

UNIVERSITE PARIS 7

THESE DE DOCTORAT

SPECIALITE : BIOMATHEMATIQUES

**APPROCHES MODELISATRICES
DES RELATIONS A COURT, MOYEN ET LONG TERMES ENTRE
LA DYNAMIQUE DES STOCKS DE POISSONS PELAGIQUES COTIERS
ET LES FLUCTUATIONS CLIMATIQUES**

par

Philippe CURY

Thèse présentée le 12 Janvier 1989

devant le jury composé de :

Prof. A.J. VALLERON (Président)

Prof. R.M. ANDERSON (Rapporteur)

Prof. P. NIVAL (Rapporteur)

Dr. R. BARBAULT (Examineur)

Dr. A. LAUREC (Examineur)

Dr. J.Y. MARY (Examineur)

Le Temps est un enfant qui s'amuse a pousser des pions

Platon

L'union parfaite de plusieurs voix empêche, somme toute, le
progrès de l'une vers l'autre.

L.V.Beethoven

A Toi que j'aime

A ma Mère et à mon Père

SOMMAIRE

	Page
REMERCIEMENTS	1
RESUME ET ABSTRACT	3
INTRODUCTION GENERALE : UNE APPROCHE THEORIQUE DE L'IMPACT DU CLIMAT SUR LA PECHE.	5
I. LE COURT TERME : ANALYSE MULTIVARIEE DES SERIES TEMPORELLES	
1.1. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions.	25
1.2. Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species, <i>Sardinella maderensis</i> , off the Ivory Coast.	41
II. LE MOYEN TERME : INTRODUCTION DE VARIABLES CLIMATIQUES DANS LES MODELES NON-LINEAIRES	
2.1. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas.	77
2.2. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire : une approche globale.	111
III. LE LONG TERME : UNE APPROCHE EVOLUTIONNISTE	
3.1. Dynamique qualitative comparée de deux espèces de sardinelles des côtes ouest-africaines :	
Première partie: Apparences et réalités de la compétition entre <i>Sardinella aurita</i> et <i>Sardinella maderensis</i> .	127
Deuxième partie: Stratégies démographiques de <i>Sardinella aurita</i> et <i>Sardinella maderensis</i> et dynamique des stocks.	163
3.2. Pressions sélectives et nouveautés évolutives: Une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers.	195
3.3. Natural selection and catastrophe-type regulation in pelagic fish stocks.	231
CONCLUSION GENERALE : MODELISATION, COMPREHENSION ET PREDICTIONS	243

REMERCIEMENTS

Il y a des paragraphes difficiles à rédiger parce que l'on a peur d'oublier des choses ou de mal les dire. Comment remercier ceux qui vous ont aidé et comment se remémorer ce qui vous a fait progresser ? Les détails sont infimes, souvent, des paroles, une réflexion, une façon de voir, un geste. Ce sont cependant ces "petits riens" qui vous amènent à croire en certaines vérités. Un merci chaleureux à tous ceux qui, dans la vie professionnelle ou dans la vie courante m'ont aidé et remis en cause ce que je croyais maladroitement et naïvement acquis.

Je remercie vivement le Professeur A.J. Valleron d'assurer la présidence du jury. Il m'a appris, au cours du DEA de biomathématiques, avec ses collaborateurs, ce que je crois savoir en statistiques, il m'a appris aussi ce que la recherche contient de merveilleux: la remise en cause. Je lui suis gré de pouvoir présenter cette thèse dans son laboratoire de biomathématiques de PARIS 7. J'ai été particulièrement touché par le fait que le Dr. J.Y. Mary ait accepté de diriger cette thèse, je l'en remercie vivement. Le Professeur. R.M. Anderson ainsi que le Professeur. P. Nival m'ont fait l'insigne honneur d'être rapporteur de ce travail: j'exprime ici toute ma reconnaissance à ces chercheurs dont la notoriété scientifique est reconnue. Le Dr. R. Barbault et le Dr. A. Laurec me font l'honneur de faire partie du jury de cette thèse: je remercie chaleureusement ces chercheurs dont j'admire les travaux.

Cet ensemble de travaux n'aurait pas été possible sans les séjours au Centre de recherches océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT/ISRA), celui d' Abidjan (CRO) et le Pacific Environmental Group de Monterey en Californie (PEG). Je tiens donc à remercier chaleureusement l'ensemble de la direction et du personnel de ces centres. Je désire remercier tout particulièrement leurs directeurs Dr. A. Fontana, Dr. F.X. Bard ainsi que Dr. A. Bakun pour l'intérêt et l'appui qu'ils ont fourni à mon travail ainsi que la direction générale de l'ISRA pour m'avoir accordé ce que tout chercheur espère: les moyens de travail et la confiance.

Ce travail est loin d'être un travail de "solitaire". Je suis particulièrement reconnaissant à tous les co-auteurs pour la réalisation des articles faits en commun. Merci à Claude Roy avec qui est né une profonde amitié et une grande complicité. Merci au Dr. Roy Mendelssohn pour avoir toujours répondu à mes perpétuelles questions. Merci à André Fontana, pour son ouverture d'esprit et la grande confiance qu'il m'a accordée. Sans eux ce travail n'aurait jamais vu le jour.

Je voudrais aussi remercier tout particulièrement Peter Allen, Henri Belvèze, Denis Binet, Christian Chaboud, Alain Fonteneau, Pierre Fréon, Serge Garcia, Alain Herbland, Francis Laloë, Emile Marchal, Jean Paul Troadec et Mike Sinclair qui m'ont beaucoup appris dans l'analyse et la compréhension de la dynamique des populations. Merci à Mrs Antoine Pariselle et Emmanuel Suisse de Sainte-Claire pour la préparation de ce document

Il est difficile de pouvoir, aussi brièvement, dire merci aux personnes qui ont largement contribué à la réalisation et à la construction de ce travail. J'aimerais remercier Pierre Thuillier (et nos longues discussions sur l'art de la fugue !), Marie Hélène Durand (pour son grand esprit d'analyse) et Jacques Weber (pour sa profonde compréhension), sans oublier mon maître, L.V.B.

Merci à tous ceux que j'ai forcément oublié dans cette liste trop restrictive.

RESUME

Différentes approches modélisatrices de l'impact des fluctuations environnementales sur la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers sont développées en retenant le temps comme fil conducteur de l'étude. Les variations de disponibilité des poissons à court terme (l'échelle de temps est la quinzaine) sont abordées en utilisant l'analyse multivariée des séries temporelles. Les fluctuations des recrutements et de l'abondance des stocks adultes (l'échelle de temps est l'année) sont analysées en introduisant des variables climatiques dans des modèles non linéaires. La dynamique des stocks sur le long terme est envisagée par l'étude comparative des stratégies démographiques et en faisant certaines hypothèses évolutionnistes sur la régulation de type catastrophique de certains stocks de poissons pélagiques. Ces modèles développent des approches en terme de processus et mettent l'accent sur la discontinuité, la non-linéarité et la suboptimalité des interactions. La sensibilité des stocks à court, moyen et long termes aux fluctuations environnementales peut ainsi être quantifiée et des facteurs explicatifs de cette variabilité sont proposés.

L'applicabilité des modèles traitant des interactions dynamique des stocks-environnement passe par le développement et la diversification des perceptions du fonctionnement des systèmes complexes vivant et de leur adaptabilité. Certains aspects de cette vision dynamiste de la régulation des populations sont développés dans ce document.

Mots-clé: poissons pélagiques côtiers, dynamique des stocks, environnement, modèles.

ABSTRACT

Different models of the impact of environmental fluctuations on the dynamic of coastal pelagic fish stocks are developed using the time as a red thread. Short term variations of fish availability (fortnight time scale) are approached using multiple time series analysis. Fluctuations of recruitments and adult fish stocks abundance (time scale is the year) are analysed by introducing climatic variables into non-linear models. Long term changes in fish stock abundance are considered by comparing life-history strategies and by making an evolutionary hypothesis on catastrophe-type regulation of some pelagic fish stocks. These models develop some approaches in term of processes and stress the point on discontinuity, non-linearity and suboptimality of the interactions. Stocks reaction to short, mean or long term climatic fluctuations is quantified and some explicative factors of this variability are proposed.

Modeling environment and fish stocks dynamics relationships is linked to the development and diversification of the perceptions of complex systems dynamic and of their adaptability. Some aspects of this dynamist approach of populations regulation are developed in this document.

key-words: coastal pelagic fish, stocks dynamic, environment, models.

INTRODUCTION GENERALE

**UNE APPROCHE THEORIQUE DE L'IMPACT
DU CLIMAT SUR LA PECHE.**

INTRODUCTION GENERALE :

UNE APPROCHE THEORIQUE

DE L'ACTION DU CLIMAT SUR LA PECHE

"Qui peut être remplacé par une chose nouvelle et semblable", telle est la définition donnée par le dictionnaire au mot renouvelable. Les ressources marines sont des ressources dites renouvelables. Ce terme implique une certaine reproductibilité: d'une année sur l'autre les espèces composant les prises sont les mêmes et les quantités pêchées comparables. D'expérience les pêcheurs savent que ce caractère répétitif de la pêche n'est pas absolu: les accroissements brutaux ou les déclin rapides des stocks peuvent affecter la nature des débarquements. Le problème de l'instabilité de certains stocks de poissons pélagiques côtiers apparaît, depuis l'essor des pêcheries ces dernières décades, avec une réelle acuité. La présence d'une population dans un milieu donné n'est jamais un acquis définitif et les variations soudaines ou d'une année sur l'autre ou encore sur le long terme de l'abondance ou de la disponibilité des poissons peuvent avoir des conséquences graves pour le secteur économique des pêches et les secteurs situés en amont ou en aval. Les espèces pélagiques côtières des zones d'upwelling développent de grosses biomasses. Ces zones d'upwelling, ou zones de remontées d'eaux profondes froides et riches en sels minéraux, sont en effet les principales sources d'enrichissement trophique des milieux marins. Les espèces pélagiques qui ont colonisé ces milieux très productifs constituent environ un tiers des captures mondiales de poissons; mais elles sont aussi connues pour leur instabilité face aux fluctuations environnementales. Les dommages socio-économiques qui se sont produits suite aux changements quantitatifs qui ont eu lieu dans ces populations ont attiré l'attention. On peut multiplier les exemples d'effondrement de ces stocks, les anchois du Pérou, les sardines de Californie ou du Japon ou encore les sardinelles des côtes ivoiro-ghanéennes sont des exemples parmi beaucoup d'autres qui ont entraîné la déroute de tout un secteur d'activité. Le terme de renouvelable convient donc assez mal pour caractériser la dynamique de ces stocks de poissons qui sont par nature instables.

Le déclin récent de nombreuses pêcheries a provoqué une remise en cause complète de la façon dont les scientifiques abordent la dynamique de ces populations. Les échecs en matière de gestion de ces stocks dûs au caractère brutal de leur effondrement incombent très souvent à la non régulation de ces pêcheries mais aussi à la méconnaissance de certains facteurs de la dynamique de ces stocks. C'est ainsi que la connaissance de l'impact climatique sur la dynamique des stocks demeure aujourd'hui l'un des plus sérieux problèmes à résoudre pour aménager les ressources marines exploitées (Bakun, 1986).

Seule une petite fraction des zones océaniques mondiales (environ 0.1 %) contribue à peu près à la moitié des captures mondiales de poissons: ce sont les zones d'upwelling. Ces écosystèmes très productifs sont colonisés par les espèces pélagiques. Les upwellings mondiaux sont saisonniers ou permanents et leur intensité variable. L'environnement des zones d'upwelling dans lesquels évoluent les stocks de poissons pélagiques est capricieux. L'impact de cette instabilité joue un rôle déterminant sur la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers.

Caractériser les changements qui peuvent apparaître dans les systèmes physiques ou biologiques est relativement aisé. On peut décrire et caractériser à l'aide de variables correctement choisies la variabilité climatique ou les transformations de certaines caractéristiques des systèmes vivants. Cependant identifier sous une forme compréhensible l'impact des fluctuations climatiques sur les pêcheries soulève de nombreux problèmes:

Quelle est la nature des relations mises en jeu entre la dynamique des stocks et leur environnement ?

Quelle est la sensibilité des stocks aux fluctuations climatiques ?

Tels sont les thèmes qui seront abordés dans ce travail. Certaines réflexions théoriques et méthodes d'approche seront développées. Ces quelques éléments de réflexion sur les méthodes d'analyse permettent d'appréhender certains aspects de la nature des interactions et des mécanismes de contrôle des fluctuations climatiques sur la dynamique des stocks. Les principaux résultats qui en découlent s'attacheront à définir l'impact de fluctuations climatiques sur la dynamique qualitative et quantitative de quelques stocks pélagiques côtiers.

Auparavant nous allons définir les difficultés théoriques que l'on peut rencontrer dans ce type d'analyse. Elles nous permettront de situer les difficultés d'approche et de proposer dans un cadre spécifique des modèles mieux adaptés à de telles études.

Complexité des systèmes vivants et adaptabilité

Les espèces ne sont pas des pièces interchangeables. Comme dans un système physique les relations de causes à effet existent, mais de par leur capacité d'apprentissage (recueillir de l'information) les systèmes biologiques sont des systèmes adaptables. Les relations de cause à effet peuvent donc se modifier suivant l'état du système: la vie est mouvement. De telles généralités vagues et formelles ont leur importance si l'on veut modéliser les relations pêche-climat.

Les systèmes vivants sont des entités complexes qui évoluent. Ils sont caractérisés par des mécanismes de contrôle très élaborés dont la précision et la complexité sont absentes de n'importe quel système inanimé. Ernst Mayr (1982b) a montré dans un article intitulé "biology is not postage stamp collecting" en quoi un système physique et un système biologique étaient différents et par conséquent devaient être perçus différemment. Mayr revendique une approche dynamique de la compréhension des systèmes vivants par nature complexe. Il définit les systèmes complexes comme étant ceux où " l'ensemble est plus que la somme des parties, non pas dans un sens ultime et métaphysique, mais dans le sens pragmatique important qu'étant donné les propriétés des parties et les lois de leurs interactions, il n'est pas facile d'en inférer les propriétés de l'ensemble" (Mayr, 1974). Pour Mayr (1982a) la notion d'archétype ou de modèle qui a longtemps prévalu depuis Platon (eïdos), est une vision non valide en biologie. Les systèmes vivants ne sont pas le reflet d'un modèle (archétype) affecté d'une variabilité mais ce sont des systèmes en évolution au sens où les paramètres qui les définissent peuvent se transformer au cours du temps selon les contraintes du milieu. Cette vision de la biologie a révolutionné la perception des systèmes complexes (Prigogine et Stengers, 1979). Ainsi les concepts de base doivent être revisités selon une approche dynamique des écosystèmes. Certains concepts comme la stabilité et la résilience des écosystèmes, sur lesquels sont fondés la plupart des modèles de dynamique des populations, peuvent ainsi être perçus sous un angle différent; ainsi Peterman *et al.* (1979) souligne que: "Stability, resilience is defined not simply as an ability to absorb unexpected events and variability but, in addition, to benefit from such changes".

Les caractéristiques fondamentales des systèmes vivants sont leur complexité et leur adaptabilité: à chaque niveau de leur organisation ce sont des systèmes complexes qui se transforment en fonction de leur environnement. Un système vivant peut donc réagir différemment à une perturbation du milieu suivant l'état dans lequel il se trouve. Il apparaît clairement que l'étude de la dynamique de tels systèmes est de ce fait délicate. La difficulté d'approche d'un tel système

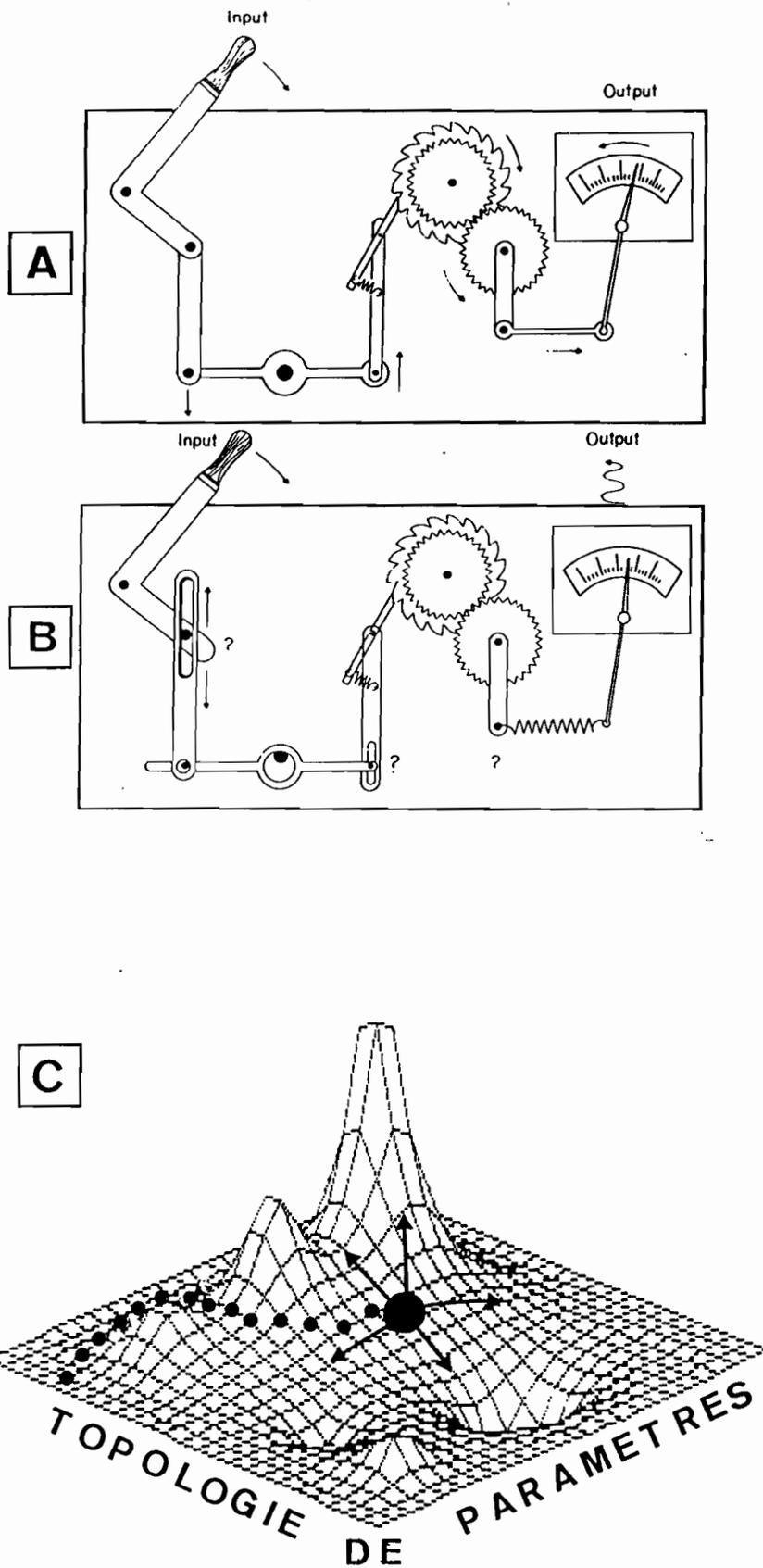


Fig. 1: Modèles de dynamique des populations :

- (A) Le modèle mécaniste de l'ingénieur (d'après Mann, 1982)
- (B) Le modèle mécaniste du biologiste (d'après Mann, 1982)
- (C) Le modèle dynamiste du biologiste

résulte aussi dans la nature des outils utilisés (souvent issus de la physique) et qui peuvent structurer de façon incorrecte la pensée ou la nature du modèle. Ceci nous amène naturellement à nous poser la question: comment modéliser un système vivant et son adaptabilité ?

Modèles physiques et modèles biologiques

"The ecological Theatre and the evolutionary Play", l'analogie d'Evelyn Hutchinson (1965) a pour lieu le théâtre où se succèdent les représentations avec des acteurs qui, éternellement, jouent la même pièce mais dont le jeu se transforme au fur et à mesure des représentations. Modéliser un système biologique revient à définir le décor du théâtre mais aussi à suivre les éventuelles modifications du jeu des acteurs.

Avant de modéliser un quelconque système il est nécessaire d'identifier au préalable les mécanismes qui pour un signal d'entrée (input) fournissent une réponse du système (output). Le modèle mécaniste de l'ingénieur est simple même si la mécanique constitutive du système est complexe, il n'en demeure pas moins qu'à une perturbation donnée du système correspond une seule et unique réponse (fig. 1A). Un modèle biologique dérivé de la représentation du modèle mécaniste tente d'introduire la variabilité biologique par un système de perturbations aléatoires (à l'aide par exemple de ressorts et de jeu dans les rouages). A une perturbation donnée correspond alors un ensemble de réponses possibles (fig. 1B). On peut à l'aide de cette représentation observer une certaine variabilité dans la réponse du système. Cette vision stochastique peut ne paraître que partiellement juste car elle tend à présenter une certaine indépendance de la variabilité biologique. Elle est aussi limitée car elle néglige la possibilité de transformation du système. Une représentation de l'évolution d'un système vivant complexe serait plutôt celle d'une topologie de paramètres biologiques dans laquelle se déplace volontairement ou non un système biologique matérialisé par une bille (fig. 1C). Cette représentation a l'avantage de montrer qu'une impulsion (input) peut modifier la trajectoire biologique (output), c'est à dire modifier la valeur des paramètres qui les caractérisent. Diverses réponses du système peuvent être observées selon la position du système sur la topologie au moment de l'impulsion. La position du système sur la topologie caractérise donc son état et la trajectoire, matérialisée ici par des pointillés, son évolution.

Pour illustrer cette façon simplifiée de modéliser la dynamique des systèmes nous prendrons l'exemple de la notion d'équilibre et de stabilité des écosystèmes qui est différente parmi les écologistes et parmi les

dynamiciens des populations (Peterman et al., 1979). Pour les uns les écosystèmes sont globalement stables ou éminemment instables, pour les autres il existe des frontières caractéristiques aux capacités de réponse d'un système. Dans ce dernier cas les perturbations peuvent être absorbées jusqu'à une certaine limite, au delà de cette limite le système change ses caractéristiques. Un point de vue plus récent et plus dynamique émet que ces frontières ou limites de la réponse d'un système se modifient selon les contraintes externes et les changements propres au système (Holling, 1978). Notre compréhension des systèmes dépend des concepts utilisés qui sont divergents dans le sens où la modélisation de leur fonctionnement n'aura pas les mêmes fondements suivant le concept choisi. S'intéresser à la stabilité des systèmes ou à leur instabilité n'implique pas toujours la même démarche, le même type de modèle. On peut ainsi imaginer que les modèles proposés par les figures 1A et 1B répondent mieux à la perception des systèmes capables de retrouver leur état d'équilibre après avoir été perturbés et que la figure 1C peut mieux rendre compte de l'évolution d'un système vers un autre état. Le point de vue sous lequel on se place détermine des visions très différentes de la dynamique des systèmes et de leur modélisation.

Temps de réponse des systèmes biologiques:

une approche en terme de processus

L'inertie des systèmes biologiques introduit une première difficulté, celle du temps de réponse entre l'effet et la réponse du système. "Il y a deux sources de scandale pour l'esprit observant la nature: l'aléatoire (i.e. l'apparemment indéterminé) et le non local" (Thom, 1979). Définir l'état d'un système est un problème non local en biologie car la nature des interactions dépend aussi du passé du système. Ainsi la réponse des systèmes biologiques n'est pas instantanée car elle met en cause nombre de processus biologiques induits. Ceux-ci répondent de façon différée, s'opposant en cela aux systèmes physiques simples qui répondent de façon quasi instantanée. La première conséquence immédiate est: corrélations entre données simultanées ne signifient pas forcément causalité. Les réactions étant différées, la "vie" du système se déroule rendant *a posteriori* nombre d'événements potentiellement responsables de l'effet. Une approche en terme de processus doit donc être privilégiée lorsque l'on veut analyser des systèmes biologiques. Comprendre l'état d'un système et ses trajectoires possibles c'est analyser son histoire, son inertie. La représentation topologique des systèmes que nous avons

faite précédemment (fig. 1C) permet d'intégrer le temps (passé) c'est à dire l'évolution des paramètres.

Plus le temps de réponse des systèmes est long plus l'incertitude sur les causes possibles est grande. On peut ainsi définir, comme le faisait Claude Bernard en 1878 (in Mayr, 1974) deux types de causalité, une concerne les causes immédiates et l'autre les causes évolutives: il y aurait en quelque sorte deux biologies.

Les deux biologies

Nombre d'auteurs (Mayr, 1974; Potts and Wootton, 1984) montrent qu'un problème biologique ne peut être résolu que si l'on n'a élucidé à la fois les causes immédiates et les causes évolutives. Prenons un exemple: celui des migrations de poissons. Celles-ci sont le fruit d'un ajustement évolutif sur le long terme aux conditions du milieu mais aussi d'un ajustement à court terme lié à une adaptabilité à des événements environnementaux imprédictibles. La biologie moderne reconnaît ainsi deux catégories de causes correspondant à la biologie écologique dont le sujet est l'étude des causes immédiates et à la biologie évolutive, celle des causes lointaines. Les méthodes d'approche diffèrent: la première peut être abordée par les méthodes métriques (approches statistiques), l'autre par la comparaison des observations et leur interprétation (approche analogique ou interprétative). Une plus grande part de spéculation est introduite dans l'interprétation des changements à long terme pour ces raisons.

Un autre degré de complexification est, dans l'étude des systèmes, la multiplicité des causes.

Sub-optimalité des processus.

Les populations de poissons sont confrontées à divers scénarios climatiques (ou environnementaux dans un sens plus restrictif) dans le milieu. Ceux-ci leur seront bénéfiques, néfastes ou indifférents. Les impératifs d'un individu ou d'une population sont a priori simples: les individus doivent assurer leur croissance et leur reproduction pour ensuite mourir selon une stratégie propre à l'espèce. Les individus d'une population "optimisent" en réalité ces différents critères qui sont parfois antagonistes car dépendants. Ainsi investir une partie de son énergie pour se reproduire implique le plus souvent un ralentissement ou un arrêt de la croissance.

La stratégie démographique adoptée par une espèce peut ainsi être optimale pour l'ensemble des paramètres mais pas pour un paramètre pris isolément. Il y a une hiérarchisation des solutions adaptatives relatives à un problème donné (Meyer, 1981). Il est donc vain, la plupart du temps, de rechercher à identifier un seul facteur explicatif de l'action du milieu sur les stocks de poisson. La nature des relations pouvant exister entre la dynamique d'un système et des variables environnementales est, la plupart du temps, multifactorielle. La réponse à plusieurs facteurs simultanés implique le plus souvent la suboptimalité lorsque l'on considère un seul de ces facteurs. Il ne faut donc pas toujours s'attendre à trouver une variable simple qui permettra de contrôler toute la dynamique du système. Même s'il existe de nombreux facteurs responsables de la dynamique du stock, il n'en demeure pas moins que l'on peut les hiérarchiser, par une analyse *a priori* des variables biologiques et écologiques susceptibles de jouer un rôle. Cette façon de procéder permettra en outre d'éviter d'introduire des corrélations non valides biologiquement. La suboptimalité soulève aussi le problème des relations de faible intensité entre certaines variables qui peuvent présenter une certaine réalité quant au contrôle de la dynamique des systèmes mais qui sont, d'un point de vue statistique, difficile à gérer. De ce fait, on a peut-être parfois trop tendance à incriminer la qualité des données et leur représentativité pour justifier *a posteriori* des faibles relations trouvées.

Discontinuité et non-linéarité des interactions

L'action des variables climatiques sur la dynamique des stocks n'est pas, le plus souvent, continue et linéaire. Prenons quelques exemples très simples pour s'en persuader. Ainsi l'action du climat n'est pas la même au cours du développement d'un individu. Qu'il soit sous forme d'oeuf, de larve, de juvénile ou d'adulte est important dans la mesure où l'action du climat diffère, par exemple sur la survie. Ainsi les conditions climatiques favorables à la survie d'une larve (turbulences faibles, stabilité du milieu) peuvent être peu favorables à des juvéniles ou à des adultes. La non-linéarité des mécanismes régulateurs est aussi un facteur important de l'approche de ces relations climat-pêche. Ainsi il est facile d'imaginer que pour une espèce donnée un accroissement de la température du milieu de 2° C n'aura pas le même effet sur la dynamique du stock si la température moyenne est de 15° C ou de 27° C.

Les non-linéarités et les discontinuités qui existent entre la réponse fonctionnelle de tout organisme vivant et la variabilité climatique sont importantes mais leur mise en évidence reste le plus souvent délicate.

Une approche empirique

Les réflexions théoriques précédentes font ressortir la complexité des systèmes vivants et de leur organisation. Est-ce à dire que leur étude est impossible ? Plutôt que de refuser toute modélisation sous prétexte de cette complexité, essayons de tirer partie des précédentes remarques afin de proposer des méthodes d'approche. "Même s'il existe un monde réel, même s'il existe une vérité, il n'est possible de l'atteindre que dans l'univers du discours, du langage, et notre connaissance de l'univers est celle d'un modèle de l'univers" (Danchin, 1979). il faut donc bâtir une théorie, une proposition de fonctionnement, en attendant qu'elle soit abandonnée au profit d'une meilleure car comme le souligne Popper (1969) " la vérité ne parle pas". L'approche scientifique est une croyance, comme une autre, en certains modèles théoriques. Il faudrait être imprudent pour croire que notre esprit, notre "pouvoir de résolution" de l'univers n'est pas associé à des outils de rationalisation.

Les mécanismes d'action d'une variable physique sur une variable biologique ne sont pas simples. L'étude des systèmes écologiques complexes, c'est à dire de ceux où il existe des interactions dynamiques entre les différentes composantes, peut être perçue analytiquement ou de façon empirique. Un paradoxe subsiste. Si la compréhension passe par l'analyse structurale (ou approche analytique) dans laquelle on s'attache à démonter les mécanismes du système, l'esprit est alors satisfait car il peut associer à la "réalité biologique" un modèle "compréhensif". La démarche présente cependant un caractère réductionniste, de plus en l'état actuel de nos connaissances, il est difficile pour l'étude des relations climat-pêche de calibrer ce type de modèles. Les données disponibles sont des données climatiques assez grossières (données de températures, de salinité, de vent...) et les données concernant les stocks sont essentiellement des données de pêche (effort de pêche, prise par unité d'effort). Une autre forme de modélisation peut être faite en abordant le fonctionnement du système de façon globale, c'est à dire en ne considérant que sa réponse pour un signal d'entrée et en ne démontant pas la mécanique interne du système. Si la calibration des paramètres est relativement aisée pour ce type de modèle, en substance, leur interprétation demeure spéculative. La démarche est à caractère holistique. De plus, il n'est pas possible de prévoir le comportement du système en dehors des limites de l'étude puisqu'on ne sait pas comment agissent les facteurs clés.

