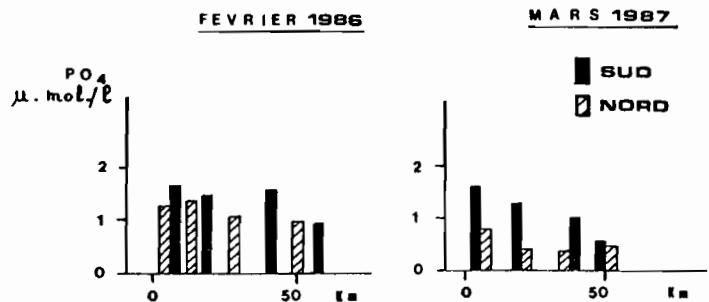
Cette disparité de l'intensité des upwellings au nord et au sud de la péninsule affecte-t-elle les apports en sels minéraux? Pour répondre à cette question, nous ne disposons que de données éparées; cependant les teneurs en phosphate mesurées en surface le long de deux radiales de part et d'autre de la péninsule en février 1986 et mars 1987, vont nous permettre d'examiner des situations ponctuelles. La saison d'upwelling 1985-1986 est caractérisée par des vents forts (5,1 m/s), de secteur N-NE (63% des observations). Au cours des premiers mois de 1987, une chute notable de la vitesse des alizés (4,2 m/s) accompagnée d'une rotation vers le secteur NW-N (67% des observations) a été enregistrée.

Figure 10  
 Teneurs en phosphate le long de deux radiales au nord et au sud de la presqu'île du Cap-Vert en février 1986 et mars 1987 (campagnes du N.O. « Louis-Sauger », CRODT).  
*Phosphate concentrations along two transects north and south of the Cap-Vert peninsula in February 1986 and March 1987 (R.V. « Louis-Sauger », CRODT cruises).*

Les teneurs en phosphate le long des deux radiales montrent une disparité importante (fig. 10). En février 1986, elles sont comparables de part et d'autre de la péninsule; celles mesurées en mars 1987 au sud du Cap-Vert sont deux à trois fois supérieures à celles enregistrées simultanément au nord du cap. Ces observations montrent que la vitesse, mais également la direction du vent, influencent de façon déterminante les apports en sels minéraux. Les résultats obtenus à partir du transport d'Ekman indiquaient une intensification de l'upwelling sur la côte Sud en cas de vent de secteur NW-N. Il semble que cette intensification affecte également les apports en sels minéraux. Un net déficit des apports en phosphate au nord du cap par rapport à ceux enregistrés au sud a été observé avec des alizés de secteur NW-N dominants. Des alizés de secteur N-NE semblent conduire à des conditions trophiques comparables de part et d'autre de la péninsule du Cap-Vert.

**Intensité de l'upwelling et température de surface**

Une forte variabilité inter-annuelle de l'intensité de l'upwelling depuis les années 1960 est observée. Cette variabilité se traduit-elle par des fluctuations similaires de la température de surface? Teisson (1982) a montré qu'il existait, à l'échelle inter-annuelle, une forte corrélation entre la vitesse du vent au carré et la température de surface en saison froide à Thiaroye. Nous allons examiner à nouveau la relation entre vent et température de surface en saison d'alizés (novembre à mai), mais cette fois en utilisant l'IUC afin de tenir compte des fluctuations de la direction du vent. Pour les stations de Kayar et Thiaroye situées respectivement au nord et au sud du Cap-Vert, les coefficients de corrélations entre IUC et température de surface sont tous deux significatifs (fig. 11). Les fluctuations de l'IUC permettent d'expliquer respectivement 60 et 50% de la variabilité des températures de surface relevées à Kayar et Thiaroye. A Thiaroye, un écart important est observé au cours de la saison froide 1967-1968, sans qu'il nous soit possible d'en déterminer la cause exacte. Les faibles températures enregistrées à Thiaroye au cours de l'hiver 1968 sont confirmées par des relevés similaires à d'autres stations. Des erreurs de mesure du vent pourraient être la cause de cet écart. En effet les enregistrements réalisés à Saint-Louis, station distante d'environ 200 km, montrent que les alizés étaient particulièrement forts cette année-là.



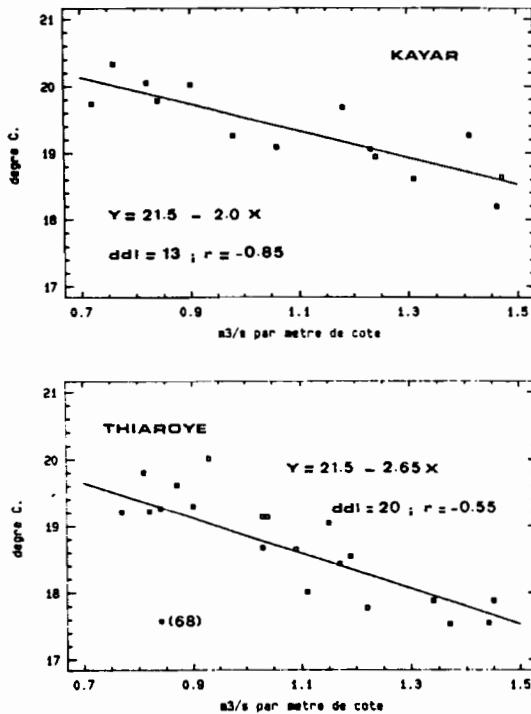


Figure 11  
Température de surface à Kayar (1972-1986, pas de données en 1981) et Thiaroye (1966-1986) et indice d'upwelling au nord et au sud de la péninsule du Cap-Vert en saison d'alizés.  
Sea surface temperature at Kayar (1972-1986, 1981 missing) and Thiaroye (1966-1986) and upwelling index north and south of the Cap-Vert peninsula during the trade-winds season.

Ces observations confirment à nouveau que le vent est un paramètre clé au sein de l'écosystème sénégalais. En saison d'alizés, le vent permet d'expliquer une grande part de la variabilité inter-annuelle de la température de surface.

CONCLUSION

Au Sénégal, les fluctuations inter-annuelles de la vitesse du vent en saison froide sont caractérisées par l'alternance de périodes de faible et de forte activité des alizés, s'étendant sur plusieurs années. Des fluctuations similaires sont également observées pour les directions prépondérantes des alizés : les alizés de secteur NW-N sont plutôt associés aux périodes de faible activité des alizés; à l'inverse, les alizés de secteurs N-NE sont dominants en période de vent fort. Ces fluctuations dans le régime des vents sont à relier à des modifications de la circulation atmosphérique à l'échelle planétaire. Ces perturbations affectent l'intensité et la position des centres d'action de l'Atlantique tropical (anticyclones des Açores, de Libye, de Sainte-Hélène, zone de convergence inter-tropicale...). Ces perturbations atmosphériques à grande échelle se traduisent par une modification des vents de surface sur de larges zones. Ainsi, les fluctuations à long terme des vents à Nouadhibou sont cohérentes avec celles observées au Sénégal : la période 1963-1970 est caractérisée par un minimum d'activité des alizés qui a été suivie par une intensification notable de 1971 à 1977 (Arfi, 1985).