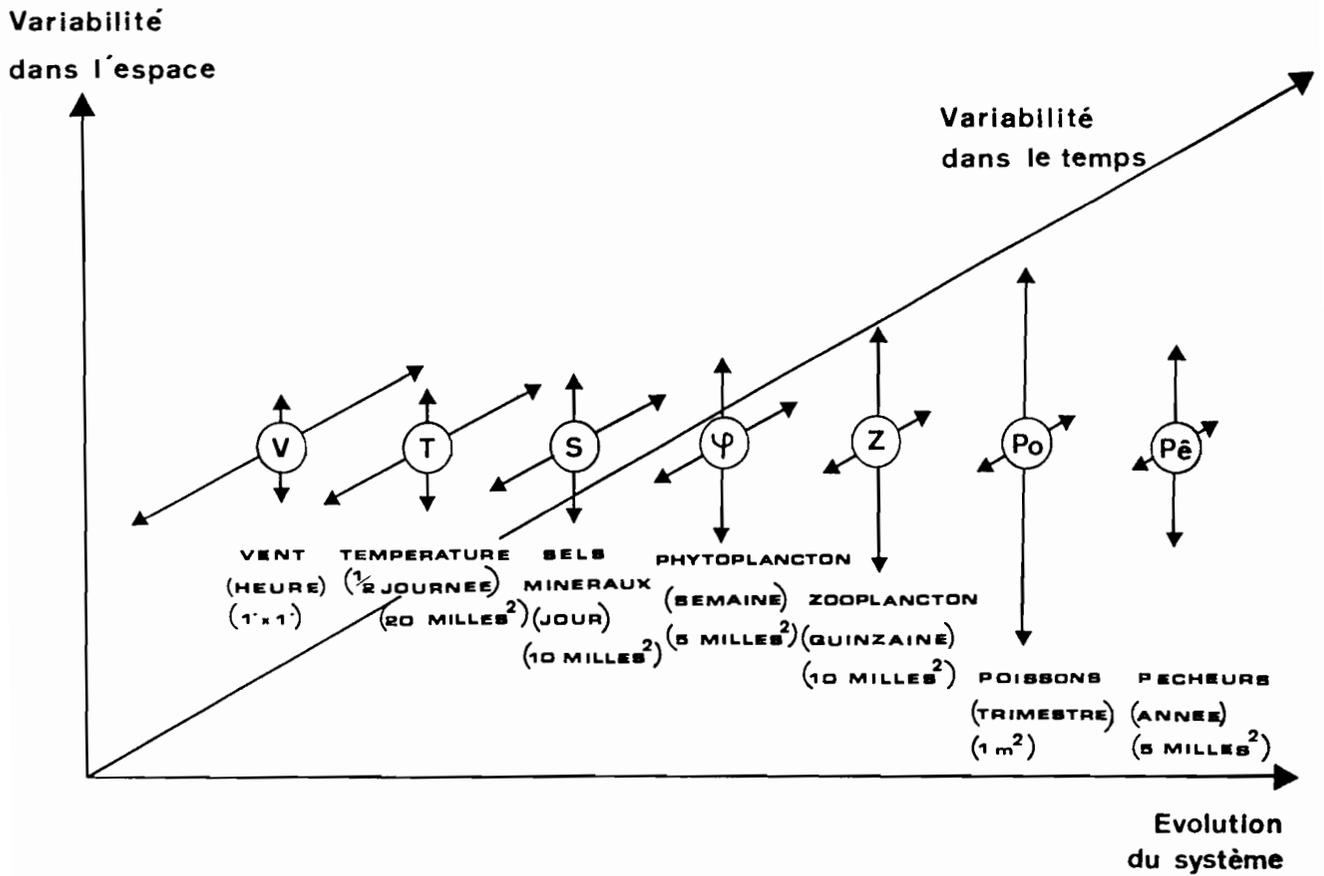


Fig. 2: Schématisation de la variabilité des différents maillons d'un système de production dans une région d'upwelling côtier (d'après Fréon, 1986).

Ces modélisations malgré leurs limitations restent intéressantes pour diverses raisons:

- elles n'analysent pas les propriétés d'un système à partir des propriétés de ces composantes; elles peuvent intégrer ainsi la diversité et la complexité des interactions entre les éléments du système;

- Les études comparatives de mêmes espèces vivant dans des écosystèmes semblables peuvent procurer une plus grande confiance dans les résultats obtenus;

- l'interprétation biologique et écologique faite a posteriori de ces modèles permettent de les valider et d'orienter les recherches;

- le faible coût de mise en oeuvre qu'elles nécessitent.

Ces approches empiriques sont par conséquent complémentaires et souvent préalables aux approches analytiques ou expérimentales et elles répondent, semble-t-il, mieux aux préoccupations théoriques que nous avons soulevées précédemment.

Les trois échelles temporelles de perception:

Lorsque l'on veut modéliser la dynamique d'un écosystème d'upwelling côtier, la difficulté est de choisir les variables les plus représentatives d'un phénomène donné et d'estimer correctement leurs fluctuations. La démarche initiale consiste donc à identifier les variables susceptibles d'avoir un rôle significatif sur les mécanismes mis en jeu pour une échelle de temps et d'espace. Les variables connues pour jouer un rôle déterminant ne sont pas mesurées directement dans le milieu. Il peut s'agir par exemple de caractériser un niveau d'enrichissement trophique du milieu: les mesures physiques et biologiques nécessaires à une telle estimation ne sont pas, la plupart du temps, réalisées car difficiles et coûteuses. On utilise donc des variables plus faciles à mesurer et possédant un certain degré de liaison avec le processus étudié. ces variables auxiliaires permettent d'appréhender avec plus ou moins de légitimité le fonctionnement du système.

Lorsque l'on progresse dans un système pélagique, les principales variables couramment mesurées sont successivement: la vitesse (et la direction des vents), la température de l'eau, les teneurs en sels minéraux, le phytoplancton, le zooplancton et les poissons pélagiques. Au cours de l'évolution de l'écosystème, la variabilité dans l'espace des différents maillons va en augmentant, tandis que la variabilité dans le temps (pour une région donnée) va en diminuant (Fréon, 1986, fig.2).

Il est nécessaire d'avoir ce schéma en tête lorsque l'on veut relier la variabilité biologique à une variabilité environnementale. Une difficulté supplémentaire intervient dans l'analyse comparée des processus physiques et biologiques: quelle est la strate spatio-temporelle des variables physiques qu'il faut prendre en compte pour caractériser la variabilité biologique observée ?. Il n'y a vraisemblablement pas de réponses satisfaisantes à cette question et ce n'est qu'une bonne connaissance des processus mis en jeu qui peut amener à considérer certaines solutions. Les échelles spatio-temporelles des processus physique et biologique peuvent être différentes: certains mécanismes physiques à court terme peuvent ainsi avoir une incidence sur les fluctuations des stocks à moyen terme. Trois strates temporelles qui correspondent à des problématiques différentes de la dynamique des stocks seront étudiées :

- le court terme: l'échelle de temps est alors de l'ordre de la semaine ou de la quinzaine. De quelle manière les fluctuations de disponibilité du poisson sont-elles reliées avec les fluctuations climatiques ?

- le moyen terme: l'échelle de temps est annuelle. Les fluctuations interannuelles de l'environnement ont-elles un impact sur les variations d'abondance des stocks?

- le long terme: L'échelle de temps est alors bien supérieure à la durée de vie de l'espèce, plusieurs décennies voire le siècle. Les modifications de l'abondance des stocks sur le long terme sont-elles le reflet de ce qui se passe sur le moyen terme ?

Le temps, fil conducteur de cette étude, permet d'aborder la dynamique des stocks en relation avec la variabilité environnementale à trois niveaux de perception suivant les trois strates temporelles précédemment définies. Ainsi le premier paragraphe est consacré à l'étude du court terme, le second à l'étude du moyen terme et le troisième au long terme. Sept publications, déjà éditées ou en cours d'édition constituent les différents paragraphes et proposent une approche modélisatrice des relations entre la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers et les fluctuations climatiques. Ces approches modélisatrices permettent, dans une certaine mesure, d'intégrer les concepts de base précédemment développés (approches en terme de processus, discontinuité et non linéarité des relations, suboptimalité) et de dégager l'action de certaines composantes environnementales sur la dynamique des populations. Certaines méthodes statistiques ou modélisatrices sont ainsi proposées pour aborder ces

problèmes. Les trois paragraphes qui constituent ce document s'articulent de la façon suivante :

1. Le paragraphe sur le court terme est constitué de deux publications :

- Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivoirian pelagic species and associated environmental conditions (publié au Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Vol 44 (2). p 408-421. 1987.

- Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species, *Sardinella maderensis*, off the Ivory Coast. (Accepté au Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, publications prévue courant 1989).

Ces deux articles analysent des séries temporelles des prises par unité d'effort (indices reflétant la disponibilité locale) des poissons pélagiques côtiers de Côte d'Ivoire capturés par la flottille des senneurs d'Abidjan. Le problème abordé dans ce paragraphe est de savoir s'il existe une relation entre la disponibilité et certains facteurs environnementaux, tels les températures de surface ou la salinité qui sont les seules données disponibles sur une si longue période. En d'autres termes nous nous interrogeons sur la réalité et la nature des liens pouvant exister entre des séries temporelles issues de statistiques de pêche et des séries environnementales. Ces liens éventuels sont abordés en utilisant l'analyse multivariée des séries temporelles et les transformations optimales dans les régressions multiples. Ces méthodes statistiques permettent d'aborder la dynamique des stocks en terme de processus (en introduisant le temps dans la modélisation) et de préciser la nature non linéaire et discontinue des interactions à court terme. Dans le premier article nous analysons les fluctuations de disponibilité des espèces pélagiques devant la Côte d'Ivoire, l'aspect temporel est abordé. Dans le second article la dynamique spatio-temporelle de *Sardinella maderensis*, principale espèce capturée en Côte d'Ivoire est étudiée en divisant le plateau continental ivoirien en différents secteurs de pêche. Ces approches empiriques sont discutées et les résultats sont commentés d'un point de vue biologique en reprenant les connaissances déjà acquises sur ces stocks ou sur la dynamique du plancton, nourriture de ces espèces. A court terme le caractère descriptif et prédictif de ces modèles est envisagé et discuté.

2. Le paragraphe sur le moyen terme est constitué de deux publications :

- Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas (sous presse au Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Publication prévue au dernier trimestre 1988).

- Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire : une approche globale (publié à Oceanologica Acta, Vol. 10 (3) p. 347-357. 1987).

Le premier de ces deux articles analyse les fluctuations du recrutement annuel des espèces pélagiques côtières en relation avec la dynamique de l'upwelling en proposant un modèle théorique non linéaire où existent deux facteurs limitants au succès du recrutement : l'intensité de l'upwelling et les turbulences dues aux vents. Une méthode statistique permet d'aborder la non-linéarité dans les régressions multiples et une approche comparative des données existant pour différents écosystèmes pélagiques mondiaux permet de donner une certaine validité et de calibrer le modèle proposé. Les résultats sont ensuite discutés d'un point de vue physique et biologique.

L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux, modèles couramment utilisés en dynamique des populations marines, permet de tenir compte de l'impact des fluctuations environnementales sur l'abondance annuelle des espèces pélagiques de Côte d'Ivoire. Tel est le thème du second article. L'impact des fluctuations environnementales interannuelles sur le succès des captures peut ainsi être quantifié et discuté.

3. Le paragraphe sur le long terme est constitué de trois articles :

- Dynamique qualitative comparée de deux espèces de sardinelles des Côtes Ouest-africaines (une version abrégée est sous presse à Aquatic Living Resources, publication prévue fin 1988).

- Pressions sélectives et nouveautés évolutives: une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long terme des poissons pélagiques côtiers.

- Natural selection and catastrophe-type regulation in pelagic fish stocks. (Une version abrégée de ces deux derniers articles est publiée dans Canadian Journal of

Fisheries and Aquatic Sciences dans la rubrique "Perspectives". Vol. 45 (6). 1988).

Le premier article est consacré à la compréhension des stratégies démographiques de deux espèces de sardinelles. La caractérisation de ces stratégies peut amener à mieux comprendre certains aspects des fluctuations quantitatives des stocks. Cette approche qualitative et comparative est en effet développée afin de mieux saisir pourquoi certains stocks d'espèces voisines peuvent réagir de façon différente à des perturbations environnementales semblables.

Les deux derniers articles sont beaucoup plus spéculatifs. Ils proposent une interprétation évolutionniste et une modélisation du phénomène d'extinction temporaire qui apparaît chez certains stocks pélagiques côtiers durant des périodes dépassant très largement la durée du cycle de vie des espèces. Nous proposons une interprétation qui fait appel à des considérations développées en biologie évolutive pour tenter de comprendre ces phases d'effondrement et la soudaine récupération que l'on observe pour ces stocks.

En conclusion à l'ensemble de ces articles, qui ont pour dénominateur commun la modélisation des relations entre la dynamique des stocks et les fluctuations climatiques à différentes échelles temporelles, nous discuterons de l'intérêt des différentes approches modélisatrices développées dans cette étude et de l'implication des résultats obtenus pour la compréhension et l'aménagement des pêcheries de poissons pélagiques côtiers.

Bibliographie de l'introduction

- Bakun, A. 1986. Definition of environmental variability affecting biological processes in large marine ecosystems. In K. Sherman and L. M. Alexander. Variability and management of large marine ecosystems. AAAS Selected Symposium, 99. 87-106.
- Danchin, A. 1979. Placage et modèle totalitaire. In P. Delattre et M. Tellier (eds.). Elaboration et justification des modèles: applications en biologie. Maloine, Paris. 39-56.
- 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 d'Etat Université d'Aix Marseille II.
- Holling, C.S. (ed.). 1978. Adaptive Environmental Assessment and Management. John Wiley & Sons, London.
- Hutchinson, G.E. 1965. The ecological theatre and the evolutionary play. Yale University Press, New Haven.
- Mann, K.H. 1982. Ecology of coastal waters: a systems approach. University of California Press. Studies in Ecology, vol. 8. 322p.
- Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Paris. 496p.
- 1982a. The growth of biological thought. Belknap Press of Harvard University Press. 974p.
- 1982b. Biology is not postage stamp collecting. Science, vol. 216, 14 May: 718-720.
- Meyer, J.A. 1982. Les modèles de simulation de la dynamique du plancton: nature, utilisation et limites. In R. Pourriot (ed.). Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson. 147-193.
- Peterman, R.M., W.C. Clark and C.S. Holling. 1979. The dynamics of resilience: shifting stability domains in fish and insect systems. In R.M. Anderson, B.D. Turner and L.R. Taylor (eds.). Population dynamics. Blackwell Scientific Publications. 321-341.
- Popper, K. 1969. Conjectures and refutations. Routledge and Kegan Paul.
- Potts, G.W. and R.J. Wootton. 1984. Fish reproduction: Strategies and tactics. Academic Press. 410p.
- Prigogine, I. et I. Stengers. 1979. La nouvelle alliance. Gallimard, Folio-essais: 439p.
- Thom, R. 1979. Modélisation et scientificité. In P. Delattre et M. Tellier (eds.). Elaboration et justification des modèles: applications en biologie. Maloine, Paris. 21-29.

I. LE COURT TERME :

**ANALYSE MULTIVARIEE
DES SERIES TEMPORELLES**

**1.1. FLUCTUATIONS OF A FORTNIGHTLY ABUNDANCE
INDEX OF THE IVOIRIAN COASTAL PELAGIC SPECIES
AND ASSOCIATED ENVIRONMENTAL CONDITIONS**

Fluctuations of a Fortnightly Abundance Index of the Ivoirian Coastal Pelagic Species and Associated Environmental Conditions

Roy Mendelssohn

Pacific Environmental Group, Southwest Fisheries Center, National Marine Fisheries Service, P.O. Box 831, Monterey, CA 93942, USA

and Philippe Cury

CRODT, B P 2241, Dakar, Senegal

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.

In this paper we analyze time series of catch per unit of effort (CPUE) from 1966 to 1982 of small pelagic species off the Ivory Coast using sea surface temperature (SST) collected by merchant ships. A fill-in model is used to estimate missing values of CPUE and SST in the areas in which the fishery operates. A multivariate time series model of the fortnightly data is able to explain 43% of the observed variance in CPUE from 1966 to 1982. A model estimated by using only the data from 1966 to 1980 produced reasonable forecasts of the fortnightly CPUE for 1981–82. A new approach for estimating optimal transformations of variables in the model is used to examine the form of the relationships between CPUE and its predictors. The biological interpretation of the estimated transformations is consistent with previous results on the dynamics of zooplankton in the same area.

Les auteurs analysent une série chronologique de prises par unité d'effort (PUE) de petites espèces pélagiques capturées de 1966 à 1982 au large de la Côte d'Ivoire en fonction des températures de l'eau en surface (TES) relevées par des navires marchands. Ils ont utilisé un modèle à blancs pour déterminer les valeurs manquantes des PUE et des TES pour les pêcheries exploitées. Un modèle des séries chronologiques à plusieurs variables aléatoires pour des données bimensuelles permet d'expliquer 43 % de la variance observée des PUE obtenues de 1966 à 1982. À l'aide d'un modèle généré par les données recueillies de 1966 à 1980, ils ont obtenu des prévisions acceptables des PUE bimensuelles pour 1981–82. Une nouvelle approche pour l'estimation des transformations optimales des variables du modèle est utilisée pour étudier la relation entre les PUE et leurs éléments extrapolés. L'interprétation biologique des transformations estimées est en accord avec les résultats antérieurs sur la dynamique du zooplancton dans la même région.

*Received September 13, 1985
Accepted September 30, 1986
(J8413)*

*Reçu le 13 septembre 1985
Accepté le 30 septembre 1986*

The purse-seine fishery for coastal pelagic species off the Ivory Coast annually lands around 20 000 metric tons; this makes the fishery of local socioeconomic importance. The fishery also is of scientific interest because coastal pelagic species are important worldwide and are believed to be significantly influenced by environmental factors (see for example Parrish et al. 1983). The fishery off the Ivory Coast occurs in a region with two upwelling seasons, a smaller one around January and a larger one later in the year, which are followed by periods of strong rainfall, which affects salinity levels in the environment of the fish. Understanding the fishery dynamics in this area and how the dynamics are influenced by the environment can increase our understanding of other pelagic fisheries of greater economic importance.

In this paper our primary goal is to model the relative impact of the environment on the availability of pelagic species off the Ivory Coast in Africa and the manner in which the environment affects the dynamics of catch per unit of effort (CPUE) for these species on time scales as short as 2 wk. Previous studies

suggest that the availability and abundance of these stocks are strongly influenced by the environment. Marchal (1967) and FAO (1974) presented evidence that sea surface temperature (SST) and salinity are important influences on the intrayear fluctuations in abundance of these stocks. Annual fluctuations in the abundance indices for the main Ivoirian or Ivoirian-Ghanaian stocks also have been related to changes in upwelling and rainfall (ORSTOM 1976; Binet 1982; Cury and Roy 1985). However, short-term fluctuations of these stocks never have been considered before.

Our approach to this problem is to use multivariate autoregressive moving-average (ARMA) models as described in Tiao and Box (1981) to model and forecast an index of relative abundance for the pelagic species off the Ivory Coast. We also use a new technique developed by Breiman and Friedman (1985) to analyze more closely the form of the relationship between CPUE and the relevant environmental variables. This technique allows us to examine the nonlinearities and discontinuities in the data that a priori are believed to exist but whose

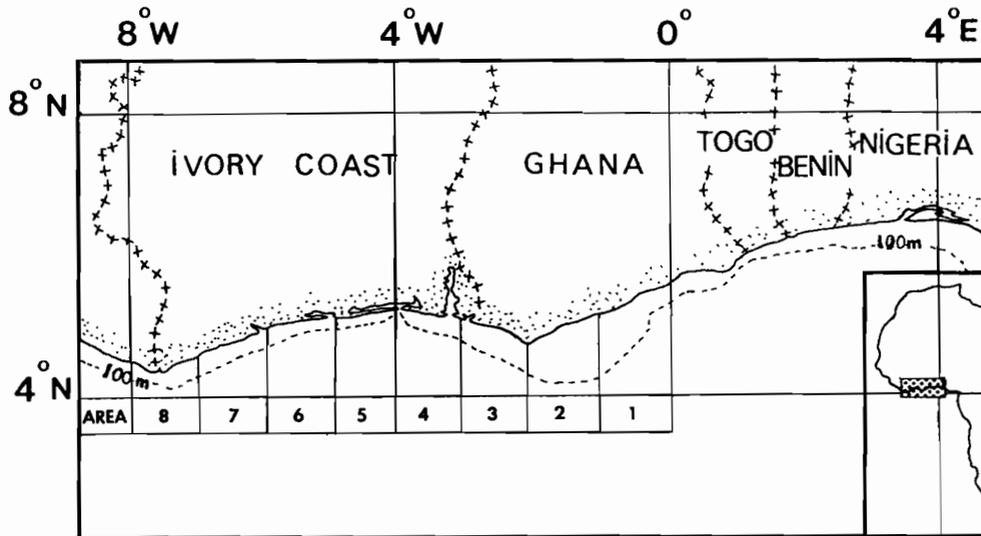


FIG. 1. Location of the areas studied off the Ivory Coast.

exact forms are not known. This should increase our theoretical understanding of how the environment affects the fish stocks as well as have important implications for modeling of fish abundance.

The ARMA class of models are stochastic rather than deterministic and have been of increasing interest in both applied and theoretical aspects of economics and engineering (among other areas). They emphasize the variation in the data and use empirically based methods to determine the proper form of the model. There have only been a few attempted applications of these techniques to fisheries problems (Boudreault et al. 1977; Saila et al. 1980; Mendelsohn 1981).

In contrast with our stochastic models, the majority of fishery management models developed over the last decades have been deterministic models concerned with estimating characteristics of the population at equilibrium (see for example Schaefer 1954; Beverton and Holt 1957; Ricker 1958; Pella and Tomlinson 1969; Fox 1970). Typically, these deterministic models operate on a yearly time scale, and in the best cases provide information related to optimal management of a fishery (such as maximum sustained yield (MSY)) and information necessary to determine policies to achieve this maximum, such as yield per recruit, age of first capture, and other characteristics of the exploited stocks.

Stochastic models of fisheries can be used for forecasting, even if only for short-term forecasts such as a fortnight or a month ahead, and remedy some of the deficiencies of deterministic models. They can be used to improve planning by fishermen and buyers, including both artisanal processors and industrial firms. Many of the exogenous changes that affect a fishery, such as price, or more to the point of this paper, the fluctuations in the physical environment, occur at time scales much shorter than a year. Such stochastic models can improve fishery management by defining the expected level of variation in a fishery and how much of the variation is due to environmental influences.

Biological Data

The fishery exploiting the pelagic species off the Ivory Coast consists mainly of purse seiners that are based in Abidjan. The fishery began in 1955 and expanded rapidly after that. De-

pendable statistics for the fishery have been available only since 1966 (FAO 1974). The fishery operates mainly over the rather wide continental shelf that exists off the Ivory Coast and Ghana. We have divided the area off the Ivory Coast and Ghana into eight zones, each 1° of longitude and extending from latitude 4°N to the coastline (Fig. 1). Areas 4–7 are the major fishing zones; catch in area 8 is typically less than 1% of the total annual catch, and the areas 1–3 off the coast of Ghana have only been exploited by the Ivoirian purse seiners at irregular intervals. The catch in these areas is dominated by *Sardinella aurita*, which is not the dominant species in the Ivoirian fishery.

During the period 1966–82, *Sardinella maderensis* was the dominant species caught in areas 4–7, comprising 54% of the total catch (Table 1; Fig. 2). *Brachydeuterus auritus* comprised 16.5% of the total catch during the same period, and various other species (Engraulidae, Scombridae, and Carangidae) comprised 14.6% of the catch. All of these species appear to be mainly Ivoirian stocks, as the catch of these species off the coast of Ghana appears to be coming from different stocks (FAO 1974). *Sardinella aurita*, which comprised 12% of the total catch, and *Scomber japonicus*, which comprised 2.4% of the total catch, appear to be shared stocks that are found off the coast of both countries (FAO 1974). *Sardinella aurita* and *S. japonicus* essentially disappeared from the catches in 1973, probably due to a combination of overfishing the previous year and due to anomalous climatic events in 1973. Binet (1982) has discussed this for *S. aurita*. The reasons for the disappearance of *S. japonicus* has not been conclusively determined. *Sardinella aurita* reappeared in 1976 and its relative abundance increased sharply off the Ivory Coast during 1981 and 1982.

The raw data consist of daily records for each boat and for each trip including the areas fished, the areas visited, and the catch. Search time was calculated for each area and fortnight using the method described in Fonteneau and Marchal (1970) and was used as a measure of fishing effort. CPUE was calculated by dividing the total catch of all species in an area during a fortnight by the corresponding search time for that area. When there was no fishing effort the CPUE was assumed to be a missing data point, as the lack of fishing does not necessarily imply the lack of fish. CPUE for the entire area was calculated as the mean of the CPUE of the four zones. CPUE thus is

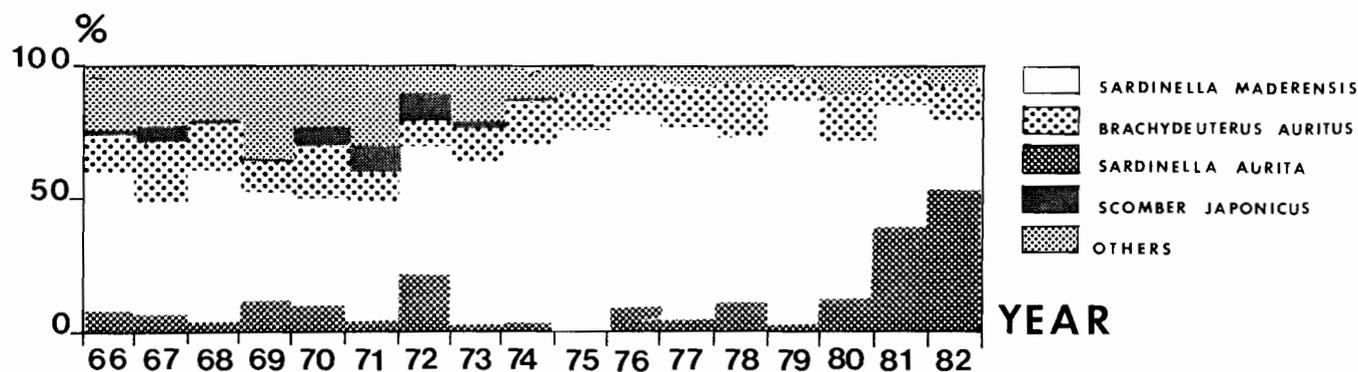


FIG. 2. Specific composition of the total catch of the Ivorian purse seiners in the main fishing areas (zones 4-7).

TABLE 1. Total catch (metric tons) per species for areas 4-7 from 1966 to 1982.

	<i>S. maderensis</i>	<i>B. auritus</i>	<i>S. aurita</i>	<i>S. japonicus</i>	Others	Total
1966	9 305	3662	1 783	262	4697	19 708
1967	8 944	6678	1 886	1405	5389	24 302
1968	12 150	5170	1 165	296	4611	23 391
1969	6 288	2745	2 301	100	5838	17 271
1970	5 794	3477	1 726	1195	3553	15 746
1971	8 629	2718	1 112	2131	5870	20 459
1972	10 742	3000	5 553	2485	2029	23 808
1973	5 368	1275	179	217	1775	8 815
1974	6 823	1850	268	61	1261	10 263
1975	7 805	1639	10	0	956	10 410
1976	10 974	2000	1 457	11	866	15 310
1977	14 898	3413	855	0	1398	20 563
1978	10 325	3568	1 892	6	923	16 716
1979	14 709	1208	439	0	912	17 268
1980	8 196	2572	1 789	0	1616	14 171
1981	9 790	2418	8 747	4	836	21 796
1982	5 108	2463	10 637	0	1608	19 815

defined in units of metric tons per day of fishing.

For CPUE to reflect the abundance of a fish that schools and whose schooling behavior changes rapidly, the measure used should reflect the number of schools present and the size and spatial distributions of both the fleet and the stock. Ignoring fishing, the boats can be viewed as taking a sample during each time period to provide an estimate of the abundance of the fish stock. From sampling theory we know that if there are too few boats out "sampling" (fishing) or if their spatial distribution is not appropriate to the target population, the estimates of abundance will be very inaccurate. Similarly, sampling needs to reflect the relative frequency of different school sizes if abundance estimates are to be accurate.

The measure of effort we use considers total search time, but does not consider either the number of boats searching or school size distribution. Thus, our measure will not always reflect abundance, particularly when there have been only a few boats out searching. More boats searching should also produce a less variable estimate of CPUE due to a more uniform coverage of the fishing area. This may explain the increased variability in the CPUE series after 1973, when the number of boats fishing decreased from 40 to fewer than 20.

Environmental Data

The environmental series considered in preliminary model identification consist of SST data collected by merchant ships

passing through the area. The SST data were obtained from the National Climate Center (U.S.), and values were checked against a long-term atlas and further verified by C. Roy of ORSTOM. Fortnightly mean values then were calculated for the SST series by area, to agree with the fishery data, and for the two coastal environmental series.

The continental shelf off the Ivory Coast is influenced by two periods of upwelling. The main upwelling season occurs from June to September and a second, smaller upwelling occurs in January and February (Morliere 1970). The physical mechanisms underlying these upwellings are summarized and discussed in Picaut (1983, 1985). One of the reasons SST was selected as an environmental series is that it should be a reasonable surrogate variable for the occurrence of upwelling in the region.

Preliminary Data Analysis

Preliminary analysis of the data is necessary for two reasons. We consider areas that have no fishing as having missing data points and there are also areas with missing environmental data; most of our techniques, however, require complete data series. Therefore we must fill in the missing data in a manner that will not distort the underlying relationships in the data.

Also, the ARMA approach to model building is empirical, using properties of the covariance structure of the data to determine the appropriate form of the model to be estimated, rather

than hypothesizing a model a priori. The form of the estimated lagged covariance matrices and generalized partial-correlation matrices are used to make initial estimates of the appropriate lags and variables to be included in the model.

The first step in the preliminary analysis is to fill in the missing data by area. Areas 4–7 have roughly 4% of the CPUE data missing. Also, during the years 1969 and 1982 there was a large gap in the SST data in all the areas. The CPUE data were filled in using an algorithm by Shumway and Stoffer (1982), used successfully in a related analysis by Mendelsohn and Roy (1986). The algorithm is described in the Appendix.

The basic idea of the algorithm is to iteratively fit a lagged model to the completed series and then to calculate minimum mean-square estimates of the missing data given the new parameter estimates. The algorithm has good statistical properties (see Shumway and Stoffer 1982), particularly in terms of preserving the covariance structure of the observed series. Other more obvious methods do not share this property. Also, the algorithm includes observation error in calculating both the parameter estimates and the smoothed estimates of the missing data.

The algorithm calculates smoothed values rather than predicted values of the missing data. Predicted values use only information previous (or perhaps contemporaneous) to the missing data point to estimate the fill-in. Smoothed values use all the information available consistent with the model. Thus, for an AR(2) model, the filled in value is calculated from a forward model using data from the last two periods, from a backward data using the next two periods of data, and from a regression-like model using contemporaneous innovation series.

The fill-in model for CPUE uses the observed data from each area and the model form to fill in any missing point. While this may cause some bias in our later analysis, it is a conservative procedure for several reasons. First, as one of our main interests is the role of the environment in the population dynamics, any bias introduced should be to lessen the importance of the environment as a predictor and to increase the importance of lagged values of CPUE as predictors. Also, we use average CPUE (across areas) in our final model. Thus most of the filled in values are averaged with real values from other areas, lessening the impact on the data of any of the filled in values. With only 4% of the data missing, a filled in data point would have to have significant leverage to greatly influence the final model.

The SST data were filled in using both the Shumway and Stoffer algorithm and the estimated seasonal cycle. The iterative algorithm produced data values for the missing blocks in 1969 and 1982 that did not appear reasonable; however, the spectra produced by this procedure were very consistent with those calculated from complete subseries of the SST data. Parameter estimates depend on the covariances of the data, so that the bad data values may not be important. Using the estimated seasonal cycle can produce its own distortions, as the missing year may have been very unlike the normal year. This can greatly emphasize the seasonal frequency in the data while lessening other frequencies that might be of importance in determining the appropriate model.

Fortunately, our results were almost identical for each method of filling in the SST data. Preliminary reviewers of our results felt more comfortable with using the estimated seasonal cycle; therefore, in what follows, the SST data have been completed using the estimated seasonal cycle.

The smoothed values for CPUE by area (Fig. 3) appear to be quite reasonable. None of the estimated values appear as particular outliers, which reinforces our belief that this should produce little bias in our final calculations.

We do not use effort at time t (i.e. no lag) as a predictor because this would introduce a large bias and a high degree of spurious correlation into the analysis. This point is shown mathematically in Eberhardt (1970); Mendelsohn (1981) gives other references that examine the degree of spurious correlation introduced.