L'écosystème sénégalais ne constitue pas un système homogène de part et d'autre de la péninsule du Cap-Vert. Suivant la vitesse et la direction du vent, l'intensité de l'upwelling et les apports en sels minéraux montrent d'importantes disparités de part et d'autre de la péninsule. Les upwellings dans les deux régions seront comparables en période d'alizés forts, par contre en période d'alizés faibles, les vents dominants étant orienté NW-N, la résurgence et les apports en sels minéraux seront plus importants dans la région située au sud de la presqu'île du Cap-Vert.

Le vent agit de façon prépondérante sur la dynamique de l'upwelling au Sénégal. Les fluctuations du régime des alizés vont se répercuter sur l'ensemble des maillons de la chaîne trophique. L'impact des fluctuations des vents sur la dynamique et l'exploitation des stocks de poissons au Sénégal a été démontré à de nombreuses reprises (Fréon et Stéquert, 1979; Fréon, 1984; Binet, 1988; Cury et Roy, 1988). Dans le secteur de la pêche, les alizés, par l'intermédiaire de l'upwelling, déterminent en partie l'abondance de la ressource et, comme le montre la figure 12, ont aussi un impact direct sur l'économie de ce secteur. De 1969 à 1986, le prix de vente des sardinelles au port de Dakar a évolué de façon inverse par rapport à l'intensité de l'upwelling : les prix les plus faibles sont observés au cours de la période d'alizés forts entre 1971 et 1977, période pendant laquelle les captures étaient abondantes (fig. 12). L'affaiblissement des alizés entre 1979 et 1984 a engendré une baisse de l'abondance des sardinelles, qui s'est alors traduite par une augmentation simultanée du prix de débarquement (fig. 12).

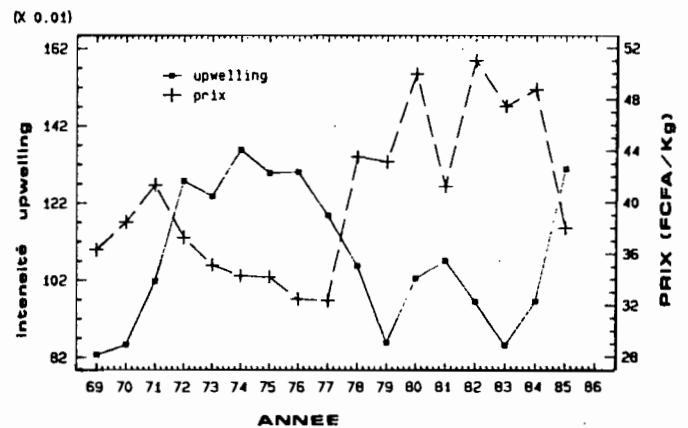


Figure 12  
Évolution de 1969 à 1986 du prix moyen pondéré des sardinellas au port de Dakar (francs CFA constants 1983; Chaboud et Dem, comm. pers.) et de l'indice d'upwelling utilisé par Fréon (1984) pour modéliser la production des stocks de sardinellas en fonction de l'intensité de l'upwelling. Cet indice est calculé à partir de l'IUC de l'année précédente la pêche et de l'année de la pêche, pondérés respectivement par 1/3 et 2/3.  
Evolution from 1969 to 1986 of the mean weighted price of sardinellas at Dakar harbour (constant CFA francs 1983; Chaboud et Dem, pers. comm.) and upwelling index as used by Fréon (1984) to model the sardinellas stock production versus upwelling intensity. This index is calculated from the upwelling indices of the previous and present fishing year, respectively weighted by 1/3 and 2/3.

## Remerciements

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans la collaboration de la Météorologie Nationale du Sénégal et de l'ASECNA de Dakar, qui nous ont facilité l'accès aux données. Les données des campagnes du N.O. « Louis-Sauger » nous ont été communiquées par I. Gning et

C. Oudot. Nous tenons à remercier C. Chaboud et M. Dem qui nous ont communiqué les données sur le prix des débarquements au Sénégal. Les commentaires de P. Cury, P. Fréon ainsi que ceux de deux arbitres anonymes nous ont été très utiles.

## RÉFÉRENCES

- Arfi R.** (1985). Variabilité inter-annuelle d'un indice d'intensité des remontées d'eaux dans le secteur du Cap-Blanc (Mauritanie). *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **42**, 1969-1978.
- Bakun A.** (1973). Daily and weekly upwelling indices, West coast of north America 1946-71. U.S. Dep. Comm., NOAA Tech. Rep. NMFS SSRF-671, 103 p.
- Bakun A. et R. H. Parrish** (1980). Environmental inputs to fishery population models for Eastern boundary current regions. In: *Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes*. G. D. Sharp, éditeur, Intergovernmental Oceanographic Commission, UNESCO, Paris, IOC Workshop Rep. 28.67-104.
- Binet D.** (1988). Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest-africaine. *Aquat. Liv. Resour.*, **1**, 115-132.
- Cury P. et C. Roy** (1988). Migration saisonnière et abondance apparente du Thiof au Sénégal : influence de la disparité régionale et des effets locaux de l'upwelling sénégal-mauritanien. *Oceanologica Acta*, **11**, 1, 25-36.
- Dhonneur G.** (1974). Nouvelle approche des réalités météorologiques de l'Afrique occidentale et centrale. ASECNA, Université de Dakar.
- Fréon P.** (1984). Des modèles de production appliqués à des fractions de stock dépendants des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal). *Océanographie trop.*, *ORSTOM*, **19**, 1, 67-94.
- Fréon P. et B. Stéquert** (1979). Note sur la présence de *Sardina pilchardus* (Walb.) au Sénégal : étude de la biométrie et interprétation. *Cybiurn* (3<sup>e</sup> sér.), **6**, 65-90.
- Hastenrath S.** (1984). Interannual variability and annual cycle: mechanism of circulation and climate in the tropical Atlantic. *Mon. Weath. Rev.*, **112**, 6, 1097-1107.
- Hastenrath S. et P. J. Lamb** (1977). Some aspects of circulation and climate over the eastern equatorial Atlantic. *Mon. Weath. Rev.*, **105**, 8, 1019-1023.
- Jacques G. et P. Tréguer** (1986). *Écosystèmes pélagiques marins*. Collection d'écologie, 19. Masson éd. Paris, 243 pp.
- Lamb P. J.** (1978). Case studies of tropical surface circulation patterns during recent sub-saharian weather anomalies: 1967 and 1968. *Mon. Weath. Rev.*, **106**, 4, 482-491.
- Leroux M.** (1983). *Le climat de l'Afrique tropicale. Vol. 1 et 2*. Champion Éd., Paris.
- Portolano P.** (1986). Analyse des séries vent-températures de la mer en surface le long des côtes sénégalaises. *Océanographie trop.*, *ORSTOM*, **21**, 2, 205-227.
- Rébert J.-P.** (1983). Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. *Doc. scient. Cent. Rech. océanogr., Dakar-Thiaroye*, **93**, 186 pp.
- Teisson C.** (1982). Application de la théorie d'Ekman à l'étude des courants et des remontées d'eaux profondes le long des côtes sénégalaises. *Doc. scient. Cent. Rech. océanogr., Dakar-Thiaroye*, **106**, 79 pp.
- Wauthy B.** (1983). Introduction à la climatologie du Golfe de Guinée. *Océanographie trop.*, *ORSTOM*, **18**, 1, 103-138.
- Wooster W. S., A. Bakun et D. R. McLain** (1976). The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. mar. Res.*, **34**, 131-141.

## Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest

Claude Roy<sup>(1)</sup>, Philippe Cury<sup>(1)</sup>,  
André Fontana<sup>(1)</sup> et Henri Belvèze<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Chercheur ORSTOM en service au CRODT/ISRA, BP 2241, Dakar, Sénégal.

<sup>(2)</sup> Bureau des produits de la pêche, 175, rue de Chevaleret, 75646 Paris Cedex 13, France.

Reçu le 8 juin 1988, accepté le 30 janvier 1989.

---

*Spatio-temporal reproductive strategies of the clupeoids in West African upwelling areas.*

Roy C., P. Cury, A. Fontana, H. Belvèze. *Aquat. Living Resour.*, 1989, 2, 21-29.

### Abstract

Clupeoid stocks located along the West African coasts live and reproduce in seasonal or permanent upwelling zones. Biological productivity is very different from one area to another and from one season to another. The main nurseries are distributed discontinuously along the coasts and are not always located in the most productive regions. The most intense reproductive activity is found where the morphology of the coast and of the continental margin minimize offshore transport. In Ivory Coast-Ghana and Congo, reproductive activity is at a maximum during the upwelling season. In upwellings located along the Western boundary of the African continent reproduction is not always synchronous with the upwelling, reproductive activity is maximal before and/or after the upwelling season. Seasons with high zooplankton abundance are not always the upwelling seasons. Therefore to offer the maximum food availability for larvae and adult, reproductive season will not always match the upwelling season. A theoretical scheme is proposed to explain the observed spatial and temporal reproductive strategies in terms of two limiting factors: planktonic production and environmental stability. Upwelling intensity is highly variable from one year to another. Off Senegal, the timing of the reproductive season is modified with the upwelling intensity. Many local patterns are not consistent with the theoretical scheme. They are seen as potential response to the unpredictability of the environment and, from an evolutionary point of view, illustrate the adaptability of reproductive strategies.

**Keywords :** West-Africa, upwelling, clupeoids, reproduction, strategy.

### Résumé

Les stocks de clupéidés situés le long des côtes ouest-africaines vivent et se reproduisent dans des zones d'upwelling saisonnier ou permanent. Ce sont des milieux fluctuants où la productivité est très variable d'une zone et d'une saison à l'autre. Les principales nurseries sont distribuées de façon discontinue le long des côtes ouest-africaines et ne sont pas toujours situées dans les zones les plus productives. Les reproductions les plus intenses sont localisées là où le plateau continental s'élargit et où la côte s'incurve par rapport à la direction prépondérante des vents. Ces particularités topographiques, communes aux zones de reproduction, minimisent localement la dérive vers le large de la couche d'eau superficielle. En Côte-d'Ivoire et au Congo, l'activité reproductrice est maximale durant la saison d'upwelling. Le long de la façade atlantique, la reproduction est parfois décalée par rapport à l'upwelling, elle est maximale avant et/ou après la saison d'upwelling. Les périodes d'abondance du zooplancton n'étant pas toujours en phase avec l'upwelling, les saisons de reproduction semblent être décalées par rapport à l'upwelling afin d'offrir des conditions optimales pour le développement des larves. Un schéma théorique est proposé pour illustrer les stratégies spatio-temporelles de la reproduction suivant l'intensité de l'upwelling, en considérant deux facteurs limitants: la production planctonique et la stabilité du milieu. L'intensité des upwellings est variable d'une année à l'autre. Au Sénégal les stratégies de reproduction répondent à cette variabilité en modifiant le calendrier de la reproduction

suivant l'intensité de l'upwelling. De nombreux faits ne valident pas le schéma théorique proposé. Ces écarts au modèle peuvent être perçus comme des facteurs de régulation potentiels face au caractère non prévisible de l'environnement. Dans une perspective évolutionniste, ces exemples illustrent l'adaptabilité des stratégies de reproduction.

**Mots-clés :** Afrique de l'Ouest, upwelling, clupéidés, reproduction, stratégie.

## INTRODUCTION

Il est communément admis que les animaux possèdent une stratégie de reproduction optimale permettant de maximiser la survie de leur progéniture (Taylor et Taylor, 1979; Potts et Wootton, 1984). Chez de nombreuses espèces et en particulier pour les espèces pélagiques côtières, le stade larvaire est particulièrement sensible aux fluctuations du milieu (Cushing, 1982; Lasker, 1985). La survie des larves lors de cette phase critique détermine l'importance des classes d'âge (Hjort, 1913). Les stratégies spatio-temporelles de la reproduction des poissons pélagiques, comme celles d'autres espèces côtières, peuvent résulter d'une adaptation à certains facteurs environnementaux permettant d'optimiser la survie larvaire (Garcia, 1977; Fréon, 1988). L'étude comparative, dans différents milieux, de la dynamique spatio-temporelle de la reproduction d'espèces voisines permet d'identifier le rôle joué par certaines variables climatiques clé. Utilisant ce type d'approche, Parrish et al. (1983) ont montré que la turbulence et le transport d'Ekman étaient des paramètres importants pour la reproduction des clupéidés et engraulidés des zones d'upwelling.

En Afrique de l'Ouest se développent des upwellings saisonniers ou permanents (Berrit, 1958; Wooster et al., 1976) qui modifient profondément les conditions trophiques des écosystèmes côtiers (Dessier, 1981; Minas et al., 1982; Binet, 1983). A l'échelle saisonnière, se succèdent des périodes de forts enrichissements caractérisées par une production intense des différents niveaux de la chaîne trophique et des périodes où la production est fortement ralentie. Du Maroc au Sénégal le moteur des upwellings est le vent (Wooster et al., 1976); cependant, une variabilité importante de l'intensité des résurgences existe d'une région à l'autre. Devant les côtes ivoiro-ghanéennes et les côtes congo-angolaises, des ondes internes générées dans la partie ouest de l'Atlantique tropical sont en partie responsables du refroidissement observé à la côte (O'Brien et al., 1978; Servain et al., 1982).