An intuitive explanation of the source of this spurious correlation can be seen by considering $\log(\text{CPUE})$ which equals $\log(\text{catch}) - \log(\text{effort})$. If this is regressed against a function of effort, then effort is clearly on both sides of the equation. If the coefficient of variation (CV) of catch is small compared with that of effort, then catch can be viewed as a constant, and we would be regressing a function of effort (the logarithm of effort) against another function of effort, so that some degree of fit is assured. Simulations in the references suggest that the r^2 value can be inflated by as much as 0.4–0.6 depending on the relative values of the CV of catch compared with the CV of effort.

The accuracy of the completed time series of CPUE and SST (Fig. 3 and 4) can be assessed in several ways: by comparing smoothed values with observed values when both exist; and by comparing smoothed values with observed values in other series where the data exist to check that the smoothed value is consistent. For the CPUE series, which are relatively complete, the smoothed values can be seen to be very close to the observed values, even at large peaks in CPUE, such as in area 4 during 1976 (Fig. 3a).

The parameter estimates produced by the AR(2) fill-in model for CPUE (Table 2) are of interest by themselves, as they appear to agree with and clarify previous work on migration in the stocks. The interpretation of the model for CPUE will be discussed in detail in a companion paper on the spatiotemporal dynamics of the fish. In what follows, we restrict our attention to CPUE and SST averaged over all of the areas.

Model Identification and Estimation

We model the temporal dynamics of CPUE and its possible relationships with SST by using for the most part the ARMA approach described in Tiao and Box (1981) and implemented in the computer program WMTS-1 (Tiao et al. 1980). At times, a method due to Akaike et al. (1979) for subset multivariate autoregression identification was also used to help select the appropriate lags and the parameters to be included in the model at those lags.

For several reasons, we analyze the natural logarithm of CPUE (actually of $\text{CPUE} + 0.05$ so that zero values are well defined) rather than analysing CPUE itself. First, CPUE is a ratio of two separate series, and ratios rarely are linear or gaussian in distribution. Taking logarithms of the data produces a new series that is the difference of the logarithms of the two original series, which should have better statistical properties. Second, inspection of the raw data (Fig. 4a) suggests that the variance of the series changes with the level of the CPUE series. A range–mean plot (Jenkins 1979, p. 96) of the CPUE data was calculated. This is found by dividing the series into a number of subseries (in this case years), calculating the range and mean of each subseries, and plotting the range versus the mean. This plot showed that a transformation such as a log

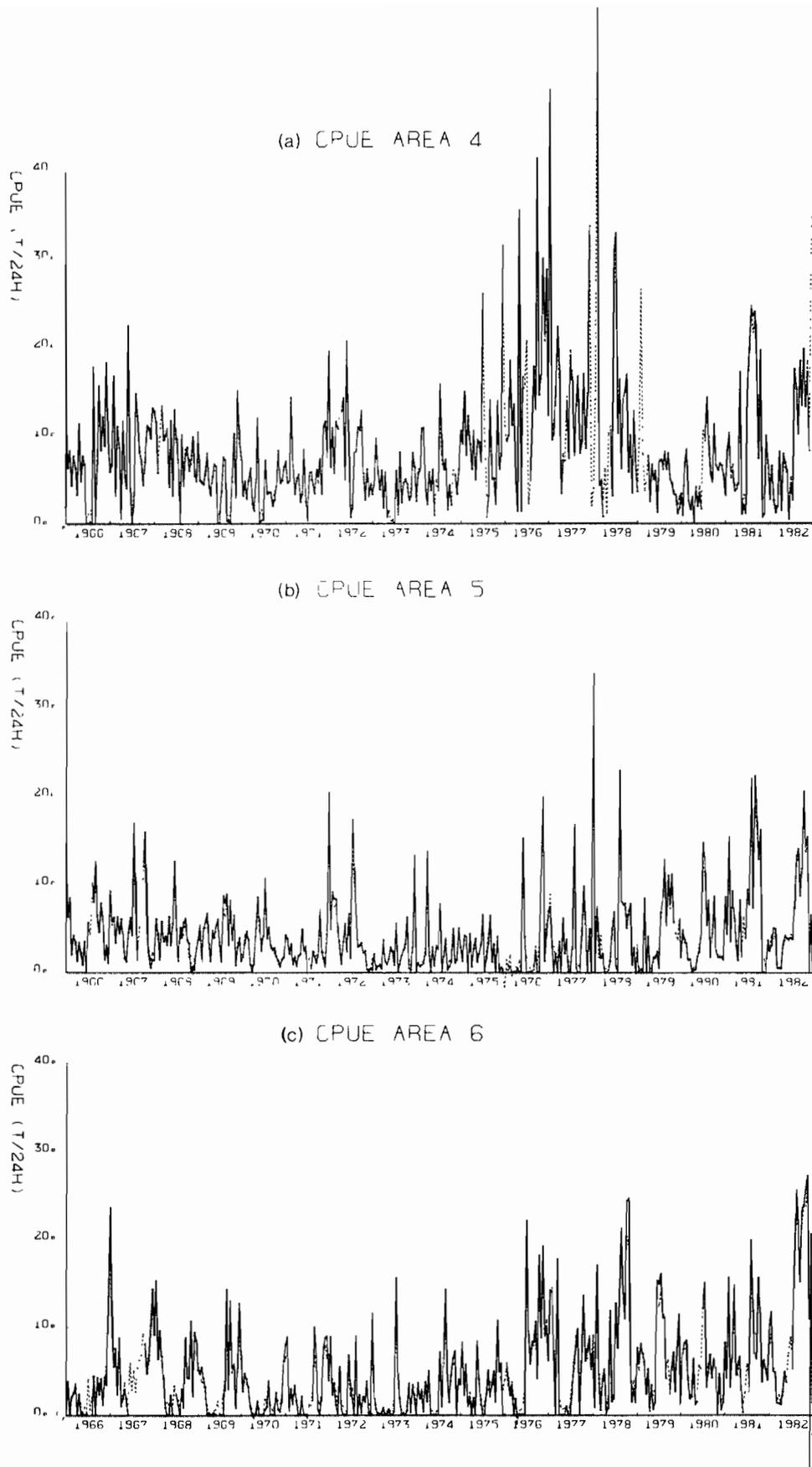


FIG. 3. Time series of CPUE (all species) for (a-d) areas 4-7 and (e) all areas combined. Solid lines = observed; broken lines = smoothed. (Fig. 3 concluded next page)

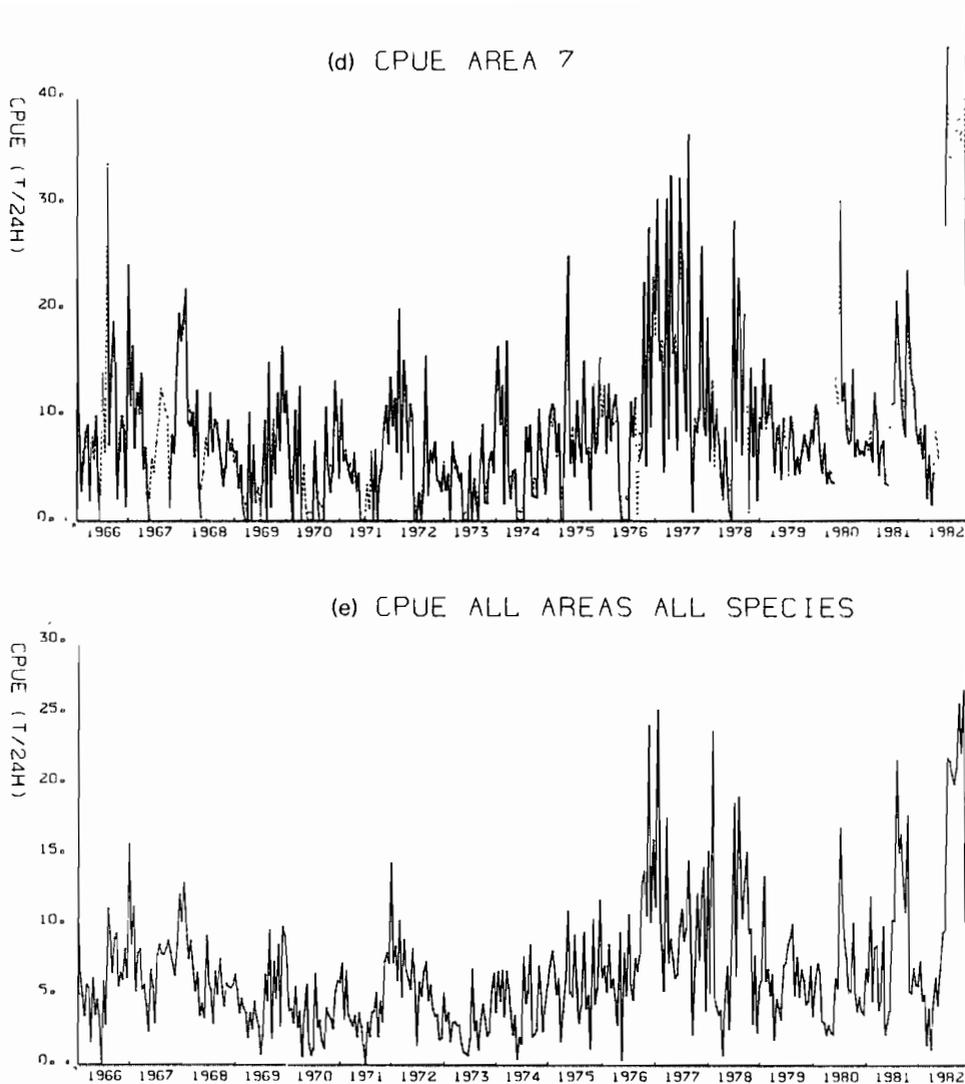


FIG. 3. (Concluded)

transform or a negative square root transformation was needed. Third, there are theoretical reasons for believing that a log scale is more appropriate for modeling the interaction of CPUE with SST. On the untransformed scale, a 1° change in SST would have to make the same absolute change in CPUE at very low levels of CPUE as with very high levels of CPUE. When $\ln(\text{CPUE} + 0.05)$ is used, a 1° change in SST produces a percentage change in the level of CPUE rather than an absolute change. Thus, at much smaller levels of CPUE, smaller absolute changes in the level will be observed. In the next section, we will examine in more detail the proper scales for each of the variables in our model and the form of the interactions between the different variables.

The first step of the analysis is to identify the appropriate lags to be included in the model and whether an AR, MA, or ARMA model is more appropriate. This is done by examining the cross-correlation matrices and by calculating the general partial-correlation matrices (see Tiao and Box 1981 for details). The CPUE autocorrelation function (not shown) has significant lags up to 8 fortnights, and again around 24 fortnights (1 yr), although the pattern is not that of a seasonal cycle in the data. (A seasonal cycle is reflected in a sinusoidal autocorrelation function. The autocorrelation function of SST is

sinusoidal, reflecting a seasonal cycle, while CPUE only has a peak at a lag of 24 fortnights. To call this a "cycle" would be equivalent to saying a peak at lag 1 shows a one-fortnight cycle.) The pattern in lags 1–8 suggests significant values at lags 1, 2, and 4 and possibly at lag 6. This is because autoregressive terms decay exponentially. Thus, if there is a significant autocorrelation at lag 1, then lag 2 will have an autocorrelation of that value squared, even if there is no lag 2 effect. Similarly, if there is a lag 2 term, then lag 4 will have that value squared even if there is no lag 4 effect. Thus, we look for the autocorrelations that stand out from the exponential decay of the previous significant lags.

The cross-correlation function (not shown) shows a significant peak and exponential decline with SST lagged 17 fortnights and significant cross-correlations with SST lagged until about 8–10 fortnights. The generalized partial-correlations (Table 3) exhibit "spiked" behavior consistent with an AR-type model at the lags suggested by the cross-correlation matrices.

An exact maximum likelihood algorithm was used to estimate the parameters of this model, which also included parameters modeling the SST series. This last step is important so that the final vector residual series are as close as possible to independent multivariate gaussian variables. Otherwise, the esti-

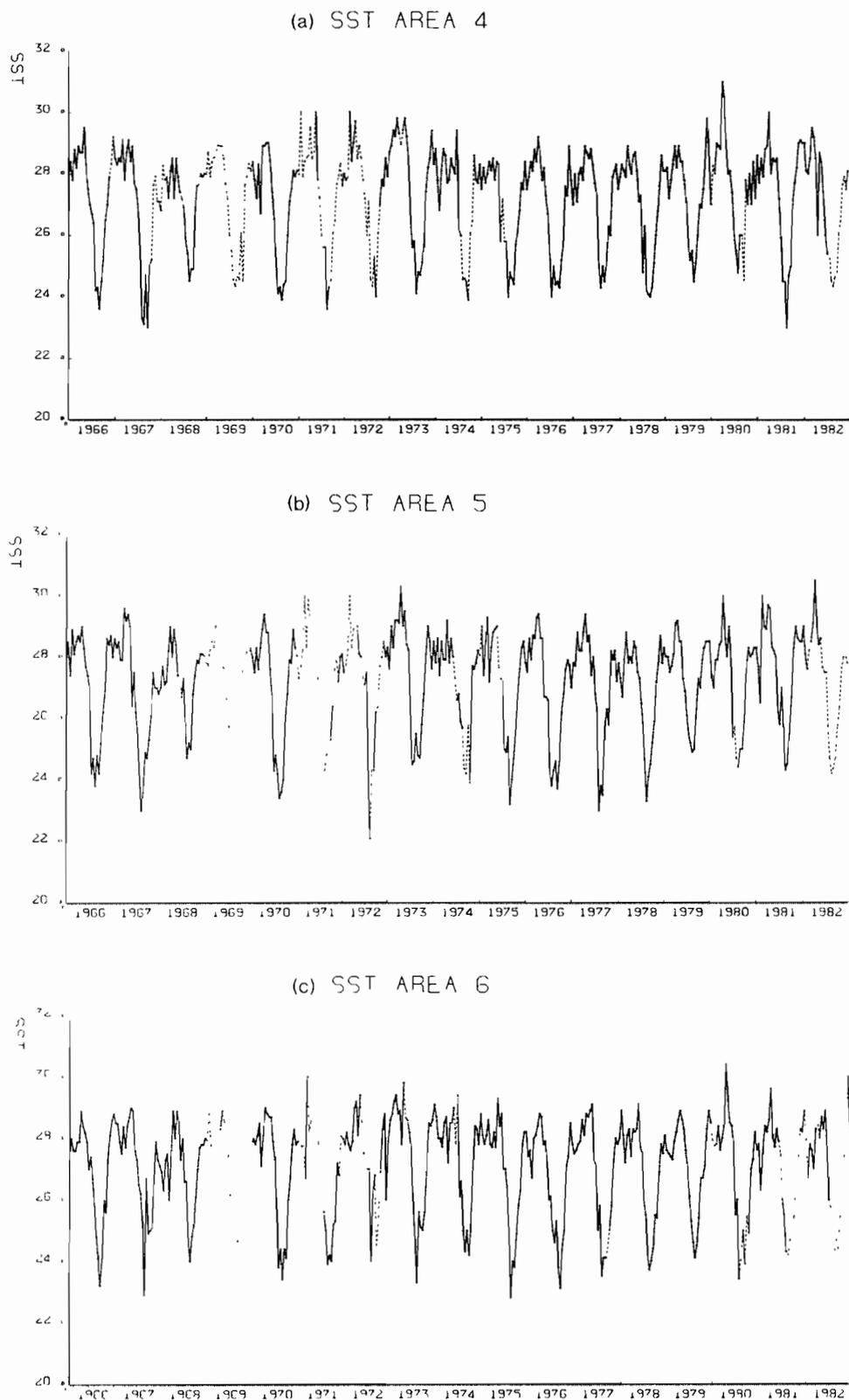


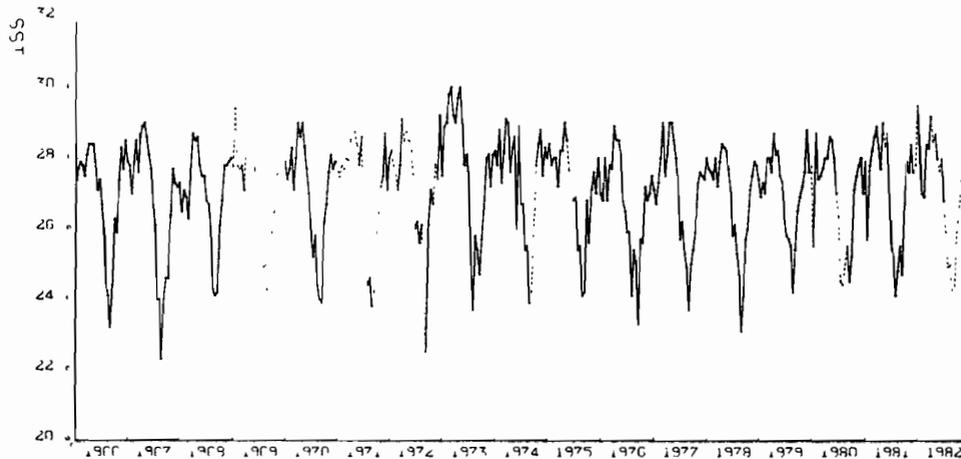
FIG. 4. Time series of SST for (a-d) areas 4-7 and (e) average of all areas. Solid lines = observed; broken lines = smoothed. (Fig. 4 concluded next page)

mates can be biased. The relationships between CPUE and SST at lags 6 and 7 were found to be nonsignificant. They were discarded from the model, and the remaining parameters were reestimated.

The final parameter estimates and their standard errors

(Table 4a) were tested for adequacy by several methods. The residual cross-correlation matrices do not suggest a lack of fit (Table 5). The residual series (not shown) have a zero mean and otherwise do not suggest a lack of fit to the data. The normalized residuals for CPUE (not shown) are nearly gaus-

(d) SST AREA 7



(e) SST ALL AREAS

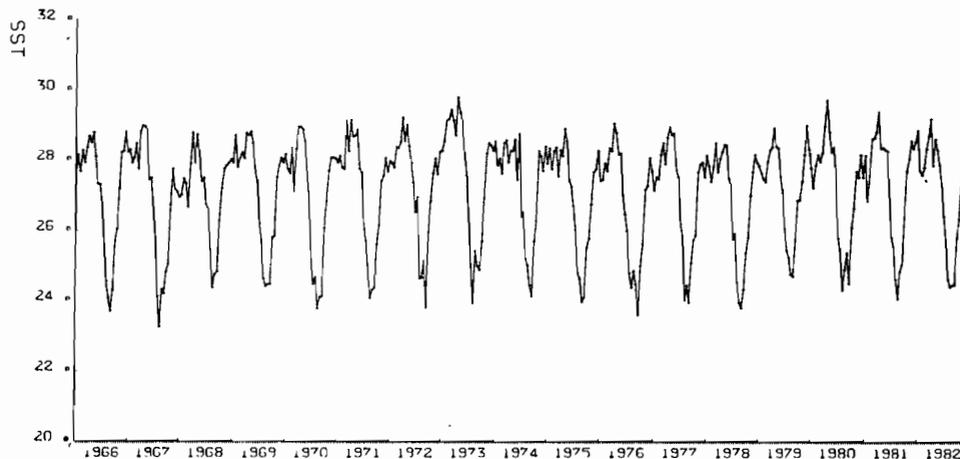


FIG. 4. (Concluded)

TABLE 2. Values of coefficients of the fill-in models for CPUE time series ($t - 1, t - 2$) in areas 4-7.

	Area 3		Area 4		Area 5		Area 6		Area 7		Area 8	
	$t - 1$	$t - 2$										
Area 4	0.11	0.02	0.24	0.20	0.20	0.10	-0.51	0.34	0.22	0.06	0.11	-0.05
Area 5	0.01	-0.02	-0.07	0.19	0.40	0.09	0.02	0.07	-0.04	-0.14	-0.01	-0.11
Area 6	0.07	-0.03	0.08	-0.01	0.04	-0.01	-0.38	0.18	-0.02	0.10	0.17	-0.14
Area 7	-0.01	-0.16	0.08	0.09	0.09	-0.05	-0.04	0.44	0.31	0.53	-0.10	-0.13

TABLE 3. Significance (5%) of partial autoregression coefficients by lag for time series of CPUE and SST.

	Lag									
	24	17	1	2	3	4	5	6	7	8
LNCPUE	+		+	+		+				
SST	-	+	-	+				-	-	

sian, with a mean of zero and a median close to zero. The distribution of the normalized residuals is fairly symmetric also. There are two noticeable outliers, each with a normalized value greater than 4. These two points account for almost 10% of the residual variance. Both are from fortnights when there

was only one boat searching, and from the data it is quite clear that in each instance the boat was just passing through the area to fish in another area. This is consistent with our previous discussion of problems with the measure of effort used.

The model was also estimated using the fill-ins for SST produced by the Shumway and Stoffer algorithm (Table 4b). There is essentially no difference, giving us some confidence that our model is robust to the method of completing the data series. Both models were reestimated for the years 1966-82. In 1981 and 1982, there was a sharp increase in the level of CPUE, and also a change in the species composition, with an increasing amount of *S. aurita* in the catch. Even with these changes, there is essentially no change in the parameter values. Thus the estimated model appears to be robust to additional

years of data, even to data that are seemingly different from the previous years.

The estimated model for CPUE from the years 1966–82 is

$$\begin{aligned} \text{LNCPUE}(t) = & 0.248 \cdot \text{LNCPUE}(t-1) \\ & + 0.254 \cdot \text{LNCPUE}(t-2) \\ & + 0.162 \cdot \text{LNCPUE}(t-4) \\ & + 0.143 \cdot \text{LNCPUE}(t-24) \\ & - 0.143 \cdot \text{SST}(t-1) \\ & + 0.112 \cdot \text{SST}(t-2) \\ & + 0.044 \cdot \text{SST}(t-17) \end{aligned}$$

where $\text{LNCPUE}(t) = \text{LN}(\text{CPUE}(t) + 0.05)$ and t references the time period in fortnights. The model explains 43% of the observed variance in the data. Without the two outliers, the model explains almost 55% of the observed variance. Observed and one-step-ahead predicted values of CPUE transformed back to the original scale (Fig. 5) show that the predicted values are close to the observed values except at the large peaks in CPUE. Also, the predicted values are generally better before 1973 than after, which may be due to the problems in effort mentioned earlier. The model also frequently predicts the beginning and end of the fishing season (see for example 1968, 1974, 1979, and 1981).

A scatterplot of the observed CPUE versus the predicted CPUE (not shown) shows a trend to underpredict at high levels of CPUE, particularly at values greater than 12 tons per day. In the next section we will discuss some reasons for this observation.

Interpretation of the Model and Examination of the Form of the Relationship between CPUE and its Predictors

An empirically derived model is more satisfying if it has an interesting biological interpretation which is consistent with or combines previous observations on the fishery. The model estimated in the last section has such an interpretation. All else being equal, CPUE will show some persistence on its own; at low levels it will tend to remain low and higher levels will exponentially decline at a reasonable rate. If a "kick" comes that pushes CPUE up to a higher level, then the results of this "kick" will be felt for a few time periods to come. This may be due to schooling behavior. Conditions favorable for the formation of large schools tend to persist so that the schools themselves are available to the fishery for an extended period.

From the model estimates, what appears to provide the needed "kick" is a drop in SST from two fortnights ago to one fortnight ago. The sharper the drop in temperature and the longer the duration of the drop, the greater the effect on CPUE. If SST was relatively warm two fortnights ago and relatively warm one fortnight ago, there will not be much change in CPUE. Similarly, if SST was relatively cold two fortnights ago and relatively cold one fortnight ago, again there will not be much change. Once the increase is started, it will be maintained for a while by the persistence of CPUE noted above. Thus, it is not colder or warmer waters per se that are conducive to high levels of CPUE, but rather a long and sharp drop in temperature. This is of course the behavior of SST at the onset of the upwelling seasons. The model suggests that the beginnings and endings of fishing seasons should be related to upwelling and the success of the fishing season related to whether the

TABLE 4. Final estimates and estimated standard error of the parameters from time series analysis from 1966 to 1982 and 1966 to 1980 using the (a) seasonal cycle and (b) iterative algorithm to fill-in SST series.

Parameter	1966–82		1966–80	
	Estimate	SE	Estimate	SE
<i>(a) Seasonal cycle</i>				
Lag 1 LNCPUE	+0.258	0.047	+0.224	0.051
SST	-0.143	0.039	-0.122	0.043
Lag 2 LNCPUE	+0.254	0.051	+0.223	0.054
SST	+0.112	0.038	+0.090	0.042
Lag 4 LNCPUE	+0.162	0.048	+0.171	0.051
SST	—	—	—	—
Lag 17 LNCPUE	—	—	—	—
SST	+0.029	0.013	+0.045	0.013
Lag 24 LNCPUE	+0.144	0.042	+0.131	0.044
SST	—	—	—	—
<i>(b) Iterative algorithm</i>				
Lag 1 LNCPUE	+0.261	0.047	+0.234	0.051
SST	-0.141	0.043	-0.117	0.046
Lag 2 LNCPUE	+0.257	0.051	+0.227	0.054
SST	+0.114	0.042	+0.089	0.045
Lag 4 LNCPUE	+0.159	0.048	+0.169	0.051
SST	—	—	—	—
Lag 17 LNCPUE	—	—	—	—
SST	+0.038	0.013	+0.042	0.014
Lag 24 LNCPUE	+0.148	0.042	+0.130	0.045
SST	—	—	—	—

season had strong or weak upwelling. Binet (1976) has presented results that show a correlation between a drop in SST and an increase in zooplankton biomass a fortnight later. Binet (1983) also has suggested that the colder waters tend to increase the aggregation of the zooplankton at the surface, and hence presumably to aggregate the fish as well. It is during the upwelling seasons with the onset of colder waters that we find higher levels of CPUE (Fig. 4e). As the fish species in our model feed on zooplankton (Dia 1972), this explanation of the physical mechanism underlying the model would appear to be consistent with independent biological observations.

E. Marchal (Antenne ORSTOM, Centre Oceanologique de Bretagne, Brest, pers. comm.) has suggested that CPUE lagged on itself at periods of 2, 4, 6, and 8 arises from the affect of the lunar cycle on these species noted in Marchal (1967). He also suggested that the residual correlation at lag 35 is approximately the correct lag at which the lunar and solar fortnights would be in phase. Thus, some of the long-term (four fortnights) persistence in CPUE may be due to this lunar effect.

So far we have restricted ourselves to linear models, with only a minor transformation in the CPUE data. There are a priori reasons to believe that the relationships between CPUE with itself lagged in time and between CPUE with SST at the various lags are nonlinear and that there may be possibly nonlinear transformations of the data that would improve the fit of the model while still maintaining an additive model which has better statistical properties. Plots of LNCPUE at time t versus SST at time t and $t-1$ (not shown) suggest a discontinuity or threshold in the relationship around approximately 27°C. These plots do not correct for the effect of the other variables in the model.

TABLE 5. Residual cross-correlations from lag 1 to 36 (“+” denotes a significant value and “-” a nonsignificant value at 5%).

Lag	CPUE	SST
1	-	-
2	-	-
3	-	-
4	-	-
5	-	-
6	-	-
7	-	-
8	-	-
9	-	-
10	-	-
11	-	-
12	-	-
13	-	-
14	+	-
15	-	-
16	-	-
17	-	-
18	-	-
19	-	-
20	-	-
21	-	-
22	-	-
23	-	-
24	-	-
25	-	-
26	-	-
27	-	-
28	-	-
29	-	+
30	-	-
31	-	-
32	-	-
33	-	-
34	-	-
35	+	-
36	-	-

To find “good” transformations of the data, we used a technique developed by Breiman and Friedman (1985) that empirically calculates optimal transformation of the data (see Appendix for further descriptions). The results of the algorithm are a smoothed empirical transformation of each of the observed data points. The implied functional form can be found by plotting the transformed value of the variable versus the original value. The transformed values are in no particular units (unless a functional transformation can be discerned from the plot; then the transformed data would be in whatever units are implied by that particular functional transformation).

In our model, the response variable is CPUE at time t , and the predictor variables are CPUE at times $t - 1$, $t - 2$, $t - 4$, and $t - 24$ and SST at times $t - 1$, $t - 2$, and $t - 17$. The resulting transformed model explains 59% of the observed variance in the original series. It is worth emphasizing that this is not necessarily the optimal transformed model. We used the lags and parameters identified in our linear model as the correct ones. It is possible that if the correct transformations had been known a priori, then other lags of either CPUE or SST would have been found to be more important as predictors of CPUE at time t . Also, slightly different results are obtained for CPUE depending on which set of fill-ins is used for SST.

The optimal transformations for CPUE and for CPUE lagged one fortnight (not shown) range between a linear to a log transformation; the most noticeable difference from a log transformation is that the curve is less flat at high values of CPUE (>12). The results suggest that a slightly less steep transformation might have been preferable.

The transformation for CPUE lagged four fortnights (Fig. 6a) shows a sharp discontinuity in the relationship. The transformation is almost piecewise linear with a point of discontinuity around 12 tons per 24 h of search. Beyond this point, the value increases sharply. It does not seem coincidental that this is the same value at which we find our model consistently underpredicting CPUE. Our best guess is that this result has to do with schooling behavior of the fish: first that such behavior may influence our measure of effort, and hence influence CPUE (discussed earlier in the paper), and second that once either large schools are formed or perhaps many schools are formed, the fish become much easier to find so that CPUE sharply increases. Why the sharpest discontinuity should be at a lag of four fortnights is not obvious, but is clearly a topic for further study.

We would expect that the relationship between CPUE and SST would be nonlinear, probably some type of threshold function. This is because there are temperatures too high for the *Sardinella*, so an increase in SST above some given temperature will not affect CPUE significantly, and similarly there is also probably a temperature too low for the species. The transformation for SST at a lag of one fortnight (Fig. 7a) decreases linearly to 28°C, increases to 28.5°C, and then again sharply decreases. Not surprisingly, the sharpest response is between 27 and 28°C. The reason for the change in sign at 28°C is unclear, but it is clear that the linear relationship of the original model will only roughly approximate this functional form. The transformation of SST at a lag of two fortnights (Fig. 7b) displays the expected threshold effect; it linearly increases to just short of 28°C and then levels off. Further increases in SST will not affect CPUE further. Marchal (1967) studied 1 yr of data and found 23–26°C to be the optimal temperature range and reported a sharp drop in CPUE between 28 and 29°C. Our transformation clearly supports this finding and shows that it is valid for more than the single year Marchal studied.

The transformation for SST lagged 17 fortnights (Fig. 7c) is not as easily interpreted. It is highly nonlinear, almost bimodal in form. E. Marchal (pers. comm.) has suggested that the relationship with SST 17 fortnights earlier possibly may be due to the effect on an earlier life stage of the fish.

The transformations show that our simple linear models will be adequate over some of the range of the observed data, but that there are sharp discontinuities that will cause systematic bias in the predictions. These results also show that we can find additive models with all the variables transformed to a proper scale that remove most of the difficulties. The nonlinear form of the transformations do not alter on the whole the physical interpretation of our model: indeed, except for the effect of CPUE lagged four fortnights, it would seem to reinforce it. The transformation of CPUE lagged four fortnights may reflect schooling behavior and changes in school size and distribution because of the sharp nonlinearity in the transformation for values greater than 12 tons per day of searching. More accurate forecasts could probably be developed using measures of CPUE that better reflect both the spatial and size distribution of the schools and the number of boats searching.

PREDICTED CPUE

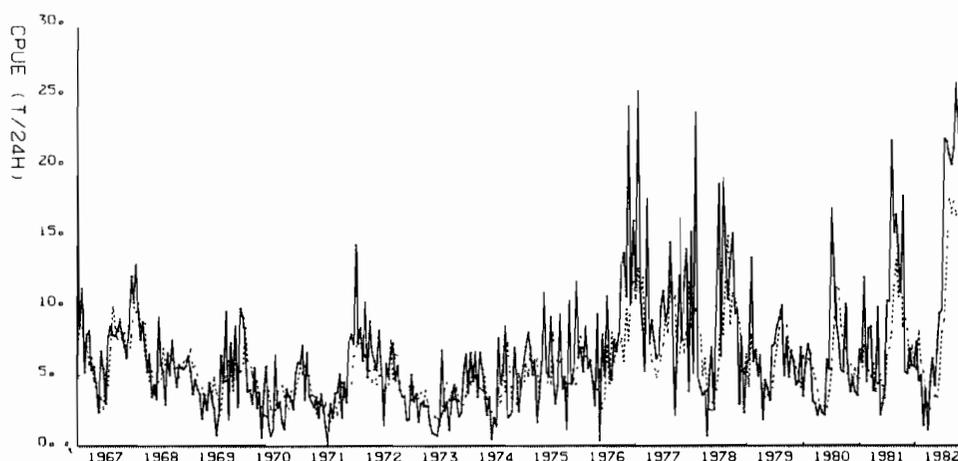


FIG. 5. Observed (solid line) versus predicted (broken line) CPUE from 1967 to 1982.