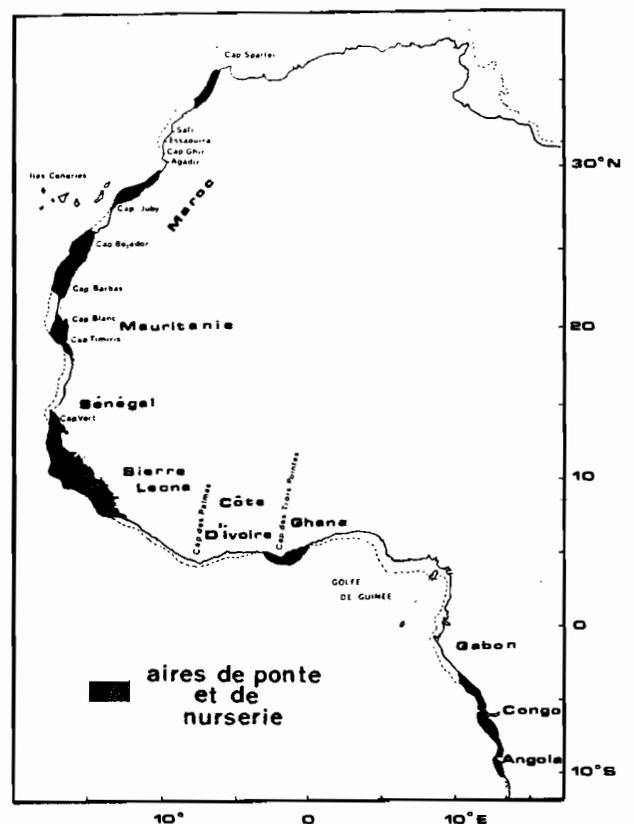
De nombreux travaux biologiques ont été menés au Maroc, au Sénégal, en Côte-d'Ivoire - Ghana et au Congo. Ils ont permis pour les différentes espèces de clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) qui colonisent les zones d'upwelling, de localiser les nurseries et le calendrier de la reproduction. Il apparaît que les schémas de reproduction diffèrent d'une zone à l'autre. L'étude

du milieu physique montre également l'hétérogénéité des zones d'upwelling de l'Ouest africain. Nous examinerons s'il est possible d'interpréter ces schémas de reproduction par la nature des différents écosystèmes côtiers de l'Atlantique tropical.

## Localisation des zones de reproduction

### Les faits

Les zones de reproduction des clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *maderensis*) sont assez bien identifiées le long des côtes ouest-africaines (fig. 1). Elles ne sont pas uniformément réparties à



**Figure 1.** — Répartition des principales aires de ponte et de nurserie des sardines (*Sardina pilchardus*) et sardinellas (*Sardinella aurita* et *maderensis*) le long des côtes ouest-africaines.

*Spatial distribution of the main spawning and nursery areas of sardines (*Sardina pilchardus*) and sardinellas (*Sardinella aurita* and *maderensis*) off the West African coasts.*

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

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

#### Interprétation

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

Une caractéristique topographique commune aux aires de reproduction en Afrique de l'Ouest semble pouvoir être identifiée (*fig. 1*): à l'exception de la zone située entre le cap Spartel et Safi et de la zone congo-angolaise, les nurseries sont situées là où le plateau continental s'élargit. Se reproduire sur un plateau continental large peut procurer les avantages suivants.

- Sur un plateau large et peu profond, les mouvements verticaux les plus intenses se font au niveau de la rupture de pente du talus et non pas à la côte (Jacques et Tréguer, 1986). Sur le plateau peut se former une cellule de circulation, indépendante de celle observée au-delà du talus et qui limite les pertes par advection vers le large. Cette cellule est séparée

de celle observée au large par une zone frontale (Brink, 1983) qui évite la dérive des larves vers le large. Les larves disposent ainsi de plus de temps pour effectuer leur développement (Binet, 1988).

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

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

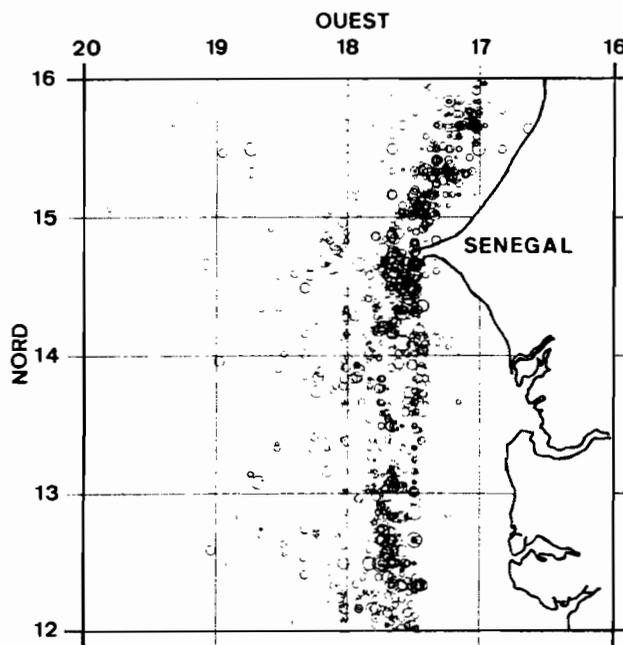


Figure 2. — Localisation des prises de thonidés des thoniers-canneurs le long de la côte sénégalaise (A. Fonteneau, comm. pers.).

*Spatial distribution of the bait-boat tuna catches off the Senegalese coast (A. Fonteneau, pers. comm.)*

plateau est très étroit (*fig. 2*). Un plateau continental large peut, vraisemblablement, créer une situation où la probabilité de rencontre avec un prédateur est moindre.

Dans les écosystèmes où les upwellings sont générés par le vent (upwelling au sens d'Ekman), la présence d'une baie ou un changement d'orientation de la côte peuvent créer localement des discontinuités et atténuer le transport vers le large. Entre 20 et 25° Nord, l'upwelling est permanent mais présente des

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

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

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

### Dynamique temporelle de la reproduction

#### Les faits

Les espèces pélagiques de l'Ouest africain se reproduisent toute l'année avec cependant des pontes saisonnières intenses (fig. 3). Entre le cap Spartel et le cap Juby, la saison de ponte de *Sardina pilchardus* a lieu principalement en hiver et secondairement au printemps (Furnestin et Furnestin, 1959; Belvèze et Erzini, 1983). Au large du Sahara, entre le cap Bojador et le cap Barbass, la ponte principale se situe d'octobre à décembre, une ponte secondaire a lieu en avril-mai (FAO, 1985). Dans la zone sénégal-mauritanienne, la reproduction des deux espèces de sardinelles (*S. aurita* et *S. maderensis*) est assez étalée sur un cycle annuel (Boëly et al., 1982). Au sud du Cap-Vert, les observations menées au cours des années 1970 ont permis d'identifier deux périodes d'intense reproduction. La ponte principale a lieu de février à juin (avec un maximum en mai-juin) et une seconde ponte est observée de septembre à novembre (Fréon, 1988). A partir du mois de juin, les adultes

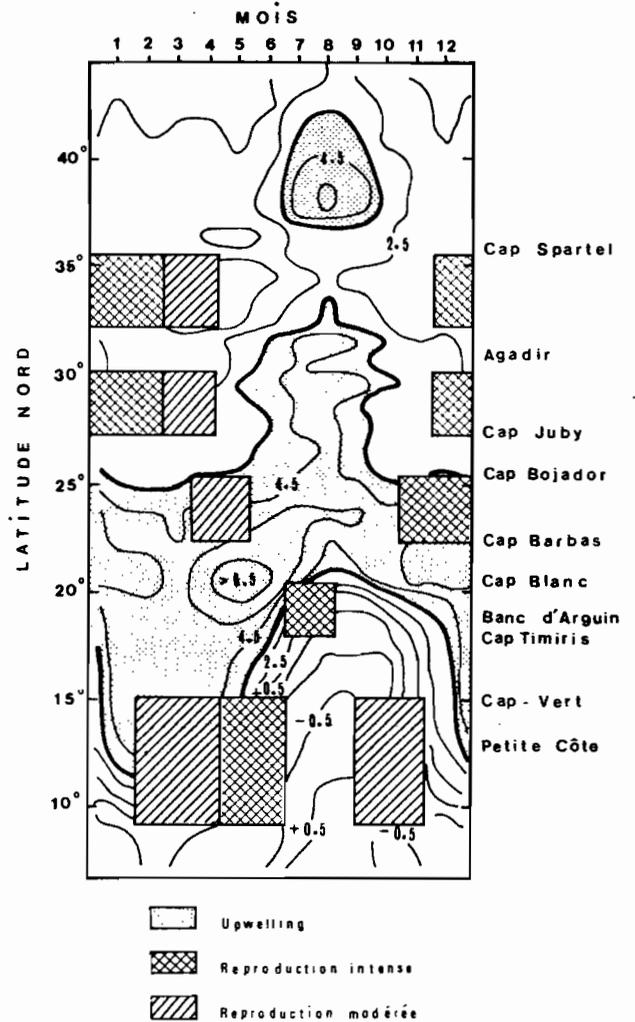


Figure 3. — Évolution spatio-temporelle des upwellings représentée par les différences de température entre la côte et le large (d'après Wooster et al., 1976) et des principales aires et périodes de reproduction des sardines et sardinelles dans l'Atlantique Est, entre 5° et 45°N.

Spatio-temporal development of upwelling estimated from offshore and alongshore temperature differences (from Wooster et al., 1976) and main reproductive areas and seasons of sardines and sardinellas in the Eastern tropical Atlantic, from 5° to 45°N.

quittent la zone sénégalaise et migrent vers le Nord jusqu'au banc d'Arguin où une ponte est observée en juillet-août (Boëly et al., 1982). Dans la zone ivoiro-ghanéenne (fig. 4), la reproduction de *Sardinella aurita* est maximale au cours des deux saisons d'upwelling en janvier-février et en juillet-août (ORSTOM/FRU, 1976). La ponte de *Sardinella maderensis* est plus étalée au cours de l'année. Dans la zone congo-angolaise, le schéma de la reproduction de ces deux espèces est identique à celui de la Côte-d'Ivoire et du Ghana: la reproduction de *Sardinella aurita* est maximale en mai-juin et celle de *Sardinella maderensis* est étalée au cours de l'année avec cependant une

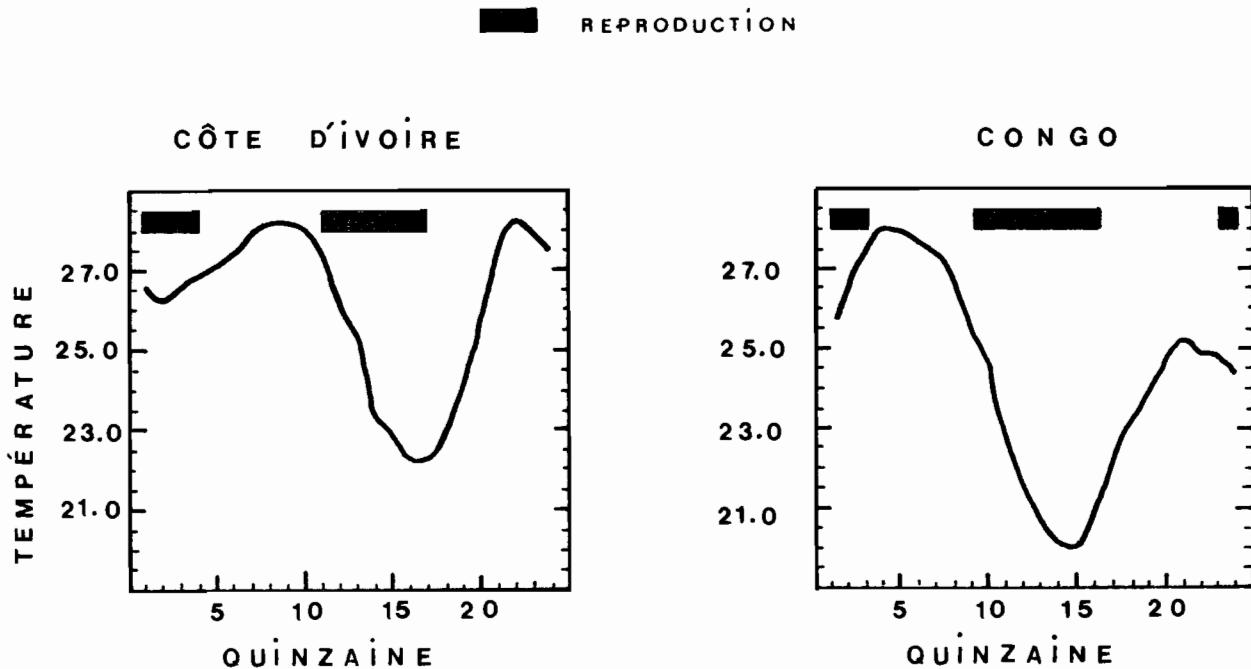


Figure 4. — Cycle moyen annuel de la température de surface aux stations côtières de Côte-d'Ivoire (Abidjan) et du Congo (Pointe-Noire) et périodes d'intense reproduction des sardinelles.

*Mean annual cycle of alongshore sea surface temperature off Ivory Coast (Abidjan) and Congo (Pointe-Noire) and main reproductive seasons of sardinellas.*

intensification au cours des deux saisons d'upwelling (fig. 4) (Ghéno et Fontana, 1981).

Une différence apparaît entre les stratégies adoptées face à la dynamique des upwellings dans les zones situées sur la façade ouest du continent africain et celles du golfe de Guinée. Dans le premier cas, du Maroc au Sénégal, la période de reproduction la plus intense ne se produit pas pendant la phase d'activité de l'upwelling: au nord du Maroc, la reproduction a lieu en hiver et au début du printemps, devant la côte du Sahara elle a lieu d'octobre à décembre et dans la zone sénégal-mauritanienne, elle semble continue du printemps à l'été mais se déplace du Sud vers le Nord en suivant la phase de décroissance de l'upwelling (Fréon, 1988). Par contre, dans le golfe de Guinée, les périodes d'intense reproduction coïncident avec les saisons d'upwelling.

#### Interprétation

Ces différences observées dans le calendrier de la reproduction de mêmes espèces peuvent paraître surprenantes. Dans le golfe de Guinée, la ponte des sardinelles coïncide avec la période durant laquelle l'intensité de l'upwelling est maximale. Par contre les clupéidés de la façade ouest du continent africain se reproduisent quand l'intensité de la résurgence est minimale (Maroc) ou dans sa phase décroissante (Mauritanie-Sénégal). La dynamique de ces écosystèmes permet-elle de rendre compte de ces différences observées?