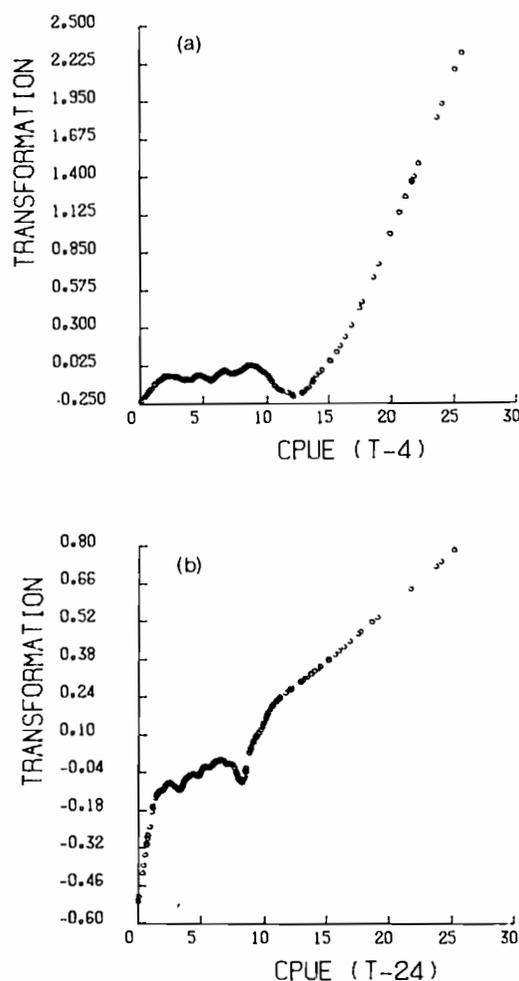


FIG. 6. Estimated optimal transformations of CPUE.

Forecasts

To test the ability of the model to forecast, the parameter values used were those estimated only from the data for the years 1966–80. The natural logarithm of CPUE was used in the forecasting model as discussed previously. The other transformations discussed in the previous section were not used in

calculating the forecasts. Making use of these transformations to improve the forecasts is an area of future research. The estimated model then was used to produce one-step-ahead forecasts for the years 1981 and 1982 with no further reestimation of the parameters. This is similar to what might have been done at the end of 1980 if real-time data had been available, that is, if at the end of each fortnight we had been able to obtain the CPUE and SST data for that fortnight in order to produce the next period's forecast. With the present data collection system, real-time data are not available. However, real-time data could be made available, as SST is now collected through a satellite network, and catch and search data could be radioed in if the fishermen were willing to cooperate. Also, the real-time forecasts can be viewed as the best we can do; any delay in obtaining the data should only worsen the quality of the forecast.

As the model forecasts $LNCPUe(t)$, we used the unbiased inverse transform (Granger and Newbold 1977, p. 307):

$$CPUE(t) = \exp\{LNCPUe(t) + 0.5 \cdot (SE)^2\}$$

where SE is the standard error of the forecast on the logarithmic scale.

The forecasts for the years 1981 and 1982 give a reasonable fit to the observed data (Fig. 8). The amplitude and duration of the seasonal fluctuations are reasonably described. In 1981, when there were real SST data, the increase in CPUE at the beginning of the main cold season was anticipated by the model's forecast. In 1982, the forecast trailed by one period and was partly brought up by the increase in CPUE itself. As noted earlier, the estimated seasonal cycle for SST was used in place of the missing data in these periods, and it is likely that the seasonal cycle did not successfully capture the onset of the upwelling season that year. The actual fishing success responded to a real decrease in temperature, while the filled in data contained no change in SST that would predict a rise in CPUE. Based on the results for 1981 and the predictions for other years where real data were available, there are justifiable reasons to believe that with the proper SST data the model would have forecasted an increase in CPUE.

The model did a reasonable job of predicting the very high peaks in CPUE in 1981 and especially in 1982. This is particularly surprising, since the catch in 1982 had a sharp increase in the percentage of *S. aurita* found in the catch. Although further testing would still be needed, it does appear that this

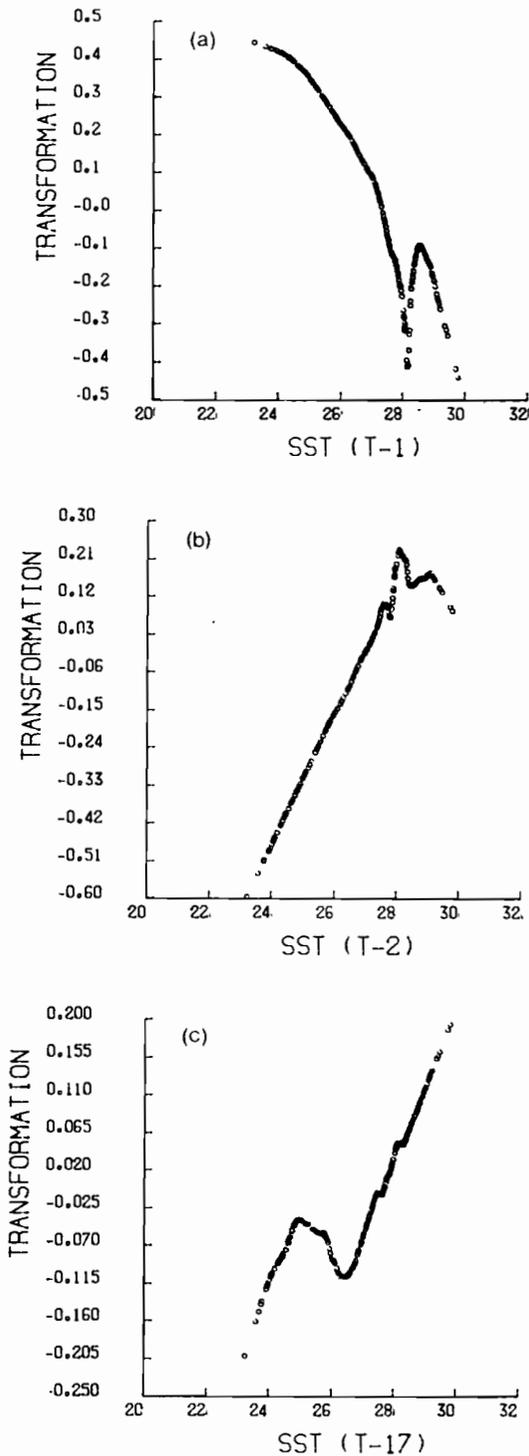


FIG. 7. Estimated optimal transformations of SST.

first-pass effort at modeling the dynamics could produce useful forecasts of the start and close of the fishing season and of the relative success in fishing that could be expected.

Discussion and Conclusions

The model estimated in this paper as well as the calculated transformations appear to provide a useful understanding of how the environment and past fishing success affect present fishing conditions. When good environmental data are available, the estimated model also provides a first-pass forecast that

may be able to predict the start and close of fishing seasons and to predict catch rates during this period.

We have chosen to model the combined CPUE over all the species. There is a trade-off in this decision. With CPUE combined over all the species, it is not possible to interpret the results in terms of the dynamics of an individual species. Different species may react in different ways to environmental events so that the combined result may not reflect either species' behavior accurately.

On the other hand, CPUE combined over all species is more reflective of the situation as viewed by the fishermen. Also, it is not clear how to partition the effort between species, so that any species-specific measure of CPUE may have more problems than a CPUE combined over species. Further, it is likely that all the species feed on similar food sources and respond to an increase in food availability in a similar fashion. If the main influence of the environment is due to its affect on food availability, then CPUE combined over all species should be a very reasonable measure.

There are several features of the data that need to be checked. Some of the data were "filled in" using a smoothing algorithm, and it is not desirable to have these data points unduly influence the analysis. Also, in 1982 there was a sharp change in species composition, with *S. aurita*, a species associated with colder waters, increasing dramatically over the other species which apparently do not have as strong a temperature preference.

The filled in data appear to have had little influence on the model estimation, but they significantly affected the model fit and especially the model forecasts. The CPUE data have relatively few missing data points, and these points are for the most part randomly scattered throughout the data set. Thus, the filled in CPUE values probably affected the analysis little. SST data are missing almost the entire year of 1969 and the last half of 1982. However, an almost identical model is estimated whether the years 1981 and 1982 are included or not and for either method of filling in the missing SST values. So the estimated model appears to be robust to these fill-ins.

The predicted and forecasted values, particularly for the end of 1982, appear to be affected by the filled in data. This is not surprising, as the model looks for a sharp change in SST to produce a sharp change in CPUE; the seasonal cycle of SST may not accurately reflect the timing of the onset of upwelling in 1982.

At a fortnightly time scale, the measure of CPUE used probably reflects the availability of the pelagic stocks more than it reflects the year-to-year abundance of the stocks. As discussed earlier, the model predicts strong persistence in CPUE, so that once fish are present they tend to remain. The "kick" to increase appears to be associated with a drop in temperature from two fortnights ago to one fortnight ago. This appears to be consistent with upwelling periods. The transformations suggest a strong linear effect between 22 and 27°C and then a dropoff between 28 and 29°C. This is consistent with a study of Marchal (1967) on a single year's data where he found that 23–26°C was the optimum temperature range. Binet (1976) has shown that increases in zooplankton abundance occur one fortnight after a drop in temperature, and the increase in zooplankton is strongest following the onset of upwelling. This is consistent with the interpretation of our model. The pelagic species probably come to the surface more and school more when there is abundant zooplankton biomass around which to aggregate.

FORECASTED CPUE

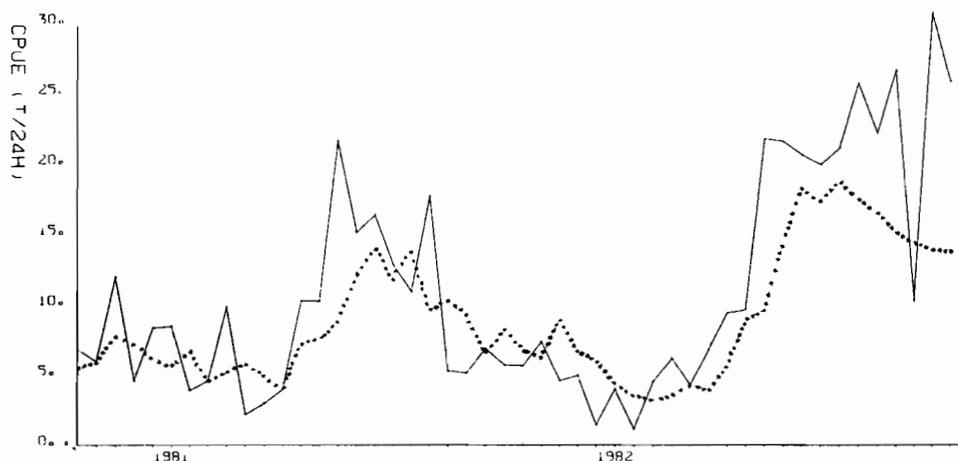


FIG. 8. Observed (solid line) and forecasted (broken line) CPUE in 1981 and 1982 per fortnight.

The CPUE of the coastal pelagic fish stocks off the Ivory Coast fluctuates greatly from one fortnight to another. Using multivariate time series methods, a model has been constructed which explains 43% of the variance in the original series and provides reasonable forecasts of future data. The estimated model has a nice biological interpretation which is consistent with past studies on these species. By finding appropriate transformations of the original series, a model can be constructed which explains almost 60% of the total variance in the CPUE series. These transformations clarify the threshold and other nonlinear effects between CPUE and the environment.

The present results suggest that, by themselves, variables such as SST or salinity are not sufficient to explain the evolution of CPUE, particularly when measured at the same time period as the catch. Moreover, there are other environmental variables such as wind or subsurface data that were not available for our study but might also be important predictors of CPUE (Bakun and Parrish (1980) presented a list of likely environmental variables). Our results suggest that the measured environmental variables act as surrogate variables for oceanographic and biological processes that create favorable conditions for the targeted fish species. Therefore, it is the dynamics of these variables between periods that are important, not a static value at any one time period. A similar result was found by Mendelsohn and Roy (1986) for tuna in the Gulf of Guinea.

Finally, although our techniques are empirical, we have shown that they lend themselves to identifying the underlying processes involved. The modeling approach also avoids the problems of just examining cross-correlations, which are not independent of cross-correlations at other lags or of auto-correlations in either series. This can lead to spurious conclusions about relationships and the lags at which they occur. We have also used a new technique for identifying the appropriate scale or form of the relationships between the different variables under consideration.

Acknowledgements

We wish to express our gratitude to the Centre de Recherche Oceanographique d'Abidjan who made this study possible. Support for one of the authors (P. Cury) was provided through a cooperative agreement between NMFS and ORSTOM during a visit to the Pacific Fisheries Environmental Group, Monterey, California. We thank

I. Barrett, A. Bakun, and J. R. Durand who made this visit possible. We are indebted to David Husby, Claude Roy, Remi Chuchla, and Denis Binet who helped us in different but complementary ways.

References

- AKAIKE, H., G. KITAGAWA, E. ARAHATA, AND F. TADA. 1979. TIMSAC-78. Computer Science Monographs No. 11. The Institute of Statistical Mathematics, Tokyo. 279 p.
- 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.
- BEVERTON, R. J. H., AND S. J. HOLT. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. U.K. Minist. Agric. Fish Food. Fish. Invest. (Ser. 2) 19: 533 p.
- BINET, D. 1976. Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pelagique au dessus du plateau ivoirien. Cah. ORSTOM Ser. Oceanogr. 14: 301-326.
1982. Influence des variations climatiques sur la pecherie des *Sardinella aurata* ivoiro-ghaneeennes: relation secheresse-surpeche. Oceanol. Acta 5: 443-452.
1983. Zooplancton des regions cotieres a upwellings saisonniers du golfe de Guinee. Cah. ORSTOM Ser. Oceanogr. 18: 357-380.
- BOUDREAU, F. R., J. NORMAND DUPONT, AND C. SYLVAIN. 1977. Modeles lineaires de prediction des débarquements de homard aux iles de la Madeleine (Golfe du Saint-Laurent). J. Fish. Res. Board Can. 34: 379-383.
- BREIMAN, L., AND J. H. FRIEDMAN. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. J. Am. Stat. Assoc. 80: 580-619.
- CURY, P., AND C. ROY. 1985. Small pelagic fish abundance and upwelling off the Ivory Coast Presented at UNESCO Symposium on vertical motions in the equatorial upper ocean and its effect upon living resources and the atmosphere, Paris, May 6-10.
- DEMPSTER, A. P., N. M. LAIRD, AND D. B. RUBIN. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. J. R. Stat. Soc. Ser. B 39: 1-38.
- DIA, A. E. K. 1972. Etude de la nutrition de certains clupeides de Cote D'Ivoire. Projet de developpement de la peche pelagique cotiere. Ministere de la production animale. R/S 11/72: 33 p.
- EBERHARDT, L. L. 1970. Correlation, regression, and density dependence. Ecology 51: 306-310.
- FAO. 1974. Rapport terminal du projet FI: DP/IVC/66/506: Etude et mise en valeur des ressources en poissons pelagiques cotiers. Conclusions et recommandations. FAO, Rome. 72 p.
- FONTENEAU, A., AND E. G. MARCHAL. 1970. Recolte, stockage et traitement des donnees statistiques relatives a la peche des sardiniiers (filet tournant) en Cote D'Ivoire. Doc. Sci. C.R.O. Abidjan. 1: 21-30.
- FOX, W. W. 1970. An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations. Trans. Am. Fish. Soc. 99: 80-88.
- GRANGER, C. W. J., AND P. NEWBOLD. 1977. Forecasting economic time series. Economic theory and mathematical economics series. Academic

- Press, New York, NY. 333 p.
- JENKINS, G. M. 1979. Practical experiences with modelling and forecasting time series. Time Series Library. Gwilym Jenkins & Partners (overseas) Ltd, Jersey, Channel Islands. 146 p.
- MARCHAL, E. G. 1967. La peche des sardiniens ivoiriens en 1966. Doc. Sci. Prov. C.R.O. Abidjan. 19. 26 p.
- MENDELSSOHN, R. 1981. Using Box-Jenkins models to forecast fishery dynamics: identification, estimation, and checking. Fish. Bull. 78: 887-896.
- MENDELSSOHN, R., AND C. ROY. 1986. Environmental influences on the french, Ivory Coast, Senegalese and Moroccan tuna catches in the gulf of Guinea. In Special publication of the International Skipjack Year Program, ICCAT, Madrid.
- MORLIERE, A. 1970. Les saisons marines devant Abidjan. Doc. Sci. C.R.O. Abidjan. 1: 1-15.
- ORSTOM. 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des cotes ivoiro-ganeennes. Fishery Research Unit Tema, Centre de Recherches Oceanographiques Abidjan, ORSTOM. 62 p.
- 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, p. 731-777. In G. D. Sharp and J. Csirke [ed.] Proceedings of the Expert Consultation to examine changes in abundance and species of neritic fish resources, Costa Rica, 18-29 April 1983. FAO Fish. Rep. 291.
- PELLA, J. J., AND P. K. TOMLINSON. 1969. A generalized stock production model. Bull. IATTC 13: 419-496.
- PICAUT, J. 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic. J. Phys. Oceanog. 13: 18-37.
1985. Major dynamics affecting the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 26: 41-50.
- RICKER, W. E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Board Can. 119. 300 p.
- SAILA, S. B., M. WIGBOUF, AND R. J. LERMIT. 1980. Comparison of some time series models for the analysis of fisheries data. J. Cons. Int. Explor. Mer 39: 44-52.
- SCHAEFER, M. B. 1954. Some aspects of the dynamics of population important to the management of the commercial marine fisheries. Bull. Int. Am. Trop. Tuna Comm. 1: 26-56.
- SHUMWAY, R. H., AND D. S. STOFFER. 1982. An approach to time series smoothing and forecasting using the EM algorithm. J. Time Ser. Anal. 3: 253-264.
- TIAO, G. C., AND G. E. P. BOX. 1981. Modeling multiple time series with applications. J. Am. Stat. Assoc. 76: 802-816.
- TIAO, G. C., G. E. P. BOX, M. R. GRUPE, G. B. HUDAK, W. R. BELL, AND I. CHANG. 1980. The Wisconsin multiple time series (WMTS-1) program. A preliminary guide. Department of Statistics, University of Wisconsin, Madison, WI. 75 p.

Appendix

Shumway-Stoffer Missing Data Algorithm

The Shumway-Stoffer (1982) missing data algorithm calculates maximum likelihood estimates of the parameters of the following state-space model:

$$\begin{aligned}x(t) &= Ax(t-1) + e(t) \\ y(t) &= Hx(t) + w(t)\end{aligned}$$

where $x(t)$ is an underlying state of the system at time t , A is a matrix of parameters to be estimated relating the underlying

state at time t to that at time $t-1$, $e(t)$ is the process error vector, $y(t)$ is the observed process at time t , H is a known matrix relating the underlying and observed processes, and $w(t)$ is a random vector, the observation error. The algorithm not only calculates maximum likelihood estimates of the parameters in the matrix A , but also calculates minimum mean-square error estimates of the underlying state $x(t)$, which is only observed with error in $y(t)$.

The algorithm has been extended to allow for missing data (i.e. missing components in the $y(t)$ vector), and the given reference shows how to put a multivariate autoregressive model into the required state-space form. The algorithm is a variant of the E-M algorithm of Dempster et al. (1977) and briefly proceeds as follows. For any estimate of the parameters, the algorithm uses a form of the Kalman filter to calculate the likelihood for that set of parameters. Minimum mean-square error estimates of the state vector $x(t)$ are then estimated using a slightly modified version of the Kalman fixed-interval smoothing algorithm. The new parameter estimates are then calculated by what is a regression-like equation. The next iteration then begins. The algorithm stops when the parameters have converged sufficiently.

For the applications in this paper, for example, the vector $y(t)$ is the observed CPUE in areas 4-7, the underlying state $x(t)$ is the "true" CPUE or density in areas 4-7 and the matrix A contains the parameters of a second-order autoregressive process. For the SST data, a second-order autoregressive process was estimated for each pair of bordering north-south areas.

Alternating Conditional Expectation (ACE) Algorithm

The ACE algorithm of Breiman and Friedman (1985) is an algorithm that estimates optimal transformations of variables in regression-like equations. The algorithm operates on the observation that for any given empirical transformations of the data, 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 empirically estimated using a smoothing algorithm.

The algorithm starts with the given variables and then alternately estimates the conditional expectations that would be derived from fixing all but one variable in turn. Hence, the name of the algorithm. The algorithm terminates when the changes in the estimated transformations are sufficiently small. The algorithm does not produce a given equation, but rather an empirical transformation of each data point for each variable. The shape of the transformation is found by plotting the transformed values of a variable versus the original values.

**1.2. TEMPORAL AND SPATIAL DYNAMICS
OF A COASTAL PELAGIC SPECIES,
SARDINELLA MADERENSIS,
OFF THE IVORY COAST.**

Temporal and Spatial Dynamics of a Coastal Pelagic Species,

Sardinella Maderensis Off the Ivory Coast.

Roy Mendelsohn

Pacific Fisheries Environmental Group

Southwest Fisheries Center, NMFS, NOAA

P.O. Box 831

Monterey, CA 93942

U.S.A.

Philippe Cury

ORSTOM scientist

CRODT/ISRA

B.P. 2241 Dakar

Senegal

ABSTRACT

In this paper we analyze time series of CPUE (catch-per-unit-of-effort) from 1966-1982 of small pelagic species off the Ivory Coast using SST (sea surface temperature) collected by merchant ships. A fill-in model is used to estimate missing values of CPUE and SST in the areas in which the fishery operates. A multivariate time series model of the fortnightly data is able to explain 43% of the observed variance in CPUE from 1966-1982. A model estimated by using only the data from 1966-1980 produced reasonable forecasts of the fortnightly CPUE for 1981-1982.

Using a new approach for estimating optimal transformations of the data in multiple regressions, the form of the relationships between CPUE and its predictors is examined and the limits to a linear model discussed.

The biological interpretation of these results is consistent with previous results on the dynamics of zooplankton in the same area. This leads to hypotheses on the dynamics of the pelagic stocks and the effect of the environment on availability. These hypotheses emphasize the importance of environmental processes on the availability of the pelagic stocks, rather than just the present environmental conditions.

The usefulness of multivariate time series analysis and its application to fishery dynamics as both a descriptive and forecasting tool is demonstrated.

key words - pelagic fish, Ivory Coast, availability, multivariate time series analysis, data transformations, forecasts.

RESUME

Dans cette article les CPUE (capture par unite d'effort) des petits pelagiques cotiers de Cote D'Ivoire sont analysees de 1966 a 1982 en tenant compte des SST (temperature de surface en mer) collectees par les navires marchands. Les valeurs manquantes de CPUE et SST sont estimees dans les zones ou operent les bateaux a l'aide d'un algorithme recemment developpe. Un modele lineaire, etabli a partir de l'analyse multivariee des series temporelles, permet d'expliquer 43 % de la variance des CPUE par quinzaine, observees entre 1966 et 1982. Les parametres de ce modele, reestimes pour la periode 1966 a 1980 permettent d'assez bonnes predictions des CPUE par quinzaine en 1981 et 1982.

Utilisant une nouvelle approche pour estimer les transformations optimales des donnees dans les regressions multiples, la forme des relations entre les CPUE et ses predicteurs est examinee et les limites d'utilisation d'un modele lineaire discutees.

L'interpretation biologique de ces resultats corroborent certaines analyses faites sur la dynamique du zooplancton dans la meme region. Ceci nous conduit a enoncer des hypotheses concernant la dynamique des stocks pelagiques et les effets de l'environnement sur la disponibilite. Il ressort qu'il est important d'analyser la dynamique des processus environnementaux sur la disponibilite des stocks pelagiques, plutot que de considerer uniquement les conditions environnementales qui ont prevalues au moment de la peche.

L'utilite d'une approche multivariate en analyse des series temporelles et son application en dynamique des populations exploitees en tant qu'outil descriptif et previsionnel sont demontrees.

1 INTRODUCTION

In a previous paper (Mendelssohn and Cury 1987) we studied the temporal dynamics of the combined pelagic species off the Ivory Coast and how environmental processes affected the combined species dynamics, ignoring any spatial dynamics. There is reason to believe, however, that the combined dynamics that is viewed by the fleet may differ from the dynamics of any individual species. Therefore, in this paper, we focus our attention on the dominant pelagic species caught in this area, *Sardinella maderensis*.

Determining the factors that affect changes in pelagic fish abundance, availability and distribution is particularly complicated since the fish show a preference both for certain contemporaneous environmental conditions as well as for a particular history of the water masses and their food content (Mendelssohn and Roy 1986, Cury and Roy 1987, Mendelssohn and Cury 1987). A purely spatial analysis would blur these features, suggesting little relationship with the environment. Thus a dynamic, temporal approach is required.

The continental shelf off the Ivory Coast is affected by two upwelling seasons: a main season that occurs around June to September and a weaker, shorter season around January and February (Morliere 1970, Picaut 1983). Both sea surface temperature and salinity in this area have a strong seasonal signal and the intra-year variability in fish availability has been shown to be influenced by the seasonal changes (Marchal 1967). Marchal and Picaut (1977) have shown that the strength of the local upwelling off the Ivory Coast is partly influenced by the configuration of the continental shelf which induces differential pelagic fish distributions. These fish distributions will fluctuate in space due to the dynamics of the water masses (Marchal 1967; ORSTOM/FRU 1976). Thus a temporal approach by itself also is not sufficient to explain the variability in fish availability - a spatial approach is required.

Understanding intra-year variations in indices that may reflect availability or abundance of a fish species is important to fisheries management. Studies have suggested that environmental conditions affect availability and hence fishing success (see for example Belveze and Erzini 1983). During any given year there are probably several environmental factors that may influence fish availability, such as: sea temperature; salinity; dissolved oxygen; water mass boundaries; color and turbidity of the water; river outflows etc. (Bakun and Parrish

1980, Laevastu and Hayes 1981). Robust forecasts for fisheries need to be based on an understanding of the processes involved and should also help to clarify and increase our understanding of how the climatic factors influence the fish population.

Our interest in this paper is in determining the environmental or biological processes that are important to the dynamics of *S. maderensis*, the form of these relationships, and to see to what extent spatial aggregation of fisheries data distorts these relationships. We analyze, using catch rate data, the changes of this species through time treating the entire area in aggregate, as well as the spatial-temporal dynamics of the species, that is the changes in time as well as the simultaneous changes in the distribution in space. As indicators of the environment we use sea surface temperature (SST), the sea temperature at 5 meters depth (SST5M) and salinity at 5 meters depth (SAL5M). These variables were chosen because they are the most complete and readily available environmental series and because these variables tend to reflect broad changes in the ocean environment.

Our models lead us to the conclusion that the dynamics of an individual species may differ considerably from that of an assemblage of related species. The interpretation of possible causal mechanisms affecting the population dynamics also differ when we examine the species in space and time, rather than in either dimension alone. We also examine the ability of the spatially aggregated model to provide forecasts of future catch rates.

2 METHODS

As in our previous paper, our main methods of analysis are multivariate time series techniques. When there is missing data, we fill-in the missing data using an algorithm of Shumway and Stoffer (1982). This algorithm fits to the data an autoregressive (AR) model (in this case of lag 2) of the form:

$$x(t) = Ax(t-1) + w(t) \quad (1)$$

$$y(t) = Hx(t) + v(t) \quad (2)$$

where $\mathbf{x}(t)$ is a p -dimensional vector of the underlying population at time t , $\mathbf{y}(t)$ is a q -dimensional vector of the observed data, H is a $q \times p$ known matrix, A is a $p \times p$ matrix of parameters to be estimated, $\mathbf{w}(t)$ is an independent, identically distributed random vector distributed as $normal(0, Q)$ and \mathbf{v} is an independent, identically distributed random vector distributed as $normal(0, R)$. The algorithm uses a variant of the EM algorithm (Dempster, Laird and Rubin 1977) to find maximum likelihood estimates of A, Q , and R as well as minimum mean square estimates of the $\mathbf{x}(t)$. A rationale for using AR(2) models is given in Mendelssohn and Cury (1987).

To find local trend lines in the data we use the LOWESS scatterplot smoother (Cleveland 1979). This smoother is a two pass algorithm. In the first pass, each point is estimated using a weighted regression of all points within a given neighborhood of the point to be estimated. The second step corrects the estimate for outliers.

Given data from a set of k time series, we consider a class of stochastic difference equations called vector autoregressive moving average models (or ARMA models for short) of the form (Tiao and Box 1981)

$$\Phi_p(B)z_t = \Theta_q(B)a_t \quad (3)$$

where

$$\Phi(B) = I - \Phi_1 B - \dots - \Phi_p B^p, \quad (4)$$

$$\Theta(B) = I - \Theta_1 B - \dots - \Theta_q B^q \quad (5)$$

are matrix polynomials in B , the Φ 's and Θ 's are $k \times k$ matrices, $z_t = Z_t - \eta$ is the vector of deviations from some origin η that is the mean if the series is stationary, and $\{a_t\}$ with $a_t = (a_{1t}, \dots, a_{kt})$ is a sequence of random shock vectors identically, independently and normally distributed with zero mean and covariance matrix Σ . We follow the identification and estimation scheme described in Tiao and Box (1981) and Tiao et al. (1980), also used in our previous paper (Mendelssohn and Cury 1987).

We emphasize that throughout the paper we fit true multivariate models, not transfer-function or so-called ARMAX models. There are some technical differences between the two models, which are most important when we are looking at space-time dynamics and are modeling both CPUE and the environment. Vector

ARMA models, since they include the interaction between all the variables, tend to better take into account the intercorrelations between various different environmental series. These points are discussed further in Tiao and Box (1981, pg. 804) and in Tiao et al. (1980).

At points in the paper we also use a subset autoregression procedure developed by Akaike (Akaike et al. 1979) to help identify the appropriate model form for estimation. This is a complicated procedure based on the Householder transformation and the AIC information measure and the reader is referred to the reference for a complete description of the procedure.

Most techniques such as regression fit a linear, additive model to the data of the form

$$y(t) = u + \sum_{i=1}^N x_i t + e(t). \quad (6)$$

A simple, natural extension is to fit additive models of the form

$$T(y(t)) = a + \sum_{i=1}^N s_i(x_i(t)) + h(t) \quad (7)$$

where $T()$ and the $s_i()$ are possibly nonlinear transformations of the data. In most problems, the form of these functions are not known a priori. The ACE (Alternating Conditional Expectations) algorithm of Breiman and Friedman (1985) empirically estimates the transformations that will have the smallest normalized residual error. In the bivariate case, this is equivalent to finding the transformations that produce the highest correlation. As the method is empirical, the form of the transformations are found by plotting the transformed data versus the original data. In the fisheries literature this algorithm has been used successfully by Mendelssohn and Cury (1987) and Mendelssohn and Mendo (1987).

3 DATA

3.1 Biological Data

The pelagic fishery off the Ivory Coast has been described previously (Marchal 1967, FAO 1974, 1982), and Fonteneau and Marchal (1970) describe the data collection and data summarization procedures. *S. maderensis* is the primary species exploited by the purse seiners based in Abidjan. The average annual

landings of *S. maderensis* are about 10,000 metric tons (mean for 1966-1982); this is approximately 50% of the total Ivoirian catch of small pelagic species.