Au Maroc, Furnestin (1976) et Furnestin et Belfquih (1976) ont montré que pendant la saison d'upwelling le zooplancton côtier était entraîné au large, à la côte l'abondance de ces populations était minimale en été quand les remontées d'eaux atteignent leur intensité maximale. A partir des nombreuses observations collectées au large du cap Blanc par différents auteurs, Trumble *et al.* (1980) suggèrent également que l'abondance du zooplancton passe par un minimum en été pendant la période de pleine activité de l'upwelling, les plus fortes concentrations seraient observées en automne pendant la phase de relaxation de la résurgence. A l'échelle saisonnière, les périodes de forte abondance du zooplancton dans les upwellings d'Ekman, ne correspondent donc pas toujours aux périodes où l'intensité de l'upwelling et la production primaire sont maximales. La faible stabilité du milieu (forte turbulence et dérive vers le large importante) en période d'intensive activité de l'upwelling est sans doute responsable de ce décalage entre production phyto et zooplanctonique.

Au Sénégal, l'intensité de la résurgence est plus faible que devant le cap Blanc, la production secondaire est maximale pendant l'upwelling avec cependant un second pic d'abondance du zooplancton en fin d'upwelling (Toure, 1983; Seret, 1985). Dans le golfe de Guinée, les vents sont faibles, le milieu est donc peu dispersif (turbulence faible). Binet (1983) et Dessier (1981) ont montré que devant la Côte-d'Ivoire et devant les côtes congo-gabonaises, le maximum

de production planctonique coïncide avec la phase d'activité de l'upwelling.

La ponte des clupéidés le long de la façade atlantique et dans le golfe de Guinée ne coïncide pas toujours avec les phases les plus intenses des upwellings. Elles semblent plutôt correspondre aux périodes durant lesquelles l'abondance des communautés zooplanctoniques est maximale. Ces résultats illustrent l'importance des aspects qualitatifs du milieu: enrichissement important ne signifie pas toujours production utilisable par les larves et les adultes.

#### Stratégies de reproduction dans les zones d'upwelling

Les stratégies de reproduction des clupéidés le long du littoral ouest-africain sont étroitement associées aux caractéristiques de l'environnement. Deux facteurs limitants ont été mis en évidence: stabilité du milieu et production utilisable par les larves et les adultes. Les strates spatiales se situent dans des zones où la stabilité du milieu minimise la dispersion des larves et de la nourriture. A l'intérieur de ces strates, le calendrier de la reproduction semble établi de façon à satisfaire au mieux les besoins énergétiques des larves et des adultes, il fait correspondre les saisons de ponte aux périodes durant lesquelles l'abondance des populations zooplanctoniques est maximale. Devant les côtes marocaines et mauritaniennes, on observe un décalage spatial et temporel entre le cœur des saisons et des zones d'upwelling et la production planctonique. La stratégie de reproduction est alors de se reproduire en dehors des phases et du cœur

de ces upwellings. Au Sénégal et en Côte-d'Ivoire, l'intensité des alizés est plus faible qu'au Nord, le milieu est alors plus stable, les cycles de production phyto et zooplanctonique sont en phase. La stratégie de reproduction adoptée est alors de se reproduire au sein des phases et des zones d'upwelling. Ces différentes stratégies peuvent être illustrées à l'aide d'un schéma où, sur un plan espace temps, l'intensité de l'upwelling est maximale à l'origine et décroît le long des axes (fig. 5). Dans les upwellings forts (Maroc ou Mauritanie), la stratégie de reproduction adoptée est de se reproduire à la périphérie spatio-temporelle des sources d'upwelling. Dans les upwellings où les vents sont faibles ou modérés, la stratégie de reproduction fait coïncider saison de reproduction et upwelling. Les stratégies adoptées offrent aux adultes et aux larves des conditions trophiques optimales pour la reproduction et la survie larvaire et permettent ainsi d'assurer le succès du recrutement.

#### Modifications des stratégies de reproduction face à la variabilité de l'environnement

Les upwellings sont des milieux fluctuants soumis à une variabilité couvrant un large domaine de fréquences. En Afrique de l'Ouest, les stratégies de reproduction des clupéidés semblent étroitement associées à la variabilité saisonnière de l'environnement. Cependant, des fluctuations inter-annuelles peuvent perturber le schéma saisonnier et modifier d'une année à l'autre les caractéristiques du milieu. Les

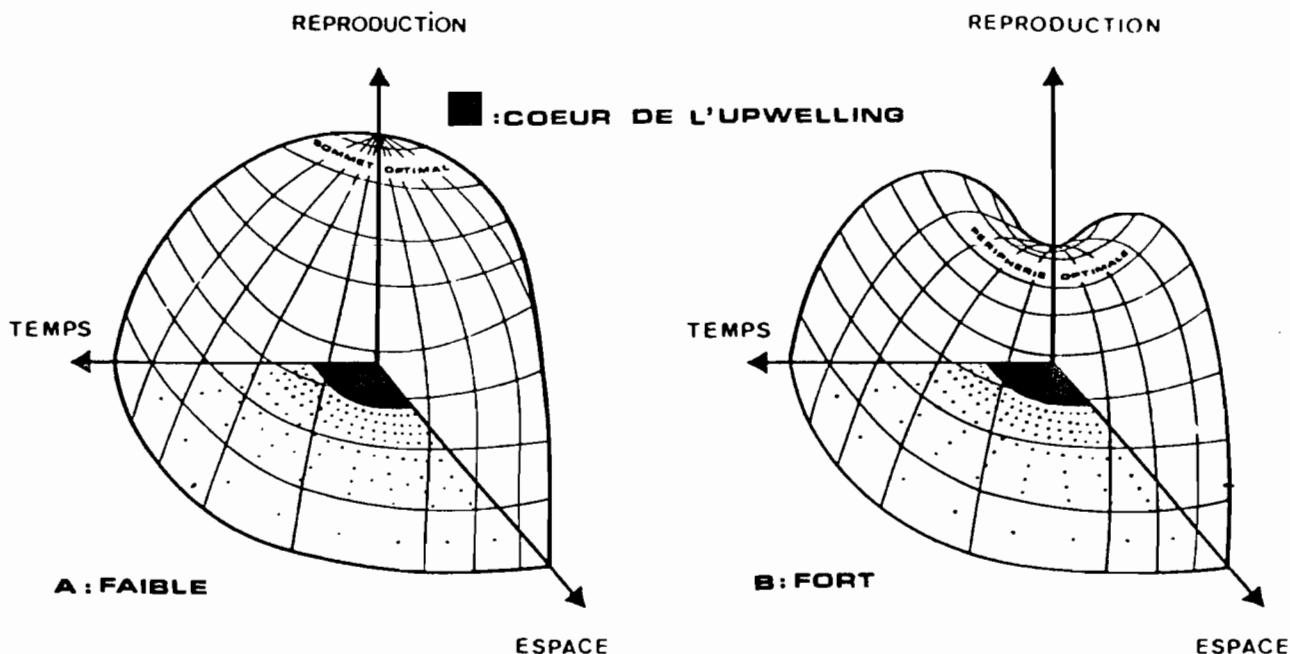


Figure 5. — Schéma théorique présentant les zones et les périodes optimales pour la reproduction des clupéidés au sein d'un écosystème en fonction de l'évolution spatio-temporelle des upwellings (A : upwelling faible, B : upwelling fort).

Theoretical scheme representing the optimal areas and seasons for clupeoids reproduction in an ecosystem as a function of the spatio-temporal upwelling variability (A: weak upwelling, B: strong upwelling).

stratégies de reproduction s'adaptent-elles à cette variabilité?

A partir d'un échantillonnage des rapports gonado-somatiques (RGS) de *Sardinella aurita* réalisé au Sénégal dans des upwellings d'intensité variable, nous allons examiner si des modifications des stratégies de reproduction se produisent suivant l'intensité des upwellings. Les observations de RGS disponibles couvrent la période 1977-1988 avec cependant des données manquantes de 1981 à 1983 et en 1986. La forte variabilité inter-annuelle des RGS de *S. aurita* au Sénégal, sans doute liée aux conditions climatiques, a été soulignée par Fréon (1988). La vitesse moyenne du vent de décembre à mai, entre 1977 et 1988, permet de classer les saisons d'upwelling en deux catégories: upwelling fort si la vitesse moyenne du vent est supérieure à 5 m/s, upwelling faible dans les autres cas. Le choix de 5 m/s n'est pas arbitraire, Cury et Roy (sous presse) ont montré que pour des vents inférieurs à 5 m/s, recrutement et intensité de l'upwelling sont corrélés positivement, au-delà de cette valeur, un accroissement du vent se traduit par une baisse du recrutement. Le cycle moyen mensuel des RGS, de janvier à juin, a été calculé pour les deux intensités d'upwellings. En période d'upwelling faible (1978, 1979, 1984, 1987, 1988), les valeurs maximales de RGS sont observées en mars (fig. 6a) pendant la période d'upwelling (fig. 6c). En période d'upwelling fort (1977, 1980, 1985), les RGS sont maximaux en mai (fig. 6b), précèdent de peu la phase de relaxation de l'upwelling (fig. 6d).

Une modification du calendrier de la reproduction se produit quand la vitesse moyenne du vent en saison d'upwelling dépasse 5 m/s: pour des vents inférieurs à cette valeur, upwelling et reproduction sont en phase, pour des valeurs supérieures à 5 m/s la reproduction se fait pendant la phase de relaxation de l'upwelling. Les stratégies de reproduction des sardines devant le Sénégal semblent répondre aux fluctuations inter-annuelles de l'environnement. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer le déphasage entre l'upwelling et la saison de reproduction dans des upwellings forts: une dérive trop rapide, au-delà du plateau continental, des eaux nouvellement upwellées peut limiter le développement de la production secondaire à la côte, celle-ci étant repoussée au large; la nourriture disponible serait alors le facteur limitant. De trop fortes turbulences peuvent également créer des conditions défavorables pour la reproduction et la survie larvaire. Dans les upwellings forts, la ponte serait retardée afin que les adultes et les larves profitent de meilleures conditions trophiques.

Cet exemple illustre l'adaptabilité des stratégies de reproduction des clupéidés face aux fluctuations inter-annuelles du milieu. Une modification semblable du calendrier de la reproduction, suite à une intensification de l'upwelling, a été observée sur le stock de sardines de Californie au cours des années 1950 (Dickson *et al.*, 1988).

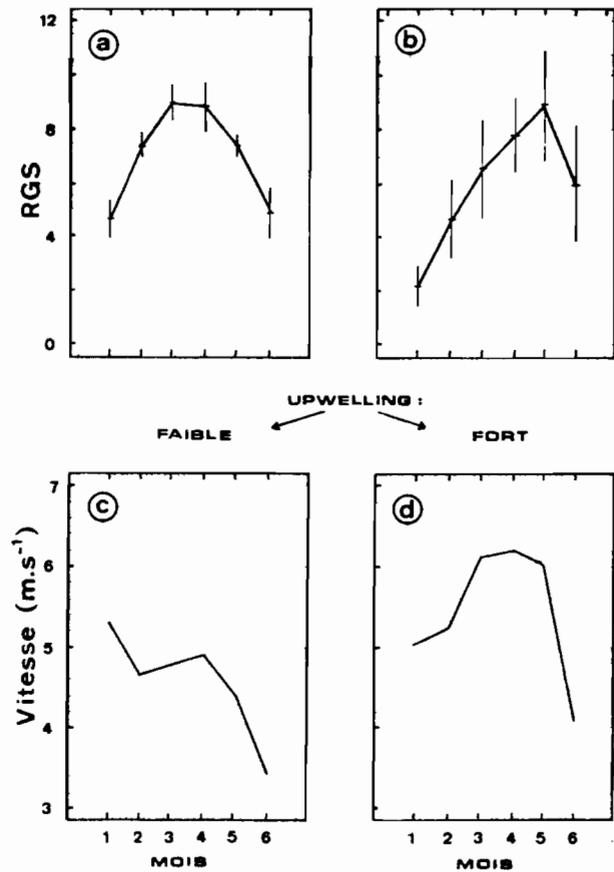


Figure 6. — Moyennes mensuelles des rapports gonado-somatiques (RGS) en période d'upwelling faible (a) et fort (b) au Sénégal. Valeurs moyennes par mois de la vitesse du vent au Sénégal pour des saisons d'upwelling faible (c) et fort (d).

Monthly means of Gonado-Somatic Ratio (GSR) during strong (a) and weak (b) upwelling season off Senegal. Mean wind speed values during weak (c) and strong (d) upwelling seasons off Senegal.

## CONCLUSION

Dans l'étude spatiale et temporelle de la reproduction il est apparu que l'hydroclimat semble jouer un rôle important. Les mortalités différentielles des larves dues à des reproductions dans des strates spatio-temporelles plus ou moins favorables ont vraisemblablement fait émerger des comportements ou stratégies telles la dynamique temporelle de la reproduction ou les migrations liées à la ponte. La sélection naturelle a favorisé et favorise les individus qui possèdent un comportement assurant un meilleur succès de la reproduction. Il existe de nombreux contre-exemples où les observations ne valident pas le schéma proposé. Si des saisons de reproduction intense sont observées, il n'en demeure pas moins que la reproduction des espèces tropicales s'étale tout au long du cycle annuel. De même, des pontes secondaires ont lieu dans des zones où le plateau continental est étroit et où la stabilité est faible (par exemple sur la côte nord du

Sénégal). De nombreuses «écarts» au schéma présenté existent et sont autant de faits qui contredisent l'existence d'un modèle simple de la dynamique de la reproduction.