For purposes of our analysis, the Gulf of Guinea off the Ivory Coast was divided into eight areas each one degree in longitude and extending from 4°N of latitude to the coastline (Fig. 1). Measures of effort based on the time the boats spent searching for fish have been calculated using the method described in Fonteneau and Marchal (1970). Catch-per-unit-effort (CPUE) for areas 4 to 7 was calculated for each fortnight from 1966 to 1982. (Fortnights in this context are periods of one-half month, not of two weeks. Therefore each "fortnight" can vary in duration by up to several days). Areas 4 to 7 are the areas where most of the catch of *S. maderensis* was taken. CPUE for each area was calculated by dividing the total catch in that area by the total search time for the boats in that area for the entire fortnight.

Mendelsohn and Cury (1987) discuss this measure of CPUE and possible problems that can arise when using it as a measure of local abundance. These problems are further compounded in this instance because it is not clear how to partition the measure of effort to reflect the effort expended only for *S. maderensis*. Using total effort as we do in this paper is not a completely satisfying alternative, because the fishermen fish for many species and for many periods, so the level of effort may be independent of the abundance of *S. maderensis* due to the presence of other species in the area.

The CPUE time series had missing data points, because an absence of fishing effort does not necessarily imply an absence of fish. Each of the areas 4-7 had about 10% of the data missing. As most of the techniques we use to analyze the data require complete data series, we have filled in the missing values using the Shumway-Stoffer algorithm, equation (1). The estimated parameters of the AR(2) model (Table 1) suggest a west to east migration and possible return. For example, CPUE in area 4 is significantly influenced by CPUE in areas 6 and 7 both 1 and 2 fortnight earlier (the last four values of the first row of the table) while area 7 is influenced by the past history of areas 6 and 7 and to some extent that of area 5 (the last row of the table).

Use of the completed data series in forming the space-time model will introduce more bias than in Mendelsohn and Cury (1987), due to some circularity in the process. The missing values of CPUE are

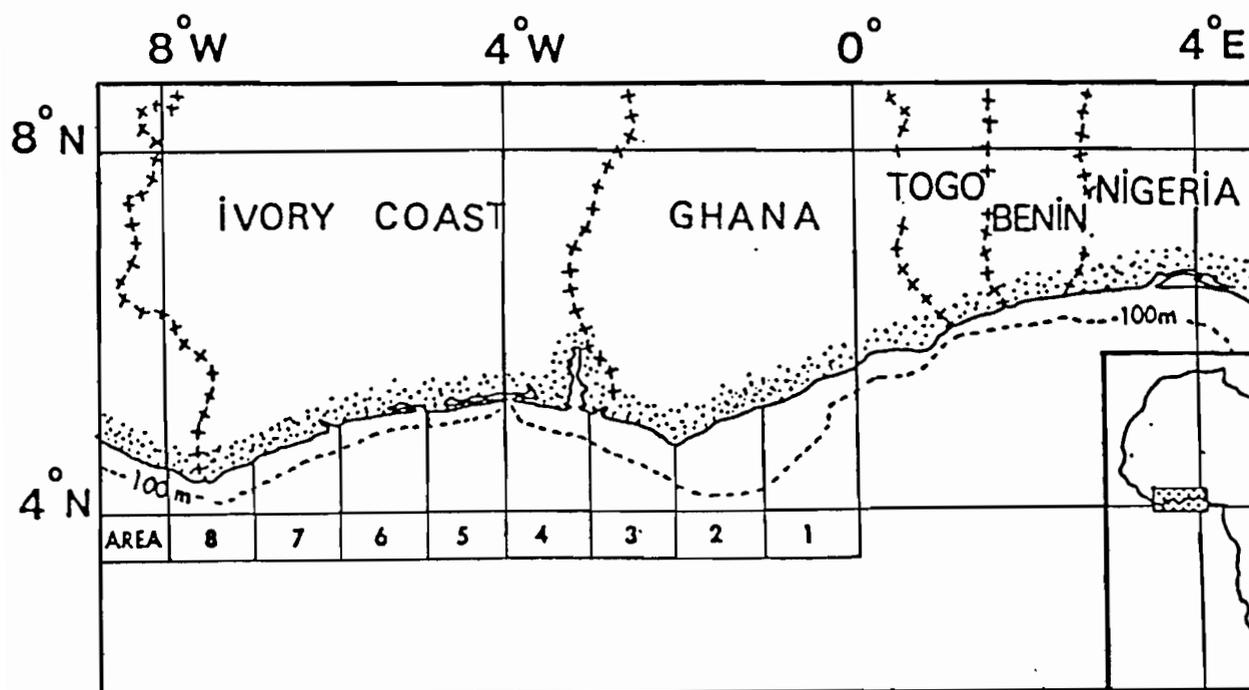


Figure 1: Location of areas studied off the Ivory Coast

	AREA 4		AREA 5		AREA 6		AREA 7	
	CPUE		CPUE		CPUE		CPUE	
	(t-1)	(t-2)	(t-1)	(t-2)	(t-1)	(t-2)	(t-1)	(t-2)
AREA 4	0.03	0.04	-0.05	0.04	-0.19	0.43	0.29	0.29
AREA 5	-0.05	0.02	0.03	0.02	0.02	0.27	0.05	0.13
AREA 6	0.04	0.02	0.02	0.13	0.36	0.22	0.04	-0.01
AREA 7	0.08	0.08	0.10	-0.19	-0.22	0.51	0.26	0.42

Table 1: Values of the coefficients of the multivariate AR(2) model used to estimate missing values in the CPUE time series.

estimated by an AR(2) model based on CPUE in all the areas during the surrounding time periods. Thus estimates of inter-area migrations might be affected by the filled-in data. Also, as only one species is being investigated, there are many more periods where there was effort but no catch of this particular species. This increases the likelihood that the form of the relationships are nonlinear, and that simple linear tools such as correlation studies or regression-like models will not be adequate. However, as only 10% of the data is missing, the filled-in data would have to have high leverage to greatly affect the final parameter estimates. As a further assurance that the filled-in values have not unduly influenced our results, we checked the stability of our parameter estimates to the inclusion or deletion of data and compared our results for consistency with independent observations on the fishery.

The AR(2) model estimated by the missing data algorithm produces smoothed estimates of the data, including observation error. The smoothed values in each area (not shown) are close to the observed values when both exist and are consistent with other areas when one area has data and the second area does not. The completed time series of CPUE for each area were formed by substituting the smoothed estimate for each missing data point (Figs. 7 and 8).

A time series of CPUE aggregated across areas was calculated as the catch for all areas divided by the total effort (Fig. 2a). The localized trend, calculated using the LOWESS scatterplot smoother (Cleveland 1979), shows a slight dip in 1970, a slight rise and then a dip in 1972-3, and then a steady rise in CPUE to 1977. From mid-1977 onward, the trend has been downward until the start of an upturn in 1982.

3.2 Environmental Data

The environmental series consisted of SST data collected by merchant ships in the areas and temperature and salinity at 5 meters (SST5M and SAL5M), collected by the Centre de Recherche Oceanographique of Abidjan at a coastal station near Abidjan. Mean values were calculated for each fortnight to coincide with the fisheries data and missing data were filled in as in Mendelsohn and Cury (1987). SST aggregated across areas was calculated as the mean of the SST data by area.

The SST5M time series (Fig. 2b) shows a slight cooling trend till the end of 1967 followed by a slight

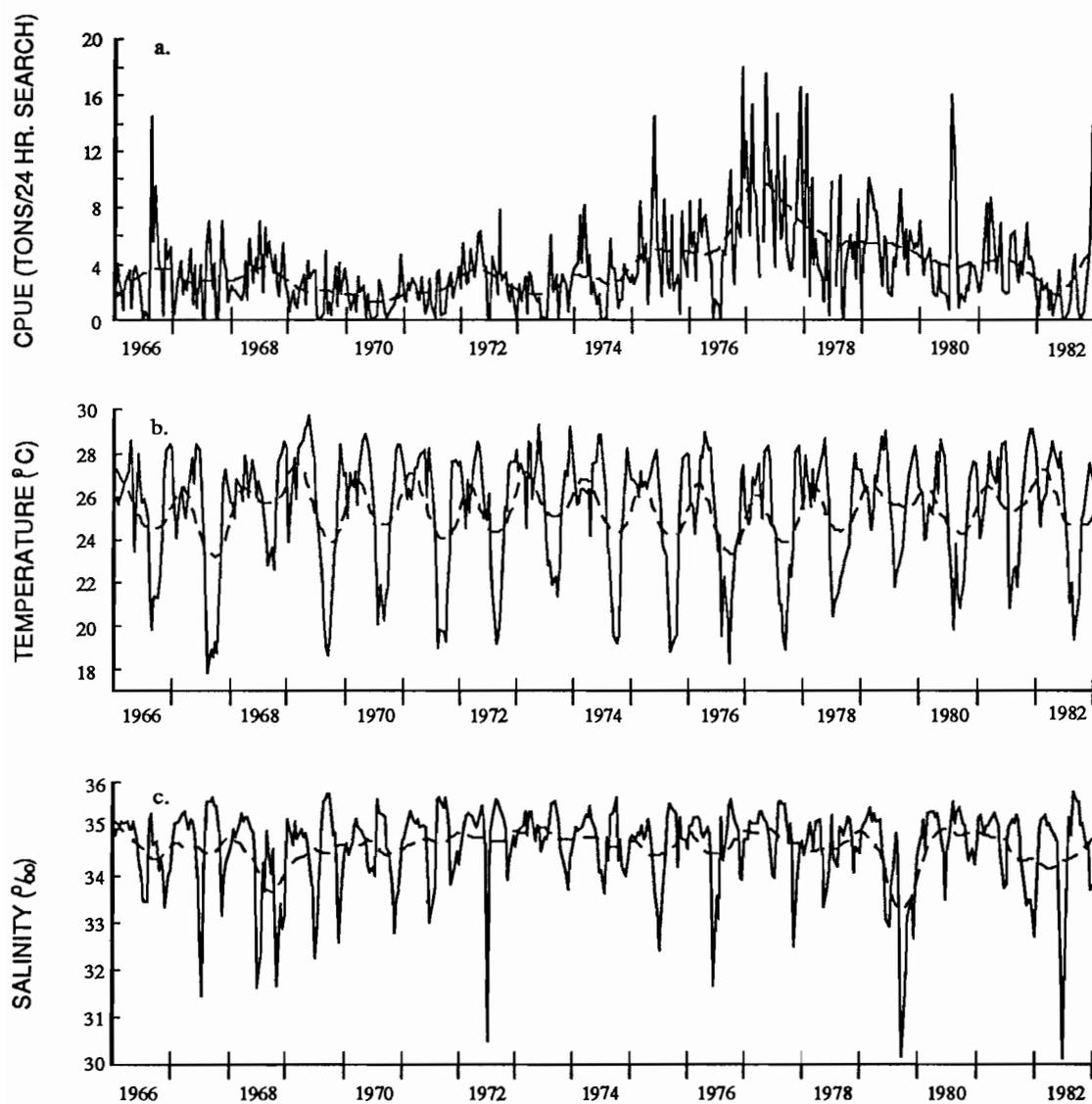


Figure 2: Time series and estimated local trend for (a) aggregate CPUE (b) SST and (c) Salinity.

warming trend till mid 1969. Since then there is no long-term trend in the data. The years 1969, 1973, 1978 and 1979 had noticeably warmer temperature minimums, while 1967 had a colder temperature minimum.

The SAL5M time series (Fig. 2c) also shows little long term trend, except for sharp drops in 1968 and 1979. The years 1972, 1979 and 1982 also had significantly lower salinity minimums.

4 TEMPORAL MODELS OF AGGREGATE DATA

In this section we examine spatially aggregated CPUE for *S. maderensis* (actually we use $\text{LNCPUE} = \ln(\text{CPUE} + 0.5)$) and the environment. The approach of this section closely parallels Mendelsohn and Cury (1987) so that we can illuminate the differences between the dynamics of the dominant, more coastal *S. Maderensis* from the dynamics of the combined species, many of which are more oceanic.

4.1 Identification

S. maderensis is a more coastal species than some of the other pelagic species, and SST averaged over such a wide area is not a very accurate reflection of the conditions faced by a stock which only is fished near the coast. However, the coastal station data were taken near a river estuary and also may not reflect the actual temperatures that the fish experience. For this reason, two different models were examined: one using LNCPUE, SAL5M and average SST, and one using LNCPUE, SAL5M and SST5M.

We model the dynamics by identifying and estimating a vector ARMA model of the form (2). We simultaneously model LNCPUE and the environmental variables. This is especially important for our data as SST and salinity tend to be highly intercorrelated. In order to identify the proper form of the model (AR, MA or ARMA) and the appropriate lags to be included in the model, we examined the cross-correlation matrices and the generalized partial-correlations (Tiao and Box 1981). The auto-correlation functions of SST and SST5M showed a strong annual seasonal cycle, while that of SAL5M showed a 6 month cycle with perhaps a smaller annual seasonal term. The auto-correlation function of LNCPUE did not suggest a seasonal cycle; there were significant peaks around lags of 1, 6 and 12 fortnights.

PERIOD		1966-1982	
	PARAMETERS	EST.	STD. ERR.
LAG 1	LNCPUE	0.304	0.049
	SST5M	-0.057	0.025
	SAL5M	0.028	0.012
LAG 2	LNCPUE	0.144	0.048
	SST5M		
	SAL5M		
LAG 4	LNCPUE		
	SST5M		
	SAL5M	-0.098	0.042
LAG 5	LNCPUE		
	SST5M	-0.078	0.026
	SAL5M	0.120	0.053
LAG 6	LNCPUE	0.192	0.046
	SST5M		
	SAL5M	0.073	
LAG 13	LNCPUE		
	SST5M	-0.062	0.014
	SAL5M		

Table 2: Parameters' estimate and standard errors of the model using SST5M and SAL5M time series.

The cross-correlation functions between LNCPUE with SST or SST5M showed persistent significant correlations at lags of roughly 5 to 15 fortnights. The partial-correlations were significant at only a few lags both for LNCPUE with itself and with the environmental series. The decaying behavior of the cross-correlations coupled with the spikes in the partial-correlations suggested that an AR model was appropriate (Tiao and Box 1981).

The lags suggested by the partial-correlations were then used in an exact maximum likelihood routine (Tiao et al. 1980) to estimate the AR parameters. Non-significant parameters were then removed from the models, and any additional parameters suggested by the residual covariance matrices were added to the models. In general the model using SST5M tended to give both a better overall fit to the data as well as better behaved residual series. For this reason, we will concentrate on this model only. The estimated parameters to model LNCPUE are (see table 2 for the complete model):

$$\begin{aligned} \text{LNCPUE}(t) = & 0.304 * \text{LNCPUE}(t-1) + 0.144 * \text{LNCPUE}(t-2) \\ & + 0.191 * \text{LNCPUE}(t-6) - 0.057 * \text{SST5M}(t-1) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& - 0.078 * SST5M(t-5) - 0.062 * SST5M(t-13) \\
& + 0.028 * SAL5M(t-1) - 0.098 * SAL5M(t-4) \\
& + 0.120 * SAL5M(t-5) - 0.073 * SAL5M(t-6)
\end{aligned}$$

The residual cross-correlation matrices showed no lack of fit for this model, and the normalized residuals appear to satisfy most of the gaussian assumptions of the model. The model using SST5M explained 33% of the variance in LNCPUE. The model does a particularly good job at predicting the large peaks in LNCPUE.

4.2 Improving the Model Predictions

There are a priori reasons to believe that the relationships between CPUE and the environment are nonlinear or discontinuous in nature. For example, there is most likely a maximum temperature beyond which the fish are not found in abundance; a further increase in the temperature will not change the number of fish. Likewise, there probably is a minimum temperature below which the fish are not found; a further decrease in temperature will have no additional effect. Marchal (1967) notes that outside of the optimum ranges for temperature or salinity the relationships may be very different in form than within the optimum ranges.

The models we have estimated so far are all linear. In order to obtain a more realistic model, we used a technique due to Breiman and Friedman (1985) that calculates optimal transformations for a given dependent variable and a set of predictor variables, while preserving an additive structure to the model.

It is necessary to re-identify the proper model (i.e. what variables and at what lags to use as predictors) for the transformed case, as it is possible that if the optimal transformations were known a priori variables that were not important predictors on a linear scale might become important predictors on the transformed scale. To this end, predictor variables to be included in the final model were selected by a stepwise procedure. First, all lag one variables were included in the model, entered in order of CPUE, SST5M and SAL5M. (Some studies have shown that the order of the variables affects the transformations. We always enter CPUE first, so that any bias is conservative for environmental effects.) Any variable that was essentially transformed into a constant was removed.

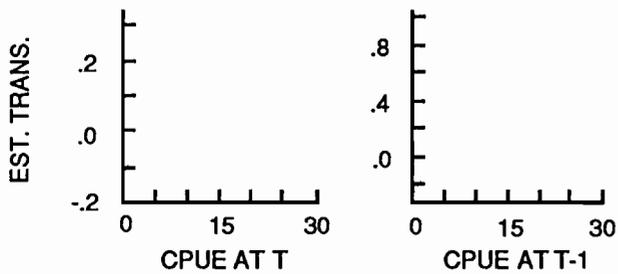


Figure 3: Estimated optimal transformations of CPUE for predicting spatially aggregated CPUE.

Then models with lags 1 and 2, lags 1,2,3, etc. were used in the transformation algorithm. If the addition of the three variables in a new lag did not decrease the measure AIC (Akaike 1978), which penalizes the variance for the number of parameters in the model, the entire lag was not included in the model. This stepwise procedure is highly non-optimal and may well select a set of variables whose transformations do not explain as much variance as some other set of variables. Surprisingly, we ended up with a model very similar to the linear model in terms of the variables included in the model. However, the form and interpretation of the model differ substantially from the linear AR model.

The transformed model explained 55% of the variance of the transformed CPUE, a substantial increase over our original model. The transformations for CPUE at time t and at a lag of one fortnight are both very close to the natural log transformation selected a priori in our original models (fig. 3). The estimated transformation for SST5M displays behavior consistent with our a priori reasoning (fig. 4).

There is an increase in value between 18°C and 20°C , a nearly constant value to 24°C , a sharp drop to 27.5°C , and a small rise to 28°C before dropping again. This suggests that at one period previous conditions are most favorable between 20°C and 24°C , dropping off sharply if the water is either colder or warmer. The small rise around 28°C may be water that is at the boundary of a frontal structure (Bakun 1978).

The estimated transformation for SST5M two fortnights (fig. 4) earlier suggests that there is a slight preference for temperatures between 27°C - 28°C , but mainly that temperatures greater than 28°C are not desirable. At four fortnights previous, the transformation of SST5M is linear with an asymptote around 26°C , while at 5 fortnights earlier the transformation is nearly linear with a preference for colder waters.

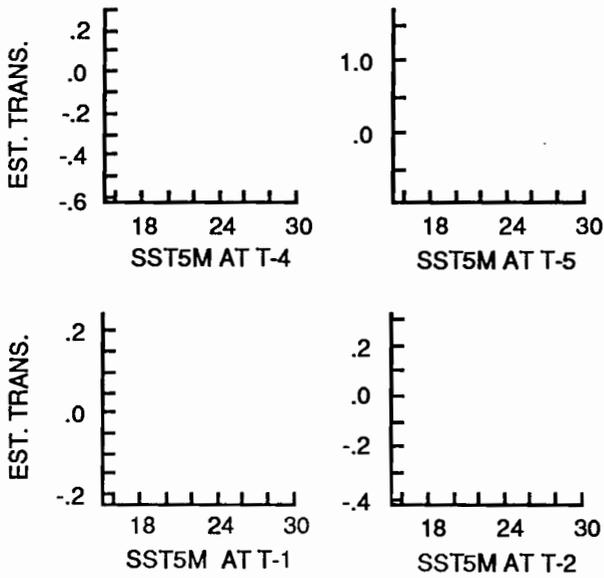


Figure 4: Estimated optimal transformations of SST5M for predicting spatially aggregated CPUE.

The transformation of SAL5M at one fortnight earlier (fig. 5) suggests a preference for salinity at 35%, with a strong avoidance of any greater density. The period from 6 fortnights prior to 4 fortnights prior shows a preference for a density in a narrow band centered at 35% at both 6 and 5 fortnights earlier, followed by a transition to relatively low densities of salinity. This occurs the same time as the waters hopefully are switching from colder to warmer waters.

4.3 Forecasting

The parameters for the linear model using LNCPUE, SST5M and SAL5M were reestimated using data only from the years 1966 - 1980. The new parameter estimates were close to the old ones, with no significant difference in the form of the estimated model. These parameter estimates were then used to calculate one-step ahead forecasts of CPUE. That is, forecasts that assume that at the start of each fortnight the data from the last fortnight is available. This would be equivalent to a real-time forecasting system.

The forecasts were transformed back to the original scale using the unbiased inverse transform (Granger and Newbold 1977):

$$CPUE(t) = EXP(LNCPUE(t) + 0.5 * (S.E. ** 2)) \quad (8)$$

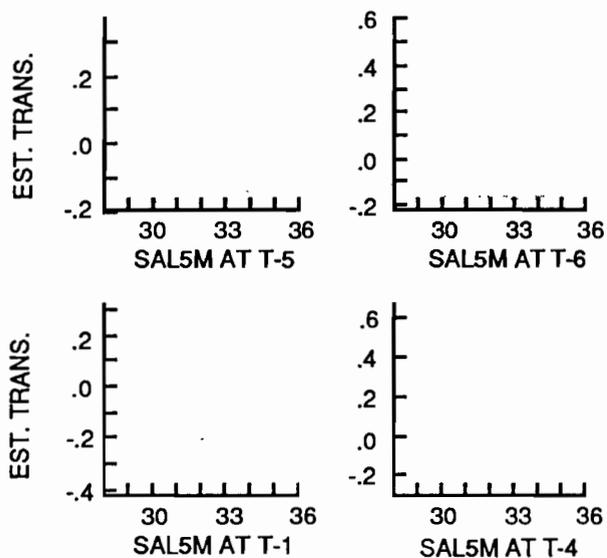


Figure 5: Estimated optimal transformations of SAL5M for predicting spatially aggregated CPUE.

where S.E. is the standard error of the forecast on the transformed scale. The forecasted values for 1981 and 1982 (fig. 6) describe quite well the increase of CPUE during the main upwelling season which began in fortnight 13 in 1981 and fortnight 14 in 1982. The model does not forecast as well during other parts of the year.

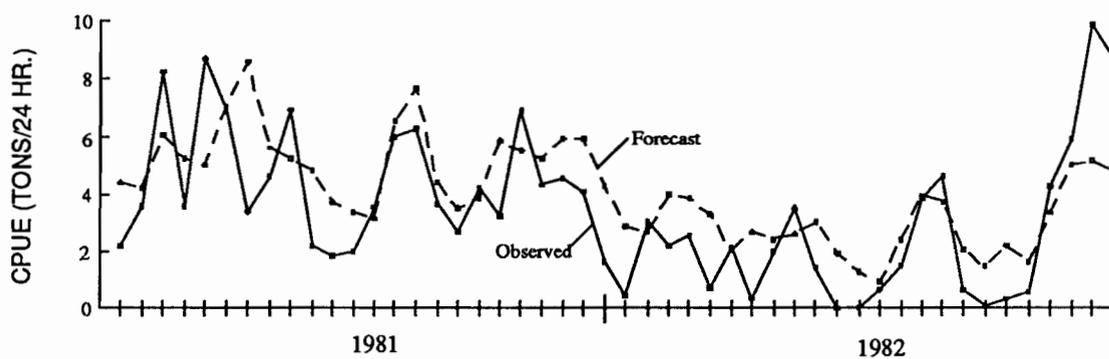


Figure 6: One-step ahead forecast of CPUE for 1981-1982 when only data through 1980 used to estimate the model.

5 IMPLICATIONS OF THE ANALYSIS

It is not surprising that our linear model explains only 33% of the variance in CPUE of *S. maderensis* and predicts only broad changes in CPUE. The fishery is a multispecies fishery that is not targeted on any one species. There does not appear to be a good way to partition effort between the species and thus our measure of CPUE is highly biased and may only roughly reflect availability or abundance of *S. maderensis*. A single species that is more coastal in its distribution is more likely to have different environmental features dominate its dynamics during different times of the year. That is, the problem is non-stationary while we have restricted ourselves to stationary models.

Nevertheless, our model has a biological interpretation that is consistent with previous studies, and the differences between this model and our previous model for all species combined (Mendelsohn and Cury 1987) reflect known differences between *S. maderensis* and most of the other species. Moreover, the improvement in fit when transformations were calculated suggests that much of the relationship with the environment is non-linear and only roughly approximated by a linear model.

Our analysis of CPUE for all species combined revealed no relationship with salinity (Mendelsohn and Cury 1987). Our present models, particularly after the transformations, indicate that salinity is a crucial variable in predicting the CPUE of *S. maderensis*. In addition, a coastal measure of sea temperature (SST5M) provided a better fit than a more offshore measure of sea temperature (SST). This is consistent with the known fact that *S. maderensis* is a highly coastal species that is sensitive to salinity (FAO 1974). CPUE is predicted by CPUE lagged one, two and six fortnights. The lags of one and two fortnights suggest that CPUE for *S. maderensis* is persistent. The lag at six fortnights may reflect environmental conditions occurring at that lag. Picaut (1983) shows that SST in the area has a spectral peak around a frequency of 45 days. The environment side of our model also suggests important behavior at this lag.

The lags of SST5M and SAL5M in the model, while open to interpretation, are not as immediately obvious. The model says that higher levels of CPUE will be found when starting 6 fortnights earlier, the waters make a transition from cooler, high-salinity waters to warmer, low salinity waters. This interpretation

is strengthened by the estimated transformations, which show quite sharply the transitions from one type of water to another around 4 fortnights previous if CPUE is to be high. The question is why should a transition in the waters so much before the period of fishing affect CPUE so much. One possible answer is that at the beginning of the rainy season sudden and strong storms occur which decrease the salinity of the water. Upwelling usually starts about 4 fortnights later. The river outflows during this period bring terrigenous materials to the sea which improve the zooplankton productivity in the area (Binet 1976, 1983), the food of that species (Dia 1972).

While a number of assumptions have been made, it appears that the enrichment in the food, which is triggered by environmental changes, plays an important role in the observed fluctuations in CPUE for *S. maderensis*. While the fish may be sensitive to salinity levels, salinity and temperature variables appear to reflect more a dynamic process that creates the proper conditions for the fish, rather than absolute measures of the conditions that are favorable to the fish.

6 SPACE-TIME MODELS

The general pattern of the seasonal migration for *Sardinella aurita* off the Ivory Coast and Ghana has been described in ORSTOM/FRU (1976), and Binet (1983) has analysed the similarities between the migratory pattern of *S. aurita* and the spatial dynamics of zooplankton in the same area. For *Sardinella maderensis*, Marchal (1967) briefly speculates on possible migratory patterns between the areas, but otherwise not much is known of the migratory behavior of *S. maderensis*. Since environmental factors play an important role in the migrations of *S. aurita* we expect that the same may be true for the migrations of *S. maderensis* off the Ivory Coast. In this section we analyze the fluctuations in the CPUE and environmental time series across areas in order to clarify the patterns of migration and their possible linkages with climatic factors.

The spatially disaggregate CPUE series (fig. 7) were modeled with area specific SST as the environmental series (fig. 8), making a simultaneous model with eight series in total. The results of the previous section suggest that a more coastal measure of temperature would be preferable, as well as an area specific measure

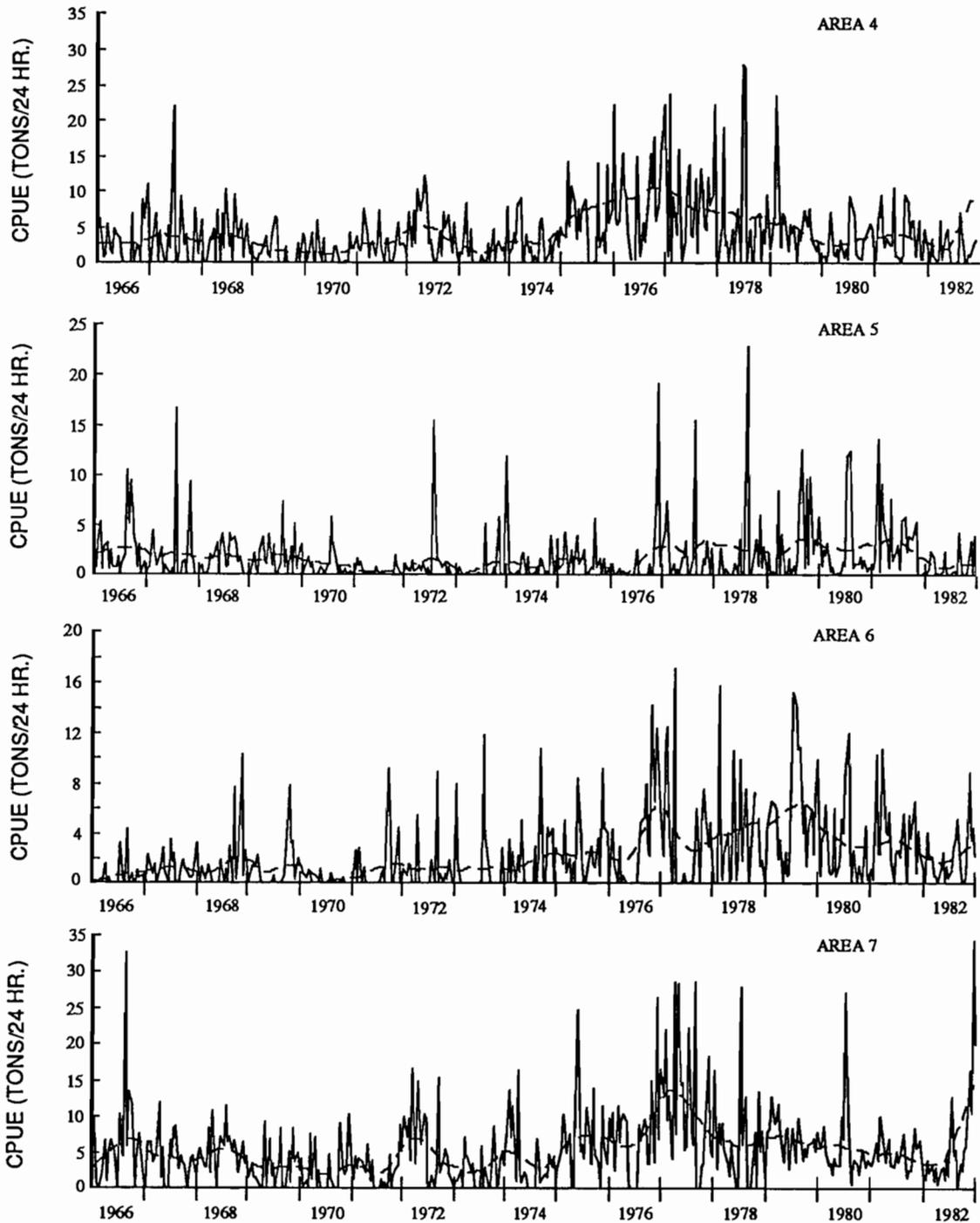


Figure 7: Filled-in series of CPUE for *S. maderensis* by area. Smoothed lines are the data series while dashed lines are estimated local trend lines.

		LNCPUE4	LNCPUE5	LNCPUE6	LNCPUE7	SST4	SST5	SST6	SST7
LAG 1	LNCPUE4	.115			.137				
	LNCPUE5	-.041	.109		.015				-.182
	LNCPUE6	.006	.023	.212	.021			-.151	.064
	LNCPUE7	.017	.020	.042	.226			.128	-.013
LAG 2	LNCPUE4	.089		.132					
	LNCPUE5	-.087	.212	.123			.135		
	LNCPUE6	-.007	.045	.140			.029		
	LNCPUE7	.003	.039	.070	.157		.025		-.123
LAG 3	LNCPUE4	.099							
	LNCPUE5	.011							
	LNCPUE6	.016		.103					
	LNCPUE7	.023		.021					
LAG 4	LNCPUE4								
	LNCPUE5								
	LNCPUE6			.086					
	LNCPUE7			.017					
INITIAL VARIANCE		1.177	.866	1.106	1.111				
RESIDUAL VAR.		1.051	.752	.881	.900				

Table 3: Model estimated by subset autoregression procedure due to Akaike for space-time model.

of the salinity of the water. However, these series were only available from the one coastal station.

For an initial analysis of the data we used a subset autoregression procedure due to Akaike et. al. (1979) with a maximum allowable lag of 12 fortnights to construct a simultaneous model of the eight series. (Hereafter, SST4 will denote SST in area 4, CPUE4 will denote CPUE in area 4 etc.) The results of the subset autoregression (table 3) are mixed. While the parameters for the model do seem to indicate a migratory pattern (discussed below) the fit to the data is quite low with an r-squared no better than .15 in any of the areas.

Due to the lack of fit in the space-time model, optimal transformations were calculated to predict the CPUE in each area using the same stepwise selection process as in the previous section. The variables were always entered lower order lags before higher order lags and CPUE series before SST series.

The transformations greatly increased the predictability of the transformed CPUEs, with r-squared values of .47, .50, .58 and .53 for areas 4,5,6 and 7 respectively. For each area, lags of 1,2 and 4 fortnights were found to be important in predicting CPUE for that area. The migratory pattern suggested by the transformed series qualitatively is the same as suggested by the linear AR model. We will discuss the suggested migratory

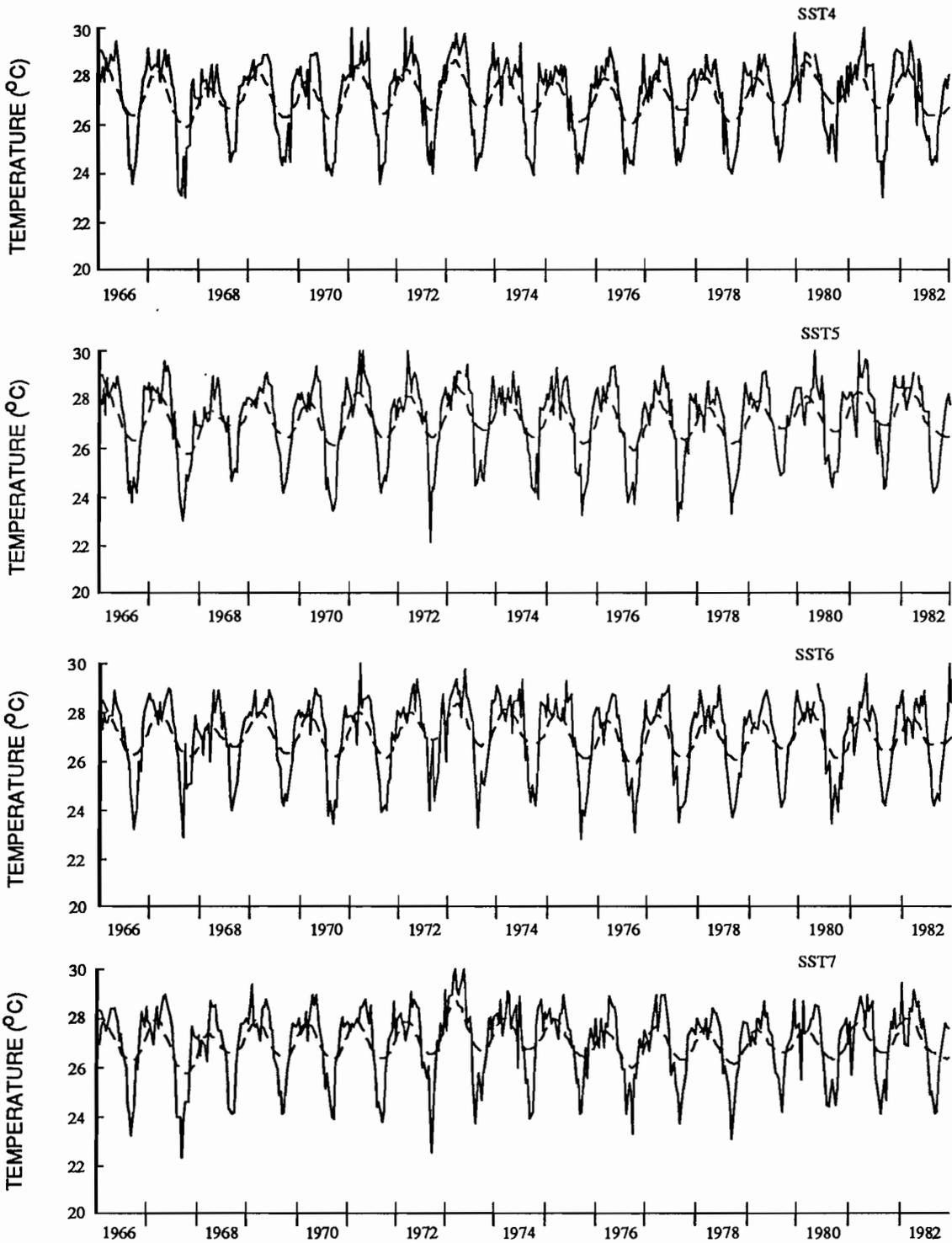


Figure 8: Filled-in series of SST by area. Smoothed lines are the data series while dashed lines are estimated local trend lines.

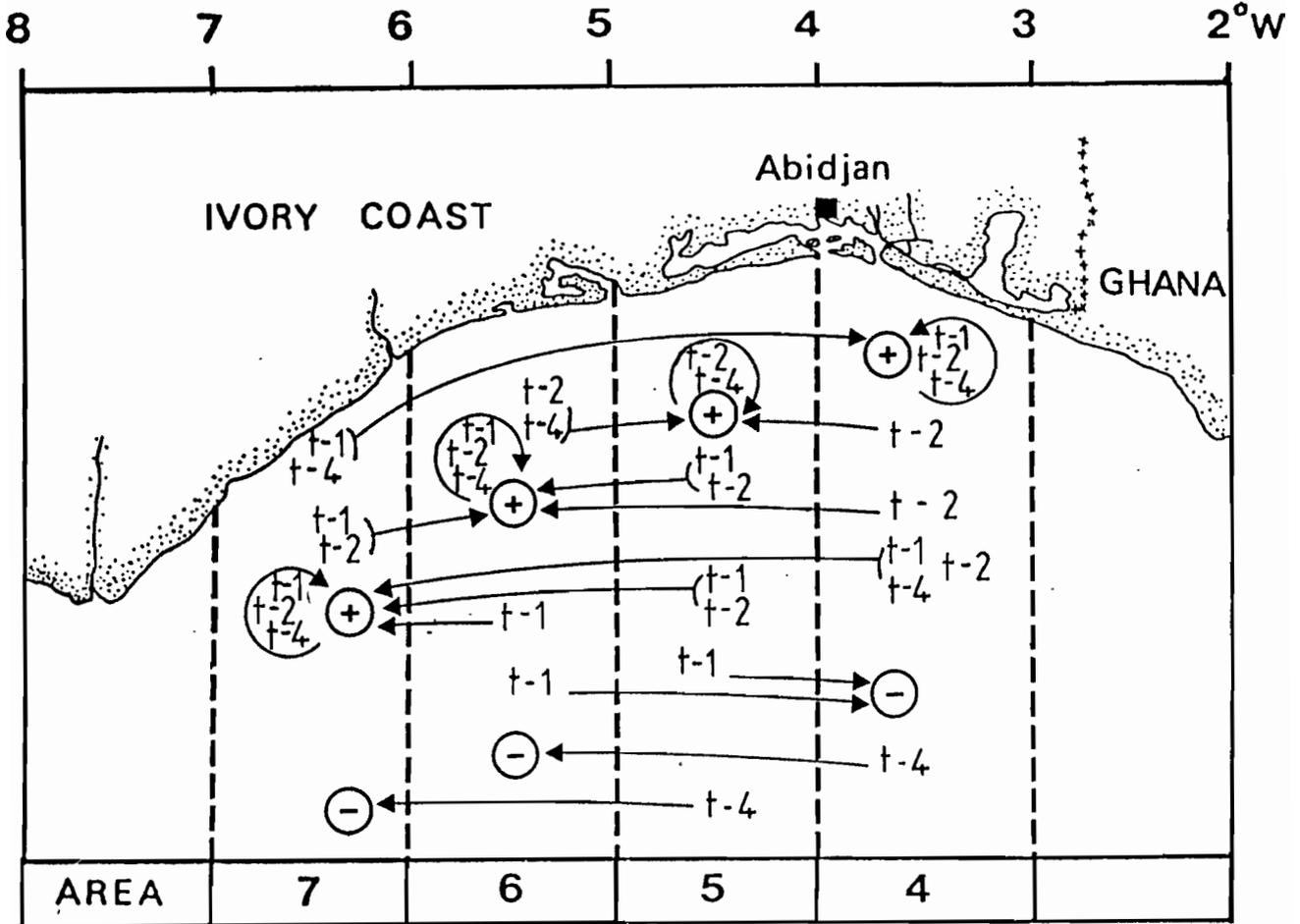


Figure 9: Schematic representation of migration pattern in CPUE suggested by the transformed model.

pattern and then examine the transformations in areas 4 and 7 more closely.

6.1 Migration

The transformed variables suggest that migration between areas is associated with higher or lower levels of CPUE in given areas during the preceding periods as well as the relative temperature of the water in each area and its movement between areas during the preceding time periods.

The overall pattern suggested by the transformed model (figures 9 and 10) is that areas 6 and 7 vary together, area 4 varies separately from the other areas, and area 5 is a transition zone. A major fishing area is located in area 7 but often overlaps into area 6. This probably explains why these two areas vary together.

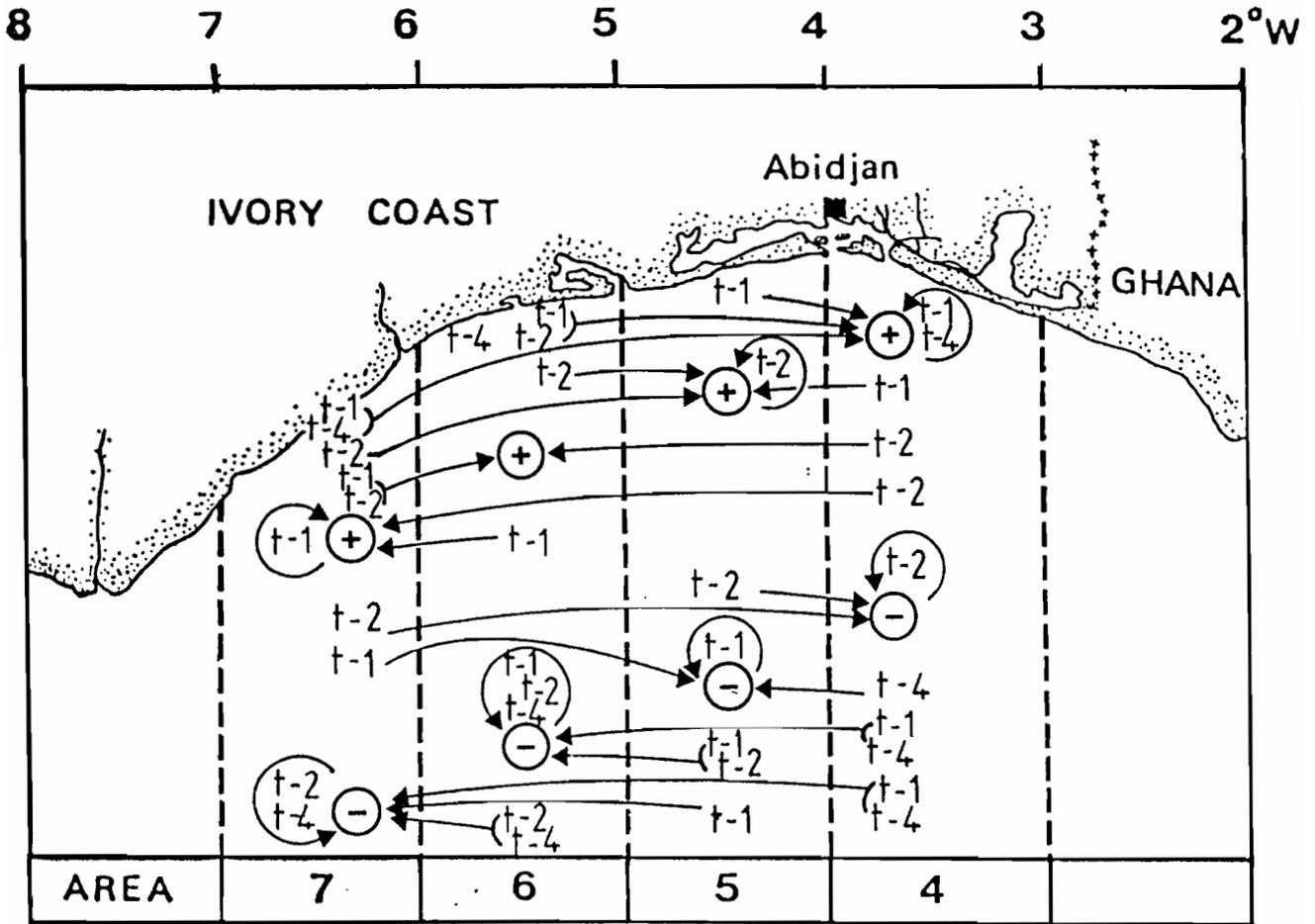


Figure 10: Schematic representation of the propagation in SST suggested by the transformed model.

In more detail, from the figures an east-west migration clearly appears CPUE as shown in the one and two fortnight lags between areas 4 and 7. A reverse movement in CPUE is shown in the lags of one and four fortnights with area 4, indicated by the right arrows in the figure.

A very similar pattern is seen for transformed SST (fig. 10). An east-west migration, particularly from area 4 to areas 6 and 7 is seen, and at the same lags as with CPUE. A similar return migration is also seen, though the relationship with area 6 is not as clear as with CPUE.

The transformed SST suggests that CPUE4 is usually higher when area 6 and area 7 have environmental conditions that are associated with lower values of CPUE6 and CPUE7. Combining these observations, we suggest that the proposed migratory pattern may be due to the fish moving to the areas with the most

favorable environmental conditions. The transformed SST (discussed below) appear to associate favorable conditions with frontal structures. The west-to-east movement probably reflects advection due to the Guinea Current while the east-to-west movement upwelling (Bakun 1978, Picaut 1983).

6.2 Optimal Transformations

The main fishing areas in this fishery are located in areas 4 and 7. Therefore we will only examine in detail the transformations for these two areas.

The estimated transformation for CPUE7 (not shown) is very close to the log transformation that we have used throughout this paper for a priori reasons. The transformation of CPUE7 at time $t-1$ (not shown), however, suggests two regimes: a value of CPUE7 of 5 tons per 24 hours search or less and a value of CPUE7 of 10 tons per 24 hours search and greater. Generally, when CPUE7 has been high it tends to persist for 2 fortnights or longer at the high level. CPUE7 is generally higher when CPUE4 and CPUE6 were higher the previous fortnight. The transformations of CPUE at higher lags are similar in form, though they may be the inverse function.

The transformation of SST7 (fig. 11) suggests three regimes: when the temperature is less than 24°C, when the temperature is between 24°C and 28°C, and when the temperature is greater than 28°C. These values correspond with the isotherms used by Bakun (1978) to define the different oceanographic regimes in the area. Generally, CPUE7 is higher when SST7 two fortnights ago is less than 24°C, while SST7 one fortnight ago is greater than 25°C, preferably greater than 28°C. This suggests that the best fishing will occur in this area when there has been a transition in the water probably due to the passing through of a frontal structure.

A similar but not identical change in SST4 (fig. 12) also leads to higher levels of CPUE7, though higher levels of CPUE4 occur when SST7 undergoes a change that causes lower levels of CPUE7. The transformed values of SST4 and SST7 one fortnight previous define to a large degree when there will be high levels of CPUE7 (greater than 10 tons per 24 hours search). If we plot SST4 one fortnight previous versus SST7 one fortnight previous and mark the points with high CPUE7 (not shown) the points with high CPUE7 show

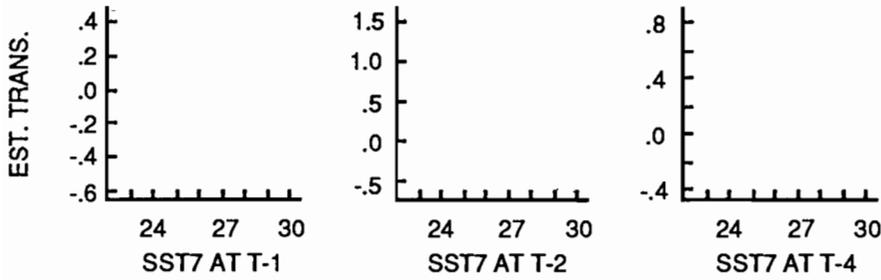


Figure 11: Estimated optimal transformations of SST in area 7 for predicting CPUE in area 7.

about the same distribution as the rest of the points. However, the same plot for the transformed variables (fig. 13) shows that the points with a high CPUE7 are clustered in one region, to a large degree separated from the rest of the data.

The estimated transformations for area 4 (figures 14 and 15) have a similar interpretation. The transformation of the dependent variable CPUE4 (not shown) is also very close to a log transformation. Higher levels of CPUE4 will occur when SST4 makes a transition from colder waters two fortnights previous to warmer waters one fortnight previous (fig. 14). At the same time SST7 should make a transition from warmer (but not too warm) to colder waters (fig. 15).

Plots of transformed SST4 and SST7 through time (not shown) show that the ideal conditions in area 7 for high CPUE4 rarely occur at the same time as the ideal conditions in area 4. Thus CPUE4 tends to be higher either when conditions are favorable in area 4 but not too favorable in area 7 or when conditions are not unfavorable in area 4 but conditions in area 7 are very unfavorable. Unlike in area 7, SST4 and SST7 one fortnight previous are not sufficient to separate out periods with high CPUE4. This suggests that the

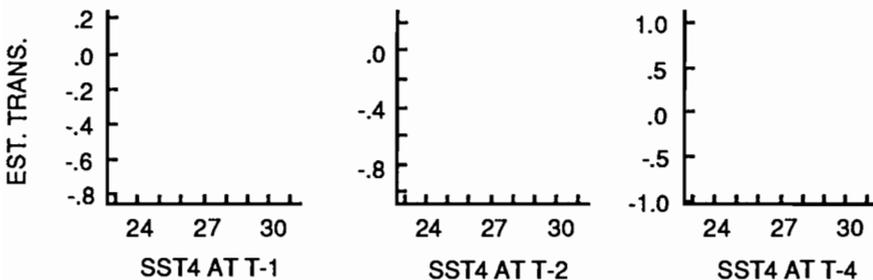


Figure 12: Estimated optimal transformations of SST in area 4 for predicting CPUE in area 7.

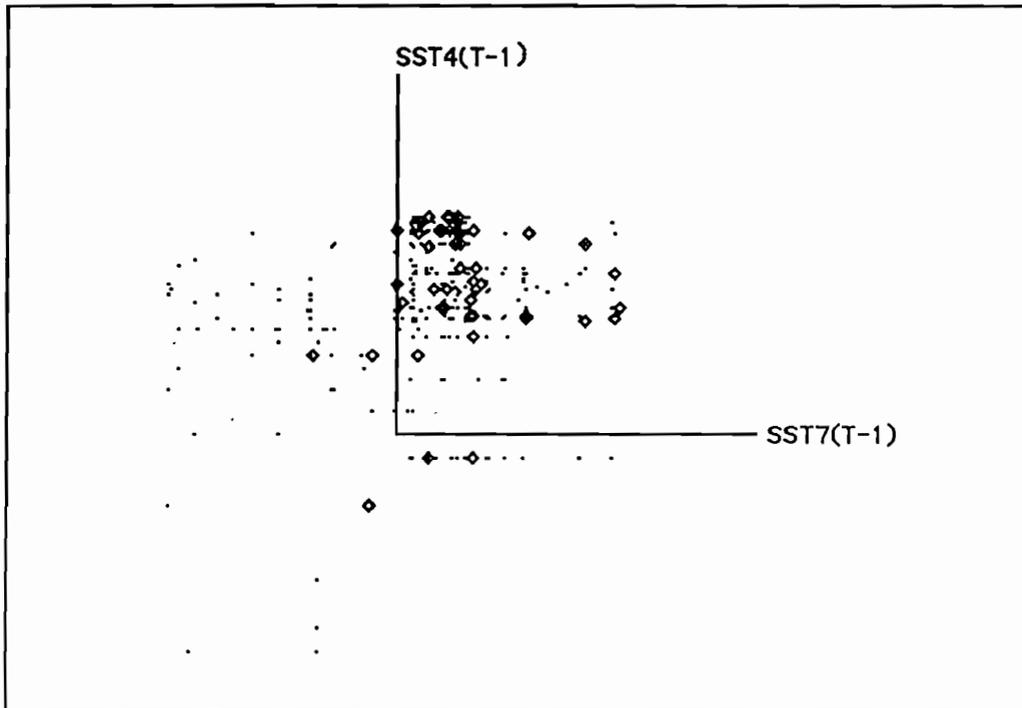


Figure 13: Transformed SST7 versus transformed SST4. Diamonds mark time periods when CPUE in area 7 was high.

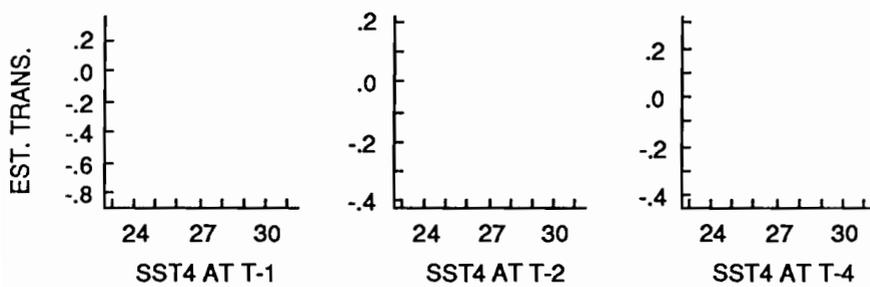


Figure 14: Estimated optimal transformations of SST in area 4 for predicting CPUE in area 4.

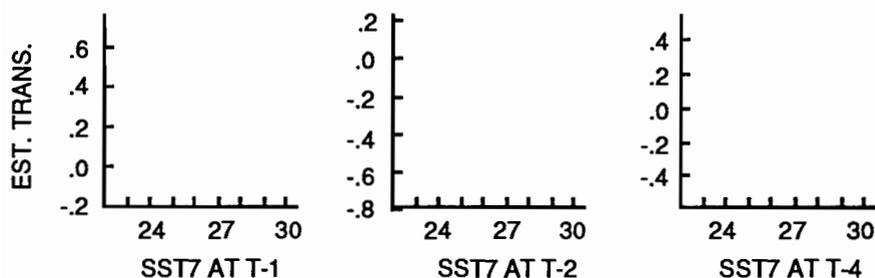


Figure 15: Estimated optimal transformations of SST in area 7 for predicting CPUE in area 4.

process in area 4 is more complicated, involving both what the fish are doing and more complicated behavior in the ocean.

6.3 Discussion and Conclusions

While there must be caution in making interpretations of our space-time analysis for reasons mentioned previously, the general pattern that emerges is that of a west-to-east migration followed by an east-to-west migration. The fish appear to migrate mainly between areas 7 and 4, perhaps avoiding the fishery in the central area by going too deep for the gear. Environmental processes, measured here by the dynamics in SST, appear to influence these migrations. It is interesting to compare this proposed migratory pattern with the dynamics of zooplankton in the same region. During the main cold season there is a general enrichment of zooplankton with an eastern movement associated with the Guinea Current. The zooplankton then make a return migration to the west (area 7) around August, associated with an undercurrent (Binet 1976). During the warm season, the western part of the Ivoirian gulf (area 7) is the area most favorable for zooplankton enrichment and fishing also usually is favorable during this period. Area 5 generally is the area poorest in zooplankton (Binet 1976) and also generally has the lowest levels of CPUE.

Fishermen in the area have observed a lack of fish in the central areas and that the fish appear to migrate very quickly from one area to another. It is difficult to compare two different biological processes, especially when the evidence is circumstantial, but there appears to be enough evidence to develop some rough ideas and to point to the underlying environmental processes and fish behavior that would have to be studied

further to clarify some of these issues. The short (fortnight) time scales in which we find movement in the CPUE as well as the changes in the environment that lead to high levels of CPUE all seem to support the idea that the fish are migrating between areas where they can take advantage of sudden increases in zooplankton biomass caused by favorable environmental conditions (see Binet 1976). Further simultaneous studies of both zooplankton and *S. maderensis* in the same area would help to clarify some of these issues.

Our analysis has presented evidence that the dynamics of *S. maderensis*, both in space and time, appear to be influenced to a considerable degree by the environment. The space-time analysis suggests that the environment may be an indirect influence: favorable environmental conditions may be causing an increase in and aggregation of zooplankton biomass, as in Binet (1976, 1983), and the fish move and take advantage of the increased biomass.

We have also shown that the relationships between CPUE and the environment most likely are highly nonlinear. If we are to better understand the dynamics, we must be careful to work on the appropriate functional scales. Simple linear methods will often obscure relationships that exist both in the data and in the real world.

7 Acknowledgment

We wish to express our gratitude to the Centre de Recherche Oceanographique d'Abidjan who made this study possible. Support for one of the authors (P. Cury) was provided through a cooperative agreement between NMFS and ORSTOM during a visit to the Pacific Fisheries Environmental Group, Monterey, CA. We thank Dr. I. Barrett and Dr. A. Bakun who made this visit possible.

LITERATURE CITED

- AKAIKE, H., G. KITAGAWA, E. ARAHATA AND F. TADA. 1979. TIMSAC-78, Computer Science Monographs. The Institute of Statistical Mathematics, Tokyo. 11. 279p.
- BAKUN, A. 1978. Guinea current upwelling. *Nature* 271: 147-150.

- BAKUN, A., AND R.H. PARRISH. 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions. *In* G.D. Sharp [ed.] Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. IOC Workshop Rep. 28: 67-104.
- BELVEZE, 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 of neritic fish resources . Costa Rica, 18-29 April 1983. FAO Fish. Rep. 291 (2): 285-327.
- BINET, D. 1976. Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pelagique au dessus du plateau ivoirien. Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr. 14: 301-326.
- BINET, D. 1983. Zooplancton des regions cotieres a upwellings saisonniers du golfe de Guinee. Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr. 18: 357-380.
- BOUDREAULT, F.R., J. NORMAND DUPONT ET C. SYLVAIN. 1977. Modeles lineaires de prediction des débarquements de homard aux iles de la Madeleine (Golfe du Saint-Laurent). J. Fish. Res. Board Can. 34: 379-383.
- BREIMAN, L., AND J.H. FRIEDMAN. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. J. Am. Stat. Assoc. 80: 580-619.
- CLEVELAND, W.S. 1979. Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. J. Am. Stat. Assoc. 74: 829-836.
- CURY, P. and C. Roy. 1987. Upwelling et peche des especes pelagiques cotieres de Cote-d'Ivoire: une approche globale. Oceanologica Acta 10:347-357.
- DIA, A.E.K. 1972. Etude de la nutrition de certains clupeides de Cote D'Ivoire. Projet de developpement de la peche pelagique cotiere, Ministere de la production animale. R/S 11/72. 33p.
- FAO. 1974. Rapport terminal du projet FI: DP/IVC/66/506: Etude et mise en valeur des ressources en poissons pelagiques cotiers. Conclusions et recommandations. FAO, Rome: 72p.

- FAO. 1982. Report of the ad hoc working group on the *Sardinella* off the coast of Ivory Coast-Ghana-Togo, CECAF/TECH/82/40 (En): 72p.
- FONTENEAU, A. AND E.G. MARCHAL. 1970. Recolte, stockage et traitement des donnees statistiques relatives a la peche des sardiniens (filet tournant) en Cote D'Ivoire. Doc. Sci. C.R.O. Abidjan. 1: 21-30.
- GRANGER, C.W.J. AND P. NEWBOLD. 1977. Forecasting economic time series. Economic theory and mathematical economics series. Academic Press. 333p.
- LAEVASTU, T. AND M.L. HAYES. 1981. Fisheries oceanography and ecology. Fishing News (Books) Ltd., Farnham, Surrey, England, 199p.
- MARCHAL, E.G. 1967. La peche des sardiniens ivoiriens en 1966. Doc. Sci. Prov. C.R.O. Abidjan. 19: 26p.
- MARCHAL, E.G. AND J. PICAUT. 1977. Repartitions et abondance evaluees par echointegration des poissons du plateau ivoiro-ghanéen relation avec les upwellings locaux. J. Rech. Oceanogr. Vol. 2 (4):39-57.
- MENDELSSOHN, R. AND C. ROY. 1986. Environmental influences on the French, Ivory Coast, Senegalese and Moroccan tuna catches in the gulf of Guinea. p170-188 In Special Publication of the International Skipjack Year Program, ICCAT, Madrid.
- MENDELSSOHN, R. AND P. CURY. 1987. Forecasting a fortnightly abundance index of the Ivoirian coastal pelagic species and associated environmental conditions. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44:408-421.
- MORLIERE, A. 1970. Les saisons marines devant Abidjan. Doc. Sci. C.R.O. Abidjan. 1: 1-15.
- ORSTOM/FRU. 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des cotes ivoiro-ghanéennes. Fishery Research Unit Tema, Centre de Recherches Oceanographiques Abidjan, ORSTOM: 62 p.
- PICAUT, J. 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the Eastern Equatorial Atlantic. J. Physical Oceanography. 13: 18-37.
- SHUMWAY, R.H. AND D.S. STOFFER. 1982. An approach to time series smoothing and forecasting using the EM algorithm. Journal of Time Series Analysis. 3(4): 253-264.

TIAO, G.C. AND G.E.P. BOX . 1981. Modeling Multiple Time Series with Applications. J. Am. Stat. Assoc. 76: 802-816.

TIAO, G.C., G.E.P. BOX, M.R. GRUPE, G.B. HUDAK, W.R. BELL AND I.CHANG. 1980. The Wisconsin Multiple Time Series (WMTS-1) Program. A Preliminary Guide. Department of Statistics, University of Wisconsin, Madison. 75p.

II. LE MOYEN TERME

INTRODUCTION DE VARIABLES CLIMATIQUES DANS LES MODELES NON-LINEAIRES

**2.1. OPTIMAL ENVIRONMENTAL WINDOW
AND PELAGIC FISH RECRUITMENT SUCCESS
IN UPWELLING AREAS.**

**OPTIMAL ENVIRONMENTAL WINDOW
AND PELAGIC FISH RECRUITMENT SUCCESS
IN UPWELLING AREAS**

Philippe CURY and Claude ROY (*)

(*) alphabetic order

ORSTOM scientists
Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye
Institut Sénégalais de Recherches Agricoles
B.P. 2241
DAKAR
SENEGAL

ABSTRACT

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 relations between recruitments and upwelling indices or wind mixing. The recruitment of the Peruvian anchoveta, of the Pacific sardine 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 5-6 m/sec 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.

Key-words: pelagic fish, stock, recruitment, upwelling, turbulence.

RESUME

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, de la sardine du Pacifique 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 5-6 m/sec 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 .

Mots-clés: poisson pélagique, stock, recrutement, upwelling, turbulence.