La complexité des situations rencontrées dans la nature rend tout modèle simple inapte à décrire la dynamique de la reproduction. Les zones d'upwelling sont composées de structures hétérogènes plus ou moins propices et variables dans le temps et l'espace. Cette hétérogénéité crée de multiples situations ponctuellement favorables mais au devenir incertain. Une stratégie opportuniste de ponte conduit à exploiter ces événements au caractère imprévisible. Les écarts au modèle théorique qui suppose un environnement stable et reproductible d'une année à l'autre, sont alors inévitables. Certaines pontes vont évoluer

dans un milieu défavorable, leur succès sera alors compromis. Cependant, face à l'importante variabilité et au caractère imprévisible des milieux tropicaux, la reproduction dans des zones spatio-temporellement moins favorables pourrait constituer un mécanisme régulateur. Pour des situations climatiques anormales ces pontes, auparavant peu profitables, seraient nécessaires au renouvellement de la population. L'adaptabilité des mécanismes de la reproduction, c'est-à-dire leur variance par rapport au modèle, permet au schéma que nous avons proposé d'exister et de se maintenir. La dynamique spatio-temporelle des espèces pélagiques répond vraisemblablement à un «modèle» où la variabilité et l'adaptabilité sont grandes pour faire face à un milieu capricieux et changeant comme peuvent l'être les upwellings des côtes ouest-africaines.

#### Remerciement

Nous tenons à remercier D. Binet, P. Fréon, A. Fonteneau, S. Garcia et D. Parrish, dont les commentaires pertinents nous ont été très utiles. Le CRODT/ISRA et l'ORSTOM ont permis la réalisation de cette étude.

#### RÉFÉRENCES

- Belvéze H., K. Erzini, 1983. The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum) in the moroccan atlantic fishery. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, G. D. Sharp, J. Csirke eds., FAO, FIRM/R, 291, 285-327.
- Belvéze H., 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus*) peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse dr. État, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 532 p.
- Berit G. R., 1958. Les saisons marines à Pointe-Noire. *Bull. Inf. C.O.E.C.*, 6, 335-360.
- Binet D., 1983. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, 331-335.
- , 1988. Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest-africaine. *Aquat. Living Resour.*, 1, 115-132.
- Boëly T., P. Fréon, 1979. Les ressources pélagiques côtières. In: Troadec et Garcia: Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. 1<sup>re</sup> partie: Les ressources du golfe de Guinée, de l'Angola à la Mauritanie. *FAO Doc. tech.*, 186, 186 p.
- Boëly T., J. Chabanne, P. Fréon, B. Stequert, 1982. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 350-355.
- Brink K. H., 1983. The near-surface dynamics of coastal upwelling. *Prog. Oceanogr.*, 12, 223-257.
- Conand F., 1975. Distribution et abondance des larves de clupéidés au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie en septembre, octobre et novembre 1977. *Cons. int. Explor. Mer*, J4, 9 p.
- , 1977. Oeufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 201-214.
- Cury P., C. Roy (sous presse). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Cushing D. H., 1982. Climate and fisheries. Academic Press, London, 373 p.
- Dessier A., 1981. La production planctonique: phytoplancton et zooplancton. In: Milieu marin et ressources halieutiques de la République populaire du Congo, Fontana A. Trav. et Doc. de l'ORSTOM, Paris, 138, 75-150.
- Dickson R. P., P. M. Kelly, J. M. Colebrook, W. S. Wooster and D. H. Cushing, 1988. North winds and production in the Eastern North Atlantic. *J. Plankton Res.*, 10, 151-169.
- Domanevsky L. N., N. A. Barkova, 1976. Some peculiarities of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) distribution and spawning along the Northwest Africa. *Cons. int. Explor. Mer*, J6, 15 p.
- FAO, 1985. Rapport de la troisième réunion du groupe de travail ad hoc sur la sardine (*Sardina pilchardus* Walb.). COPACE/PACE series 85/39, 157 p.
- Fréon P., 1988. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Études et thèses, ORSTOM, Paris, 287 p.
- Furnestin J., M.-L. Furnestin, 1959. La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du Maroc

- (saisons et aires de ponte). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23**, 79-104.
- Furnestin M.-L., 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. I. Répartition quantitative. *Cons. int. Explor. Mer.* **L**, 8, 5 p.
- Furnestin M.L., M. Belfquih, 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. II. Les espèces au cours d'un cycle annuel dans les zones d'upwelling. *Cons. int. Explor. Mer.* **L**, 9, 11 p.
- Garcia S., 1977. Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*P. duorarum notialis*, Perez Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *Trav. Doc. ORSTOM*, **79**, 271 p.
- Gheno Y., A. Fontana, 1981. Les stocks de petits pélagiques côtiers les sardinelles. In: Milieu marin et ressources halieutiques de la République populaire du Congo, A. Fontana, *Trav. Doc. ORSTOM*, **138**, 213-257.
- Grall J. R., P. Laborde, P. Le Corre, J. Neveux, P. Tréguer, A. Thiriot, 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA-Charcot I et III. *Téthys*, **6**, 11-28.
- Hargreaves P. M., 1978. Relative abundance of zooplankton groups in the Northwest African upwelling region during 1968 and 1972. In: *Upwelling ecosystem*, R. Boje, M. Tomczak eds., Springer-Verlag, 62-72.
- Hjort J., 1913. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. int. Explor. Mer.*, **19**, 1-228.
- Jacques G., P. Tréguer, 1986. Écosystèmes pélagiques marins. Masson, Paris, 243 p.
- Lasker R., 1985. What limits clupeoid production? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42** (Suppl. 1), 31-38.
- Minas H. J., L. A. Codiposti, R. C. Dugdale, 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **180**, 148-183.
- ORSTOM/FRU, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardine (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. Fishery Research Unit Tema, Cent. Rech. océanogr. Abidjan, **ORSTOM**, 62 p.
- O'Brien J. J., D. Adamec, D. W. Moore, 1978. A simple model of equatorial upwelling in the gulf of Guinea. *Geophys. Res. Lett.*, **5**, 641-644.
- Parrish R. H., A. Bakun, D. M. Husby, C. S. Nelson, 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to Eastern boundary current pelagic fish reproduction. In: *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*, G. D. Sharp, J. Csirke eds., *FAO Fish. Rep.*, **291**, 731-777.
- Potts G. W., R. J. Wootton, 1984. Fish reproduction: Strategies and tactics. *Academic Press, London*, 410 p.
- Seret C., 1985. Étude quantitative du zooplancton de la Côte sud de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). *Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*.
- Servain J., J. Picaut, J. Merle, 1982. Evidence of remote forcing in the equatorial Atlantic ocean. *J. Phys. Oceanogr.*, **12**, 457-463.
- Taylor R. A. J., L. R. Taylor, 1979. Behavioural model for the evolution of spatial dynamics. In: *Population Dynamics*, R. M. Anderson, B. D. Turner, R. M. Taylor eds., Blackwell Scientific Publications, 1-27.
- Toure D., 1983. Contribution à l'étude de l'upwelling de la baie de Gorée (Dakar-Sénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanctonique. *Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, **93**, 186 p.
- Trumble R. J., O. A. Mathisen, D. W. Stuart, 1980. Seasonal food production and consumption by nekton in the northwest african upwelling system. In: *Coastal upwelling*, F. A. Richards ed., Library of Congress, 458-463.
- Vives F., 1974. Le zooplancton et les masses d'eaux des environs du cap Blanc. *Téthys*, **6**, 313-318.
- Wooster W., A. Bakun, D. R. McLain, 1976. The seasonal upwelling cycle along the Eastern boundary of the North Atlantic. *J. Mar. Res.*, **34**, 131-141.