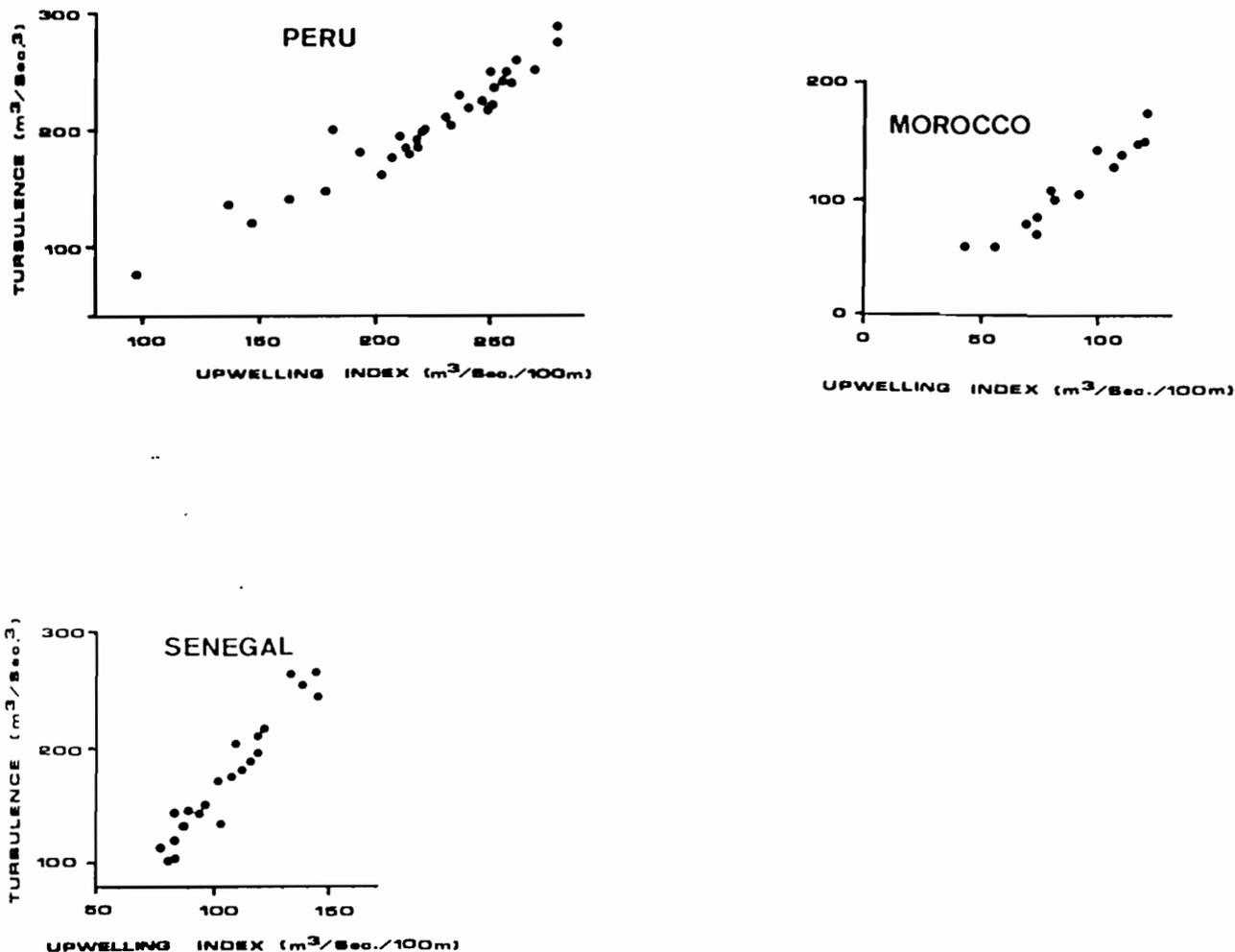


Figure 1 : Relationship between annual upwelling index (tons/sec./100 m.) and turbulence (m³/sec³) for Ekman-type upwellings in Peru from 1953 to 1985 (Mendo *et al.*, 1987), in Morocco from 1968 to 1981 (Belvèze, 1984) and Senegal from 1964 to 1986 (Roy, unpublished data).

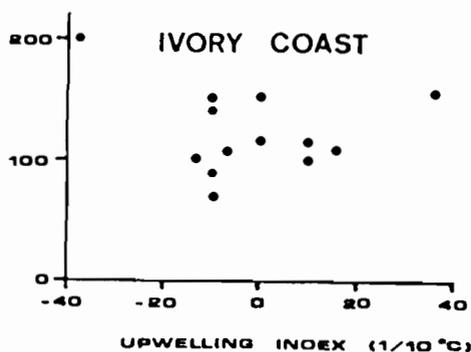


Figure 2 : Relationship between annual upwelling index (1/10°C) and turbulence (m³/sec³) for a non-Ekman-type upwelling in Ivory Coast from 1966 to 1981 (1971 and 1972 are missing - Cury and Roy (1987) and ship of opportunity data).

INTRODUCTION

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 pre-recruit 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 importance 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 relations that may exist between 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.

1. Analysis of the relations between recruitment and upwelling

1.1. 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

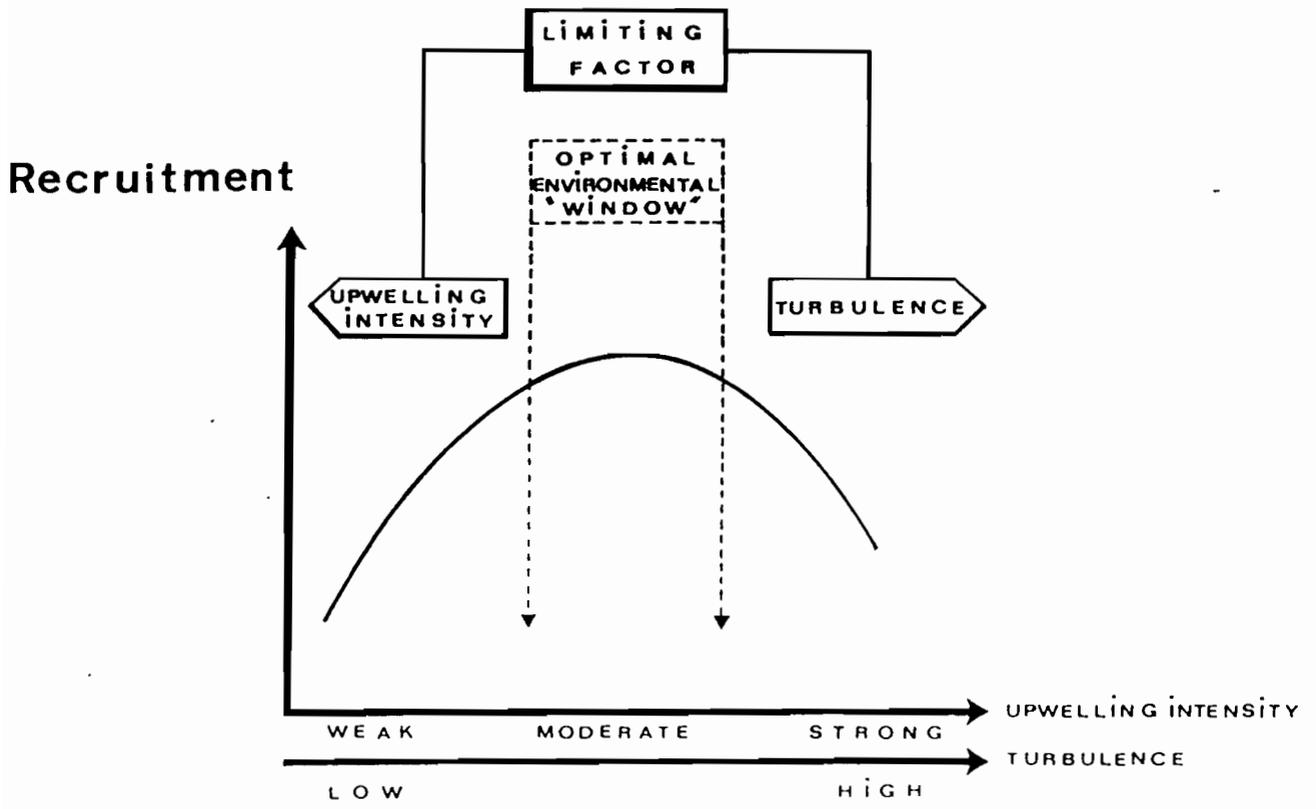


Figure 3 : Theoretical relationship between recruitment and environmental factors in upwelling areas.

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) and upward thermocline slope at the coast due to the intensification of the eastward Guinea Current (Ingham, 1970) or local cooling downstream of a cape (Marchal and Picaut, 1977). Since local winds are not the driving force of this non-Ekman 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).

1.2. A 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 desaggregating 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

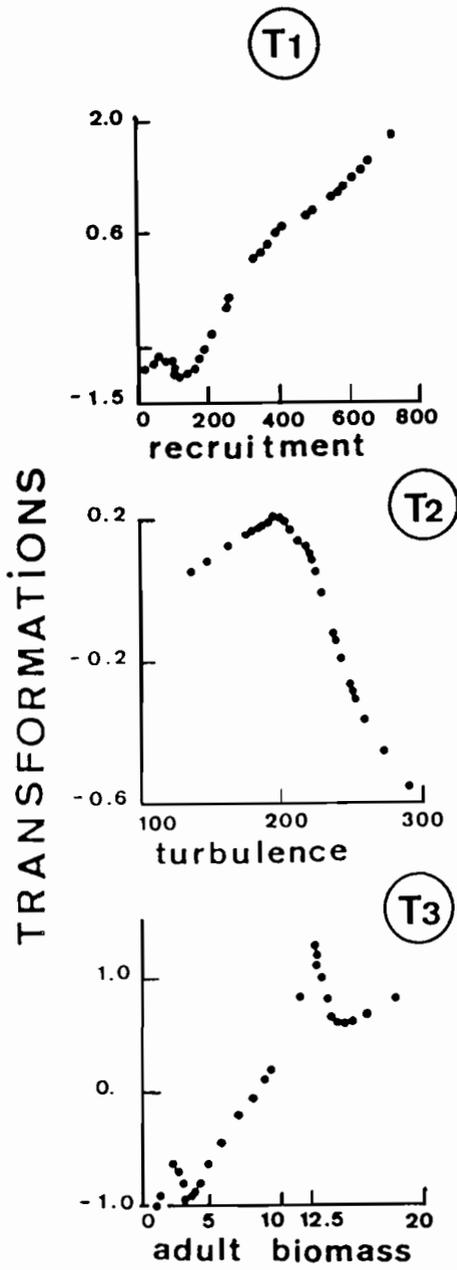


Figure 4 : Optimal empirical transformations for recruitment (T1), turbulence (T2) and adult biomass (T3) for the Peruvian anchoveta.

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 strength of the upwelling is not correlated with wind intensity. We hypothesize that the relations 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).

1.3. 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 logarithm 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:

$$e^2 = \frac{E \left((T_1(Y) - \sum_{j=1}^p T_{j+1}(X_j))^2 \right)}{\text{Var} (T_1(Y))}$$

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

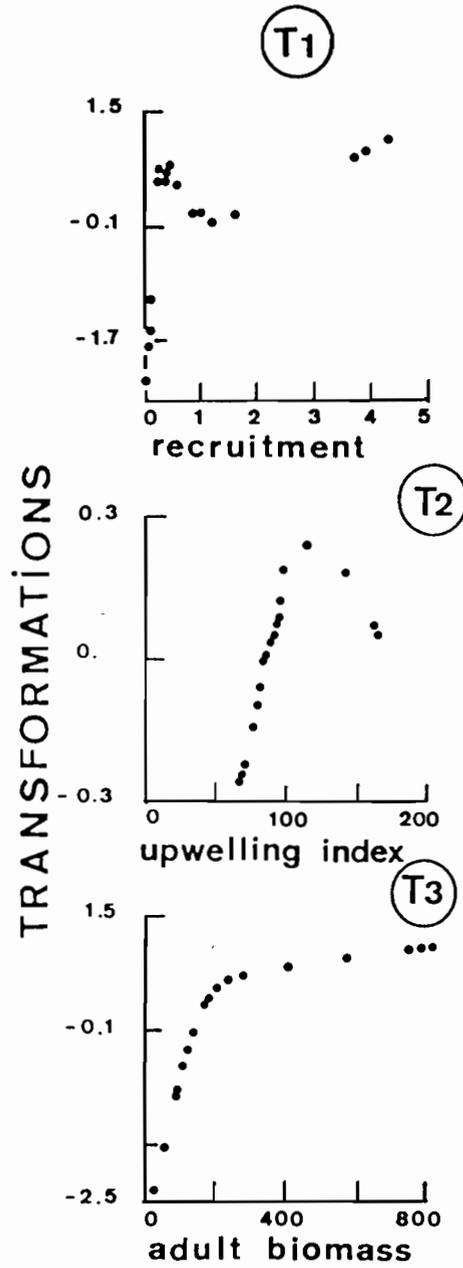


Figure 5 : Optimal empirical transformations for recruitment (T1), upwelling index (T2) and adult biomass (T3) for the Pacific sardine.

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 relation between the response and predictor variables (i.e. it allows the identification of discontinuities in the relation).

2. Review of some pelagic fish stocks of upwelling areas.

2.1. 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, Mendelsohn 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-month 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:

$$T1 (\text{Recruitment}) = T2 (\text{turbulence}) + T3 (\text{adult biomass}) \quad (1)$$

The plot of the transformed values of the data against the original values are shown in figure 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 m³/s³ (which corresponds to a wind speed between 5 and 6 m/sec.) 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 * 10⁶ tons) (fig.4-T3). The resulting transformed model (1) explains 70 % of the observed

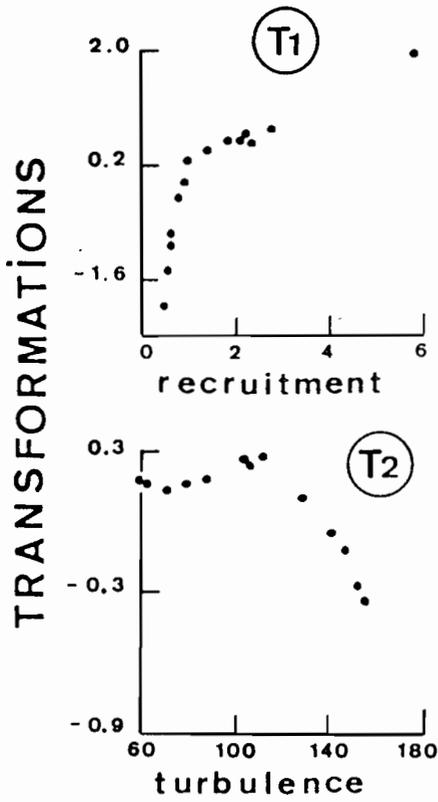


Figure 6 : Optimal empirical transformations for recruitment (T1) and turbulence (T2) for the Moroccan sardine.

variance in the recruitment data. Recruitment is positively correlated with stock biomass; however, the relation 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/sec. 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 rôle 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 m³/sec³ (table 1, fig. 4-T2). Consequently, overfishing was apparently not the only factor preventing a recovery of the stock.

2.2. 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 relation presented no curvature (density-dependent regulation of the recruitment). We used new population estimates 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 two years later. For example recruitment index in 1948 is associated with annual upwelling index and adult biomass calculated in 1946:

$$T1(\text{recruitment}) = T2 (\text{upwelling index}) + T3 (\text{adult biomass})(2)$$

The transformation for the recruitment index presents a sharp increase for low values (under 0.5 * 10⁹ fish), it decreases for values between 0.5 and 1.0 * 10⁹ and increases slowly for higher values (fig. 5-T1). The upwelling index transformation is dome shaped with a breaking point around a value of 100-120 m³/sec per 100m of coastline (this value corresponds roughly to an alongshore wind speed of 5 m/sec) (fig. 5-T2). The transformation of adult biomass is typically a Beverton and Holt stock-recruitment relation (fig. 5-T3); it shows a curvature for sardine biomass of 200 * 10³ metric tons. The model (2) explains 87% of the recruitment variance.

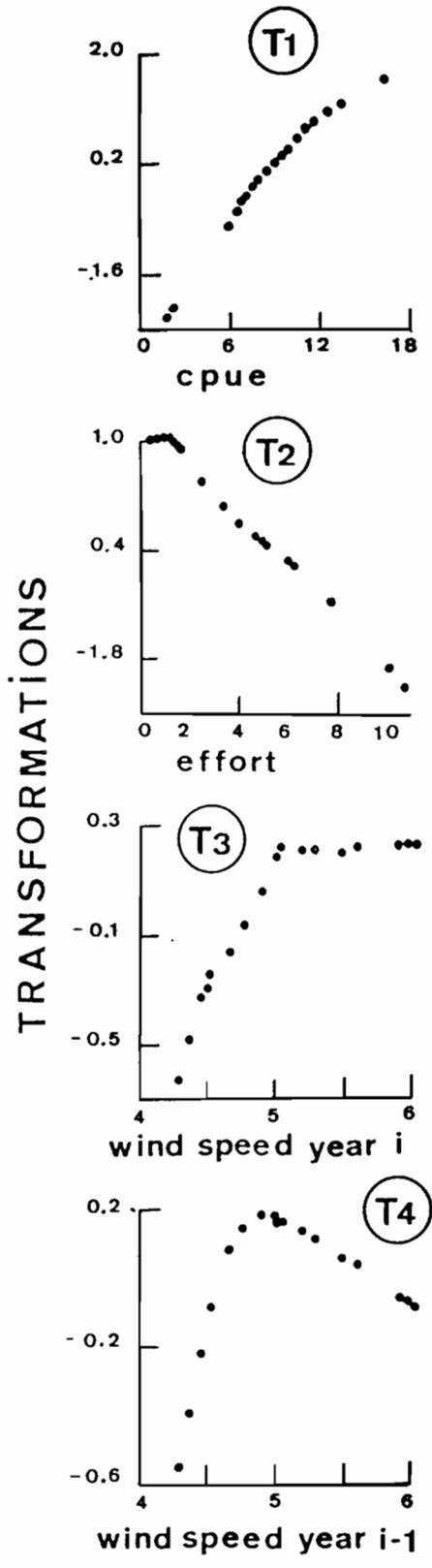


Figure 7 : Optimal empirical transformations for CPUE (T1), fishing effort (T2), wind speed during the fishing year (T3) and wind speed during the previous year (T4) for the Senegalese round sardinella.

These relations provide some complementary information on the waning years of the Pacific sardine fishery. After 1954, the adult biomass was under $200 * 10^3$ metric tons (table 2) and the recruitment-adult biomass relation 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, too depressed biomass associated with a high exploitation rate.

2.3. West African sardines and sardinellas

(a) 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:

$$T1 (\text{recruitment}) = T2 (\text{turbulence}) \quad (3)$$

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 m^3/s^3 (which corresponds to a wind speed close to 5 m/sec.); for higher values of wind speed it decreases strongly (fig.6-T2).

(b) 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 one year before. The upwelling intensity one year before the fishing year appears to have an important effect on recruitment (sardinellas are recruited to the fishery after one year). 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 upwelling season (November

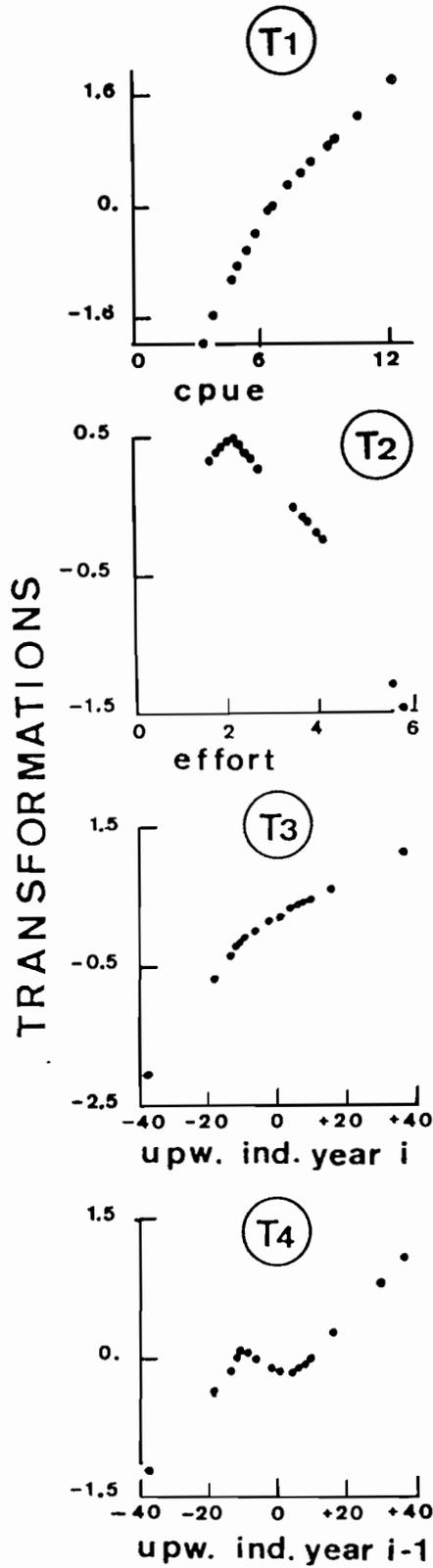


Figure 8 : Optimal empirical transformations for CPUE (T1), fishing effort (T2), upwelling index during the fishing year (T3) and upwelling index during the previous year (T4) for the Ivoirian sardinellas.

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 one year before are calculated:

$$T1(CPUE_i) = T2(\text{fishing effort}_i) + T3(\text{ind.}_i) + T4(\text{ind.}_{i-1}) \quad (4)$$

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 8-T1). The transformations of effort are nearly linear and have a negative slope. The relation between CPUE and effort is negative and can be approximated with a linear model (fig. 7-T2 and 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 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 one year 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 the relation between the environmental parameter and recruitment. For Senegal, the transformation of wind speed one year before the fishing year is dome shaped with a breaking point centered at 5 m/sec. (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. 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 relation exists between recruitment and upwelling in a non Ekman-type upwelling and that a dome shaped relation exists in an Ekman-type upwelling.

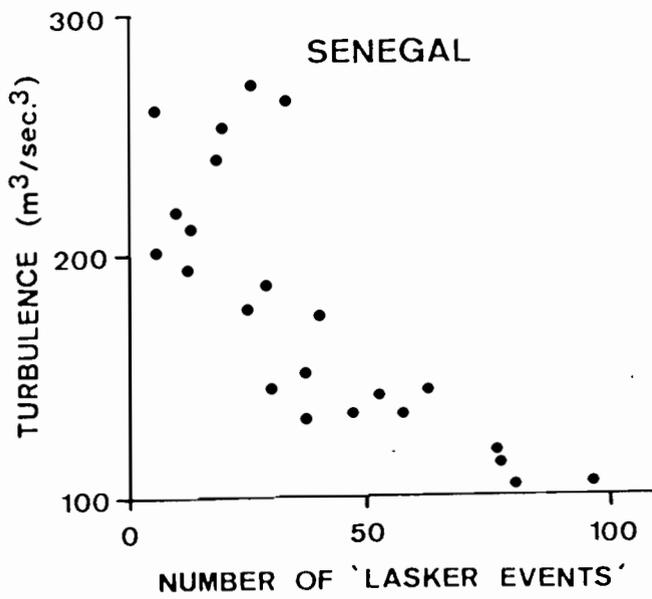
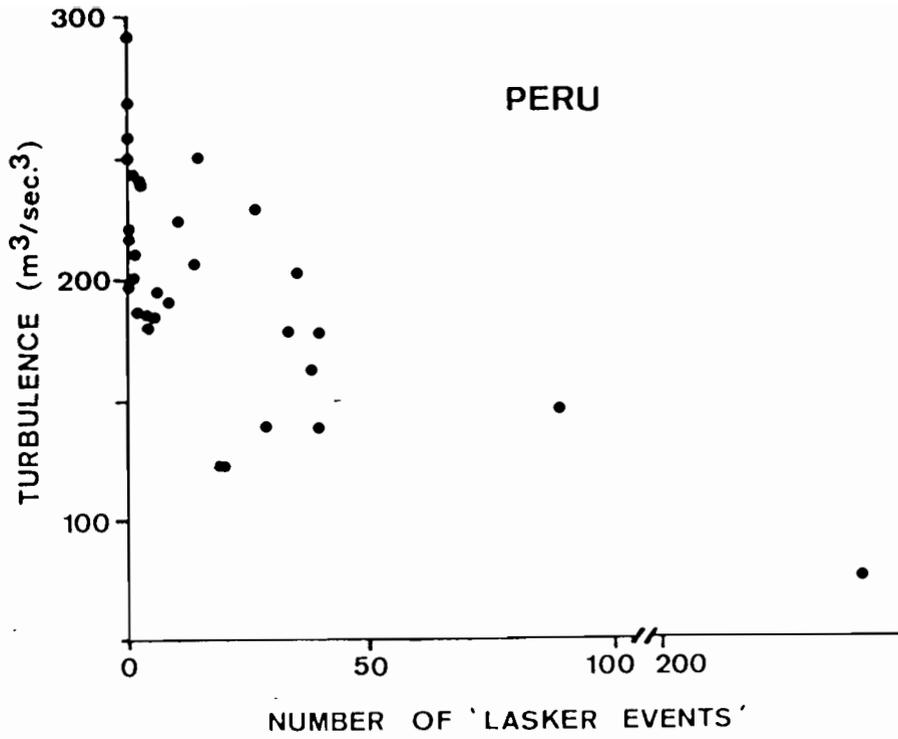


Figure 9 : Relationship between annual turbulence indices (m³/sec³) and occurrence of "Lasker events" in Peru and Senegal.

3. Discussion: "5-6 m/sec. wind speed" as an "optimal environmental window"

(a) "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-day periods during which the wind speed did not exceed 5 m/sec. While arrived at from a 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: figure 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.

(b) Physical and biological significance of 5-6 m/sec.

What is the significance of the 5-6 m/sec value considering oceanographic features and enrichment processes? From a physical point of view, the threshold wind speed of 5 m/sec 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, 1978). Also, when the wind speed is greater than about 7 m/sec, wave breaking becomes obvious (Pond and Pickard, 1978) and generates strong turbulence. From a biological point of view, wind speed of approximately 5 m/sec has been found to be a "threshold" value above which wind mixing tends to desaggregate 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 Ekman transport of eggs and larvae with increased Ekman type upwelling 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.*, 1988), we think that turbulence in a reproductive area is perhaps a dominant factor.

(c) 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 relations 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 relation exists between recruitment and upwelling intensity estimated from wind data. The non-linearity always appears for values of wind speed around 5-6 m/sec. 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 relation between recruitment success and environmental limiting factors.

Dedication

This work is dedicated to Dr. Reuben Lasker, a generous man and a pioneer in recruitment studies.

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. Mendelsohn 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. Specials thanks to F. Laloe for his continuous 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.
- Bakun, A., 1978. Guinea current upwelling. *Nature*, 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 Reports N° 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, 532p.
- 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 (eds.). 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 and New-York. Vol.20: 1-223.
- Breiman, L. and J.H. Friedman. 1985. Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Amer. 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 Cl. 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.

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

Demers, S., Therriault, J.C., Bourget, E. 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. Amer. 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 (eds.). *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.

Hjort, J. 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 Barber R.T., 1977. Primary production off northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions. *Deep-Sea Research*, vol. 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. In A.L.H. Gameson (ed.) *Discharge of sewage from sea outfalls*. *Int. Symp. Pap.* 33. Pergamon Press, Inc. NY. p. 1-9.

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

- 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. 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.
- Lasker, R. 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.
- Lasker, R. (ed.). 1981b. Marine fish larvae. Morphology, ecology, and relation to fisheries. University of Washington Press. Seattle and London. 131p.
- Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol.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.
- 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, Vol. 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 Picaut J., 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. In J.H.S. Blaxter (ed.), The early life history of fish. Spinger-Verlag, New York-Heidelberg-Berlin, p. 3-9.
- 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 (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

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 (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

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.

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

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

Parrish, R.H. and A.D. MacCall. 1978. Climatic variation and exploitation in the Pacific mackerel fishery. Calif. Dept. Fish and Game, Fish Bull., 167, 1-110.

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 (eds.). Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO Fish Rep., 291, Vol. 3: 731-777.

Pauly, D., Palomares, M.L. 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 (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. and 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.

- Peterman, M.R. and M.J. Bradford. 1987. Wind speed and mortality rate of a marine fish, the northern anchovy (Engraulis mordax). Science (Wash.) 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. 241p.
- 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 et H. Belvèze. 1988. Stratégie spatio-temporelle de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. Submitted to Aquatic Living Resources.
- 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.
- Saville, A. 1965. Factors controlling dispersal of the pelagic stages of fish and their influence on survival. Int. Com. for N.W. Atlantic Fisheries, Special Publication, 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., Vol. 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.
- Therriault, J.C. and T. Platt. 1981. Environmental control of phytoplankton patchiness. J. Fish. Res. Bd. 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.

YEAR	N° RECRUITS x 10 ⁹	ADULT BIOMASS tons x 10 ⁶	TURB. INDEX m ³ .sec ⁻³	UPW. INDEX m ³ .sec ⁻¹ .100m ⁻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
1958	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

Table 1 : Recruitment (number of 3-month old fish) and mean annual parent stock (adult biomass of 3-month or older fish) of the Peruvian anchoveta (Pauly *et al.*, 1987). Annual turbulence and upwelling indices off Trujillo (Mendo *et al.*, 1987).

YEAR	N° RECRUITS x 10 ⁹	ADULT BIOMASS tons.10 ³	UPW. INDEX m ³ .sec ⁻¹ .100m ⁻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	.290	277	77.4
1952	.397	136	68.7
1953	.972	202	90.8
1954	1.197	239	81.3
1955	.382	170	160.5
1956	.264	108	139.8
1957	.588	90	113.4
1958	1.586	177	97.1
1959	.905	122	162.3
1960	.288	88	91.6
1961	.111	54	88.8
1962	.074	27	94.8
1963	.056	21	76.4
1964	.011	11	152.8
1965		3	

Table 2 : Recruitment (number of year class at age 2) and parent stock (adult biomass of 2-year older fish) of the Pacific sardine (MacCall, 1979). Annual upwelling index off Monterey (Bakun, 1973).

YEAR	CPUE tons.day ⁻¹	UPW. INDEX m ³ .sec ⁻¹ .100m ⁻¹ coastline	TURB. INDEX m ³ .sec ⁻³
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

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).

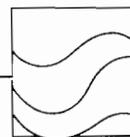
YEAR	CPUE tons.10hrs ⁻¹	EFFORT 10hrs.10 ³	WIND SPEED m.sec ⁻¹	TURB. INDEX m ³ .sec ⁻³	UPW. INDEX m ³ .sec ⁻¹ .100m ⁻¹
1964				152	97
1965				178	113
1966	13.54	0.607	4.90	145	90
1967	11.62	0.673	4.66	144	84
1968	12.70	0.880	4.46	105	85
1969	9.86	1.325	4.37	120	83
1970	7.56	1.469	4.29	133	87
1971	10.68	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 4 : CPUE , fishing effort for the Senegalese round sardinella fishery (Fréon, 1983). Seasonal wind speed, turbulence and upwelling indices off Yoff (Fréon, 1983; Roy, unpublished data).

YEAR	CPUE tons.day ⁻¹	EFFORT day.10 ³	TURB. INDEX m ³ .sec ⁻³	UPW. 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

Table 5 : CPUE , fishing effort for the Ivoire-ghanaiian sardinellas fishery (Cury and Roy, 1987 and unpublished data). Annual turbulence (Roy, unpublished data) and upwelling index off Abidjan (Cury and Roy, 1987).

**2.2. UPWELLING ET PECHE
DES ESPECES PELAGIQUES COTIERES
DE COTE D'IVOIRE: UNE APPROCHE GLOBALE**



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 ^b

^a Centre de Recherches Océanographiques (CRO), BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

^b 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

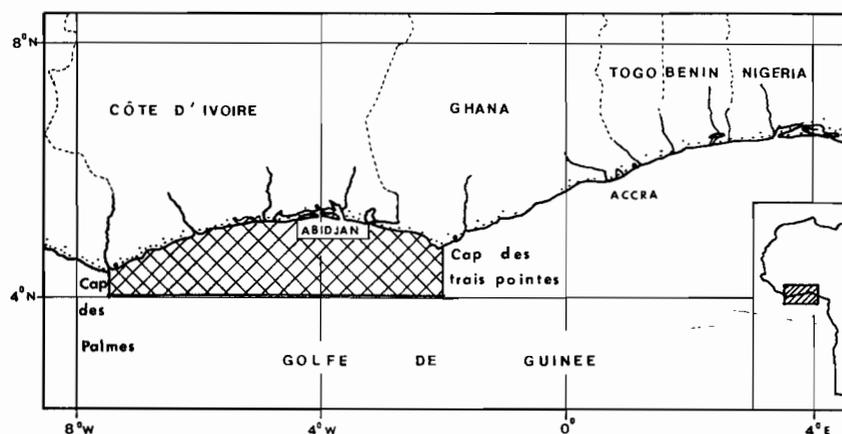


Figure 1
Présentation de la zone d'étude.
Localization of the studied area.

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 (Troader *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 pêcherie ont permis de relier l'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.

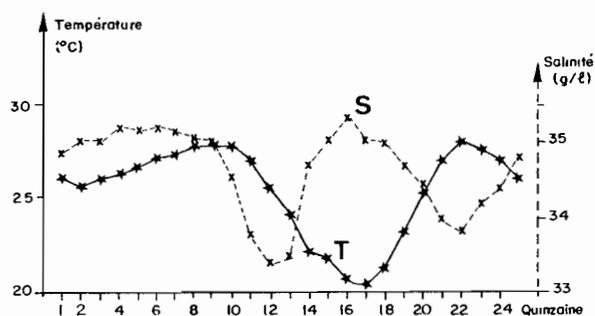


Figure 2
Cycle annuel moyen, par quinzaine, de la température et de la salinité à 10 m, à la station côtière d'Abidjan (moyenne 1966-1982).
Mean fortnightly seasonal cycle of temperature and salinity at 10 m depth at Abidjan coastal station (mean 1966-1982).

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.

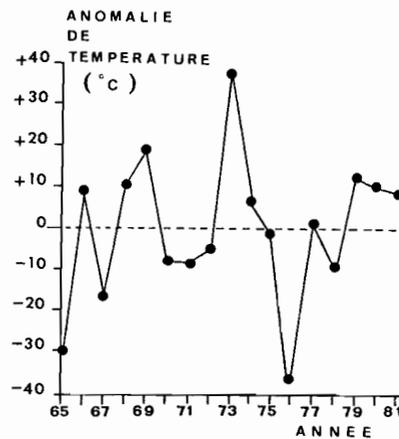


Figure 3
Somme des anomalies de température de surface (en °C), au cours des deux saisons froides, de 1965 à 1981.
Sum of sea surface temperature anomalies (in °C), for the two cold seasons, from 1965 to 1981.

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 de 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 in 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	21 930
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	9 875
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	8 775
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	2 430
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	1 070
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	2 200
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	9,43

* Les prises chalutières ne sont pas prises en compte.

* Trawlers catch are not included.

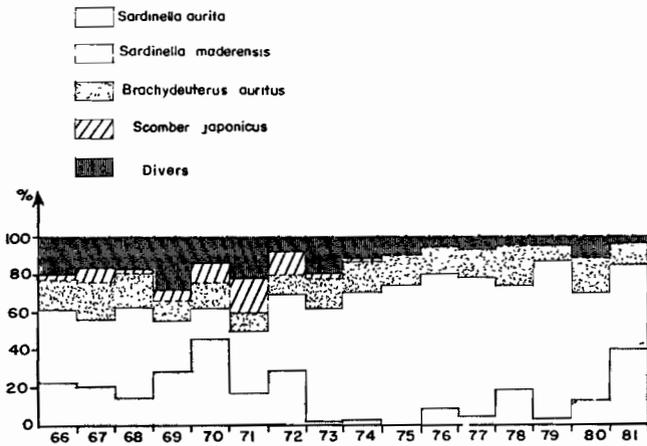


Figure 4
Pourcentages annuels des différentes espèces pélagiques côtières dans les captures totales des senneurs abidjanais, de 1966 à 1981.
Annual percentage of the coastal pelagic species in the purse seiners catch of Abidjan, from 1966 to 1981.

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.

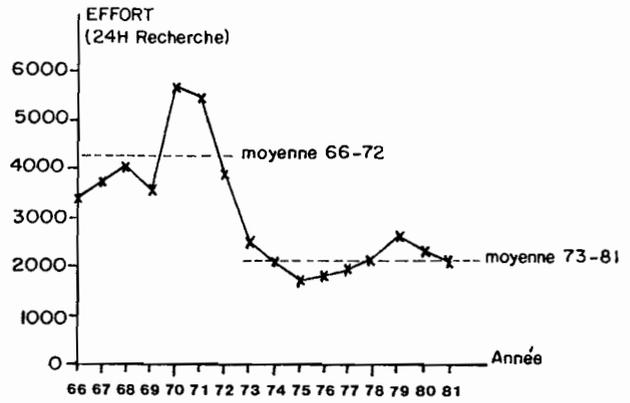


Figure 5
Évolution des temps de recherche (par 24 h) de la flottille des senneurs abidjanais, de 1966 à 1981.
Evolution of searching time (per 24 h) of the purse seiner of Abidjan, from 1966 to 1981.

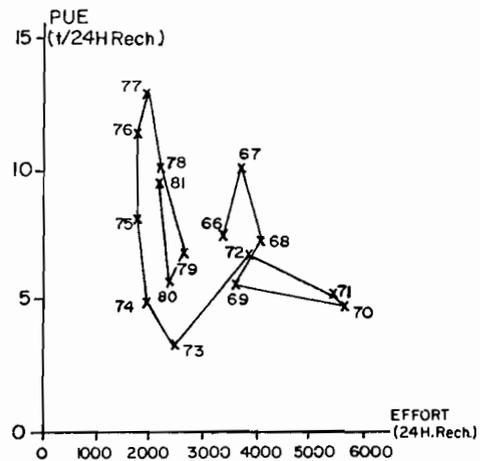


Figure 6
Relations entre les PUE (prises par unité d'effort, en tonnes par 24 h de recherche) des espèces pélagiques côtières et l'effort de pêche (par 24 h de recherche) de la flottille des senneurs abidjanais.
CPUE (catch per unit of effort, in tons per 24 h of search) for coastal pelagic species versus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

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

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) :

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

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 : B_v , biomasse vierge moyenne théorique (définie sous des conditions climatiques moyennes); b , constante.

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

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

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

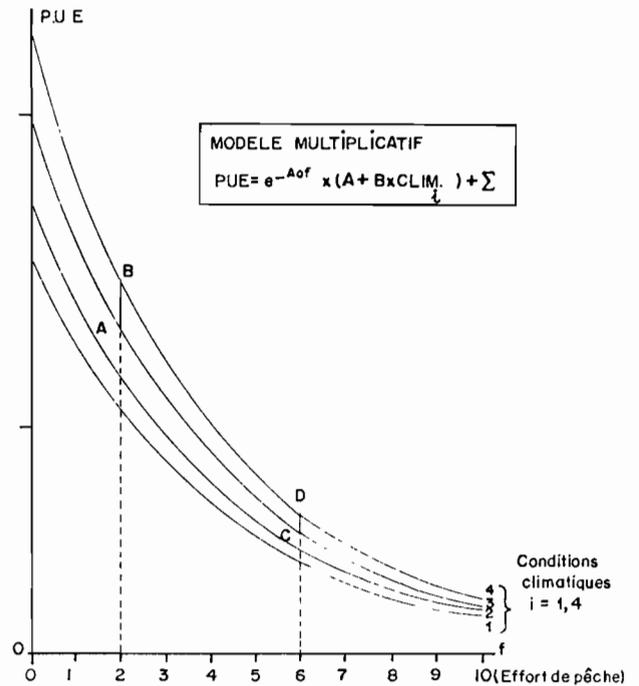


Figure 7 Schéma théorique (échelles arbitraires) de l'évolution des PUE (prises par unité d'effort) en fonction de l'effort de pêche pour quatre situations climatiques différentes.

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. _{AO}	A	S. E. _A	B	S. E. _B	C	S. E. _C	
$PUE = A e^{-A_0 \cdot f} + \Sigma_1$	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

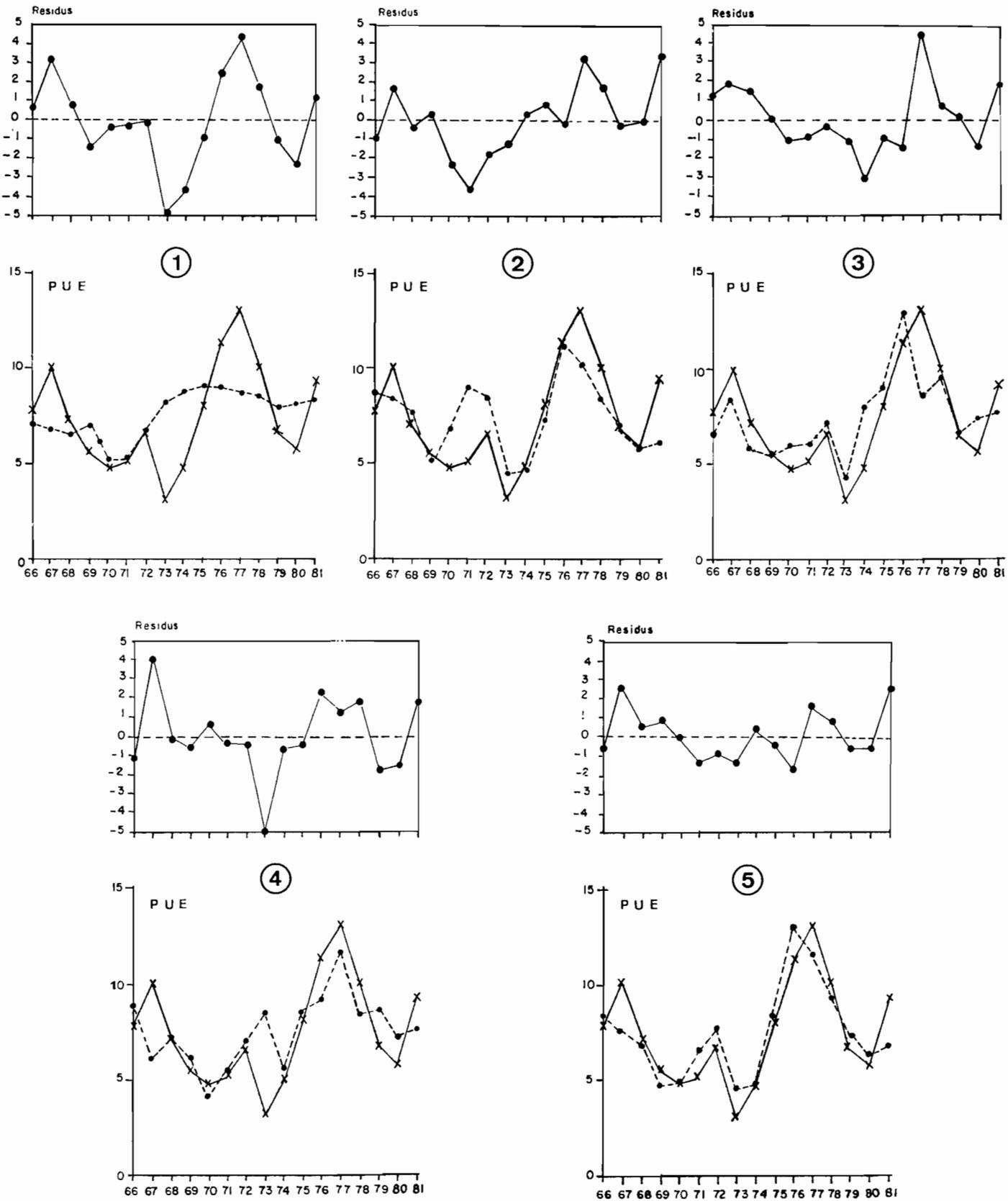


Figure 8
 Évolution des PUE (prises par unité d'effort) entre 1966 et 1981, valeurs observées (trait plein) et valeurs ajustées (trait pointillé) par le modèle utilisant les paramètres suivants :

- 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 SSAF*, 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^{re} 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 pêcherie 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, CEEAF/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 sardières (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 sardières 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 clupeides 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. État, 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.
- Hartsuijker 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 clupéidés 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.

III. LE LONG TERME

UNE APPROCHE EVOLUTIONNISTE

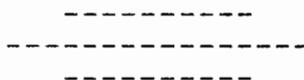
**3.1. DYNAMIQUE QUALITATIVE COMPAREE
DE DEUX ESPECES DE SARDINELLES
DES COTES OUEST-AFRICAINES:**

**PREMIERE PARTIE: APPARENCES ET REALITES
DE LA COMPETITION ENTRE SARDINELLA AURITA
ET SARDINELLA MADERENSIS.**

DYNAMIQUE QUALITATIVE
COMPAREE DE DEUX ESPECES DE SARDINELLES
DES COTES OUEST-AFRICAINES

PREMIERE PARTIE :

APPARENCES ET REALITES DE LA COMPETITION
ENTRE *SARDINELLA AURITA* ET *SARDINELLA MADERENSIS*



COMPARATIVE QUALITATIVE STUDY OF
TWO *SARDINELLA* SPECIES DYNAMIC
OF THE WEST-AFRICAN COAST

PART ONE :

APPEARANCES AND REALITIES OF THE COMPETITION
BETWEEN *SARDINELLA AURITA* AND *SARDINELLA MADERENSIS*

Philippe CURY et André FONTANA
Chercheurs ORSTOM
en service au CRODT/ISRA
B.P. 2241
DAKAR
SENEGAL

RESUME

Les deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) sont présentes dans les trois régions d'upwelling de l'Ouest africain (zones sénégalomauritanienne, ivoiro-ghanéenne et congo-angolaise). La compétition entre ces deux espèces, présentant une grande similitude de forme, à l'activité et aux régimes alimentaires très proches et occupant les mêmes zones géographiques semble effective.

Une étude approfondie montre que les stratégies d'occupation du milieu et de reproduction de ces deux espèces sont intimement liées à la dynamique des upwellings mais qu'elles divergent en de nombreux points. Une complémentarité spatio-temporelle existe entre la dynamique de ces deux espèces et rend la coexistence possible.

Même si la compétition entre deux espèces de poissons pélagiques peut souvent paraître effective en écologie marine, rares sont les exemples où elle peut être mise en évidence au niveau de l'abondance respective des stocks. Les auteurs insistent sur le fait que les mécanismes de compétition pour des espèces spécialisées comme les pélagiques doivent être précisés au niveau de certains paramètres du cycle vital de l'espèce.

L'importance de l'étude des mécanismes d'évitement dans l'analyse et la compréhension de la dynamique de ces populations apparemment en compétition directe est ainsi soulignée.

Mots-clés: Sardinelles, Afrique de l'Ouest, compétition interspécifique.

ABSTRACT

Two sardinella species (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*) are present in the three West-African upwelling areas (the Senegalese-Mauritanian, the Ivoire-Ghanaian and the Congo-Angolese zones). The competition between these two species, morphologically alike, with similar diet and occupying the same geographic areas, appears to be real.

A comparative study shows that their space occupation and their reproductive patterns are related to the dynamic of the upwellings but that they differ in many ways. A spatio-temporal complementarity exists between these two species and make the coexistence possible.

Even if the competition between two pelagic species often appears real in marine ecology, rare are the examples where it can be shown on relative abundance of stocks. The authors stress the fact that competition mechanisms for high specialized species like pelagics have to be specified for certain parameters of their life cycle.

The importance of avoidance mechanisms study for the analysis and understanding of populations dynamic which are apparently in direct competition is emphasized.

Key-words: Sardinellas, West-Africa, interspecific-competition.

INTRODUCTION

Darwin (1859) a insisté sur la signification évolutionniste de la compétition et sur sa contribution à la sélection naturelle tout en soulignant l'importance toute particulière de celle-ci pour des espèces voisines: "comme les espèces d'un même genre présentent habituellement, mais pas invariablement, une certaine similitude d'habitudes et de constitution, et toujours de structure, la lutte sera généralement plus sévère entre elles quand ces espèces entrent en compétition, qu'entre des espèces de genres distincts".

Darwin avait identifié et montré l'importance de la compétition dans le domaine animal. Il restait à la quantifier. Le principe de l'exclusion compétitive fut ensuite établi expérimentalement. Il postule que deux ou plusieurs espèces ayant la même niche écologique c'est à dire "présentant des modes d'utilisation des ressources identiques ne peuvent continuer de coexister dans un environnement stable, la plus apte éliminant les autres" (Gause, 1934, 1935; Hardin 1960). La sévérité de la compétition apparaissait avec toute sa force.

La réalité semble moins "agressive" qu'il n'y paraît à première vue et nombre d'écologistes ont tempéré cette vision de la compétition soit expérimentalement (Ayala, 1969) ou mathématiquement (Vandermeer, 1975) en insistant sur les mécanismes d'évitement d'une compétition directe pour les milieux naturels (Mayr, 1974; Wiens, 1977; Connell, 1980; Barbault, 1981; Colinvaux, 1982). La conception récemment développée semble concilier ces deux approches fondamentalement différentes de la sévérité de la compétition dans la nature en évoquant le caractère variable et discontinu des mécanismes mis en jeu (Schoener, 1982).

Nous proposons dans cet article d'analyser les "apparences" et les "réalités" de la compétition pour deux espèces voisines des côtes ouest-africaines : *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*. Les facteurs de compétition apparente seront décrits ainsi que les mécanismes d'évitement d'une compétition directe. Ces exemples nous amèneront enfin à proposer quelques considérations sur le concept de compétition en écologie marine.

1. Les facteurs de compétition apparente

1.1 Similitude de forme

La similitude de forme n'est pas seulement un facteur morphologique, elle a aussi une signification physiologique, éthologique et démographique (Barbault, 1984). Ainsi à une forte ressemblance morphologique seront associés nombre de critères biologiques communs,

facteurs d'une compétition potentielle.

La figure 1 illustre la grande ressemblance qui existe entre *S. aurita* et *S. maderensis*. Seules quelques caractéristiques morphologiques externes permettent de les distinguer avec exactitude (Ben Tuvia, 1960) :

- *S. aurita* possède un corps fusiforme et comprimé, des nageoires ventrales à 9 rayons, une tache noire ronde, bien délimitée sur le bord postéro-supérieur de l'opercule et une bande jaune d'or allant de l'extrémité supérieure de l'opercule à la base du pédoncule caudale.

- *S. maderensis* a un corps plus élevé et des nageoires ventrales à 8 rayons. Elle possède une tache sombre assez diffuse et située derrière l'ouverture branchiale et une autre à la base des cinq premiers rayons de la nageoire dorsale. Plusieurs bandes jaunes, plus ou moins nettes courent le long du corps de l'opercule jusqu'à la nageoire caudale.

Les tailles maximales atteintes par ces deux espèces sont voisines et ne dépassent guère 30 centimètres de longueur à la fourche.

1.2 Répartition géographique

S. aurita et *S. maderensis* se rencontrent sur tout le littoral africain de la Mer Méditerranée au Cap Frio (18°S). Elles ne sont cependant abondantes que dans trois régions de l'Atlantique Centre Est (Boely et Fréon, 1979) (Fig.2A et 2B):

- au nord, de la Mauritanie (26°N) à la Guinée (10°N)
- au centre, en Côte D'Ivoire et au Ghana
- au sud, du Gabon (0°) à l'Angola (18°S)

Ces trois importantes concentrations sont bien individualisées et correspondent, vraisemblablement, à trois populations distinctes (Boely et Fréon, 1979). De fait, aucune pêche importante n'est signalée dans les zones intermédiaires si ce n'est une pêcherie de *S. maderensis* au Cameroun. Cette répartition coïncide avec les zones où existent des remontées d'eaux froides riches en sels minéraux (Herbland et al., 1983) (fig. 3). Ces zones de résurgence côtière, ou zones d'upwelling, constituent les régions les plus productives au niveau de l'Afrique de l'Ouest (Binet, 1983).

L'espace occupé par une espèce peut-être perçu comme " le moyen de se répartir les ressources trophiques pour lesquelles il y a concurrence" (Barbault, 1985). La stratégie d'occupation du milieu peut alors être perçue, dans une certaine mesure, comme une stratégie

d'exploitation trophique du milieu (Fishelson, 1980). Ces deux espèces ont colonisé les milieux trophiquement les plus favorables de l'Ouest africain bien que *S. maderensis* semble toutefois posséder une répartition plus étendue. Il n'y a pas de ségrégation géographique des stocks de *S. aurita* et de *S. maderensis* puisque ces deux espèces cohabitent globalement dans les mêmes zones. Au niveau des zones d'upwelling il existerait donc bien une compétition spatiale et par voie de conséquence alimentaire. Ce dernier point mérite d'être approfondi avec l'étude des régimes alimentaires de ces deux espèces.

1.3. Alimentation

1.3.1. Régime alimentaire

Les études faites sur l'alimentation au Sénégal (Nieland, 1982; Medina Gaertner, 1985), en Côte D'Ivoire (Dia, 1972), et les observations faites au Congo (Guéno et Fontana, 1981) font ressortir les faits suivants:

- Le régime alimentaire des deux espèces présente peu de différences : elles sont toutes deux zooplanctonophages et les copépodes constituent une part importante de leur ration alimentaire;
- les sardinelles se comportent comme des prédateurs actifs capables d'orienter leur choix sur des proies déterminées.

Au Sénégal, où des études poussées sur le régime alimentaire ont pu être menées (Medina Gaertner, 1985), il apparaît qu'au cours de leur développement, l'alimentation des deux espèces de sardinelles présente une remarquable similitude (fig. 4). Cette similitude concerne aussi bien la composition spécifique du zooplancton que la taille des proies consommées (fig. 5). Ainsi au cours de la saison d'upwelling (octobre à juin) où les adultes des deux espèces sont présents dans la zone étudiée les valeurs des indices d'électivité calculés par taxons et espèces-proies et caractérisant la préférence à consommer un type de proie sont très semblables (fig. 6). Une autre façon de mesurer l'intensité de la compétition pour des ressources alimentaires communes est de calculer les matrices de corrélations des régimes alimentaires au cours des deux saisons hydrologiques (saison froide d'upwelling et saison chaude) (tab. 1). La compétition apparaît forte entre les juvéniles des deux espèces ainsi qu'entre les adultes, mais l'interaction entre les jeunes et les adultes semble moindre (tab. 1).

1.3.2. Facteur de condition

Pour une longueur donnée, un poisson peut-être plus ou moins lourd selon son état d'embonpoint. Classiquement, cet état d'embonpoint est défini par le facteur de condition (noté C), donné par le rapport du poids de l'individu sur le cube de sa longueur. L'étude de ce facteur informe donc sur la nature de la prise de poids des individus au niveau saisonnier ou annuel que nous envisagerons ici.

Des études menées au Congo par Guéno et Fontana (1981) montrent qu'en moyenne sur plusieurs années d'observation, les deux espèces présentent les valeurs les plus basses de C durant la saison chaude (février à avril) et des valeurs maximales durant les saisons froides (mai à septembre et janvier) (fig. 7). Au Sénégal, on observe le même phénomène avec des valeurs fortes durant la saison froide (janvier à juin) et faible le reste de l'année (fig. 8A et 8B). Ces périodes froides correspondent à la présence d'eaux riches en éléments nutritifs et en plancton et il est donc logique d'admettre que l'abondance de nourriture durant ces saisons conditionne la prise de poids des individus. D'ailleurs, la comparaison des figures 7A, 7C et D montrent que les variations en cours d'année du facteur de condition et des teneurs en matière grasse sont absolument synchrones pour les deux espèces. De même les variations inter-annuelles sont synchrones entre les deux espèces (fig. 7B) ce qui semble indiquer qu'elles seraient sous la dépendance d'un facteur d'ordre climatique.

Les anomalies thermiques moyennes annuelles ont été calculées à la station côtière de Pointe Noire (Congo), à partir des anomalies par quinzaine par rapport à une série historique (année 1961 à 1979). Elles permettent de caractériser des années plus froides (anomalie négative) ou plus chaudes (anomalie positive). On peut ainsi mesurer indirectement l'intensité de l'upwelling c'est à dire avoir une idée des variations du niveau d'enrichissement trophique du milieu (fig. 9). L'évolution interannuelle des facteurs de condition annuels (fig. 7B) est similaire à celle des anomalies thermiques annuelles (fig. 9). L'embonpoint des individus est maximum lorsque l'upwelling de l'année est plus intense ce qui corrobore l'hypothèse d'une action de l'abondance de la nourriture sur le facteur de condition. L'état d'embonpoint des individus semble donc être intimement lié à l'intensité de l'upwelling.

Les zones d'upwelling de l'Ouest africain présentent des variations d'enrichissement saisonnier et inter-annuel très prononcées. Les deux espèces de sardinelles répondent de façon similaire à ces variations d'apports en nourriture en accumulant les apports énergétiques durant les saisons favorables. Cette stratégie d'exploitation du milieu et la grande plasticité du facteur de condition rend la compétition alimentaire

d'autant plus sévère que ces deux espèces possèdent un régime alimentaire proche.

1.4. Reproduction

1.4.1 Taille des oeufs

La taille des oeufs n'est pas un facteur très variable chez les téléostéens (Kawasaki, 1978; Kawai et Isibasi, 1983) bien que des oeufs plus gros confèrent un potentiel de survie des larves plus grands (Blaxter et Hunter, 1982). La taille des oeufs est extrêmement voisine pour les deux espèces étudiées. Les larves seraient donc placées dans des conditions de survie semblables, facteur d'une compétition potentielle.

1.4.2 Cycle sexuel, fécondité

Les deux espèces présentent les mêmes cycles sexuels (Ghéno et Fontana, 1981). Au Congo la clé longueur-fécondité établie pour les deux espèces (Ghéno et Fontana, 1981) ne fait pas apparaître une différence notable entre la fécondité des deux espèces. De même l'évolution interannuelle de l'indice gonadosomatique entre 1967 et 1978 fait apparaître une forte similitude entre les deux espèces (Ghéno et Fontana, 1981).

1.4.3 Aires de reproduction

Les zones de ponte principale sont bien identifiées au Sénégal pour les deux espèces. Elles sont situées sur la côte sénégalaise au sud de la presqu'île du Cap-Vert et dans la zone du banc d'Arguin. Ainsi la comparaison des figures 10 et 13 ne fait pas apparaître de ségrégation des zones de ponte de *S. aurita* et de *S. maderensis*.

1.4.4 Périodes de reproduction

L'activité sexuelle des deux espèces semble étalée au cours de l'année avec des périodes de repos plus ou moins marquées et une forte variabilité inter-annuelle liée aux conditions climatiques (Fréon, 1986; Ghéno et Fontana, 1981).

1.5. Discussion

S. aurita et *S. maderensis* présentent une grande similitude de forme, occupent des zones géographiques communes de l'Ouest africain et ont les mêmes besoins alimentaires. Ces espèces réagissent de la même façon aux variations d'enrichissement du milieu en accumulant les apports énergétiques, la plasticité du facteur de condition le leur permet. Les grands traits qui caractérisent la reproduction laissent entrevoir une certaine similitude entre les deux espèces. Ceci étant établi, la compétition semble être un fait réel et elle

apparaît même particulièrement sévère à ce stade de l'analyse.

En introduction nous rappelions que cette sévérité n'est pas un fait ordinaire chez les populations animales; rejoignant le principe généralement admis en écologie que deux espèces sont incapables de coexister dans une même niche si leurs exigences écologiques sont les mêmes. Ceci nous amène à poser la question suivante: comment des espèces écologiquement voisines, coexistant dans un même écosystème, s'organisent pour le partage de ressources communes ?.

Nous n'avons jusqu'à présent étudié que les facteurs évidents pouvant caractériser la compétition, oubliant ceux, plus subtils, permettant son évitement. Nous poursuivrons donc cette étude par une analyse des stratégies développées par les deux espèces et qui permettent la coexistence.

2. Les stratégies d'évitement d'une compétition directe

Une analyse des migrations peut nous permettre maintenant d'affiner les mécanismes d'occupation du milieu et du partage des ressources.

2.1. Mécanismes d'exclusion spatiale

2.1.1. Stratégie d'occupation du milieu

Bien qu'ayant des aires de répartition identiques ces deux espèces ont pourtant des exigences écologiques légèrement différentes. *S. aurita* est sténohaline et préfère les eaux dont la température est plutôt froide. *S. maderensis* est plus euryhaline et semble préférer les eaux chaudes. Ces préférences écologiques qui ont été mis en évidence au Sénégal (Boëly et Fréon, 1979), en Côte d'Ivoire-Ghana (FAO, 1974; Binet, 1982) ainsi qu'au Congo (Gheno et Fontana, 1981) restent cependant très lâches.

a. migrations horizontales

Les migrations saisonnières à l'intérieur de chacune des zones ne sont réellement importantes que pour les adultes de *S. aurita* :

- dans la zone Sénégal-mauritanienne, des migrations de grandes amplitudes ont lieu selon les saisons entre la Mauritanie et le Sénégal (fig. 10). Elles semblent correspondre à la recherche des zones d'upwelling les plus productives : l'espèce quitte la

zone mauritanienne lors de la relaxation de l'upwelling pour gagner la zone sénégalaise où s'établit l'upwelling. La migration inverse s'effectue lorsque l'upwelling sénégalais disparaît et l'upwelling mauritanien s'intensifie (fig. 10).

- dans la zone ivoiro-ghanéenne, cette espèce proche des côtes ivoiriennes, ghanéenne et togolaise en saison d'upwelling migre, pendant la saison chaude, vers la zone proche du plateau continental située à l'est du Cap des Trois Pointes sur les fonds de 50 à 180 m. (fig. 11). Ces déplacements présentent une grande similitude avec ceux du zooplancton qui sont modelés par les courants dans la zone (Binet, 1983).

- dans la zone congo-angolaise cette espèce effectue des migrations saisonnières de très grandes amplitudes depuis le sud de l'Angola jusqu'au Congo en suivant la progression de l'upwelling (fig. 12). En juillet-août et occasionnellement en janvier, période d'upwelling, elles sont pêchées au Congo. Sinon on les capture presque toute l'année à Luanda et Porto-Amboim sauf durant les mois chauds (janvier à mars où on les pêche plus au sud dans des eaux plus froides (Ghéno et Campos Rosado, 1972).

S. maderensis est une espèce dont les schémas migratoires sont beaucoup moins amples :

- au Sénégal et en Mauritanie, les jeunes reproducteurs effectuent des déplacements saisonniers de faible amplitude à l'intérieur des nourriceries et les migrations des adultes sont restreintes (fig. 13);

- en Côte d'Ivoire, le stock est présent sur le plateau continental pendant toute l'année et les déplacements sont de faible amplitude (FAO, 1974, Mendelssohn et Cury, sous presse);

- au Congo, les déplacements le long des côtes sont beaucoup plus limités que pour *S. aurita* (fig. 14)

b. Migrations bathymétriques

Les deux espèces de sardinelles n'exploitent pas les mêmes franges bathymétriques. *S. maderensis* est une espèce strictement côtière qui ne descend pas au delà de l'isobathe des 30 mètres au Sénégal (Boely, 1979), en Côte d'Ivoire (FAO, 1974) tout comme au Congo (Ghéno et Fontana, 1981) tandis que *S. aurita* effectuent des migrations pouvant atteindre 100 à 200 mètres de profondeur (Boely et al., 1982; ORSTOM-FRU, 1976). Ainsi *S. aurita* et *S. maderensis* sont côtières durant les périodes de fort enrichissement, mais seule *S. aurita* effectue des déplacements en profondeur vers le large pendant les saisons chaudes, périodes de faible enrichissement à la côte (fig. 11 et fig. 15).

c. Discussion

S. maderensis est une espèce côtière dont les migrations saisonnières le long des côtes sont de faibles amplitudes. *S. aurita* effectue des migrations bathymétriques et des migrations saisonnières de grande amplitude le long des côtes en relation avec la dynamique spatiale des upwellings.

A l'intérieur des zones géographiques de répartition, l'espace occupé par les adultes des deux espèces n'est pas le même, sauf durant les périodes de fort enrichissement, où elles sont présentes dans les mêmes strates spatiales. Pour les juvéniles des deux espèces les strates spatio-temporelles sont différentes de celles des adultes.

2.2. Stratégie de reproduction

Les périodes de reproduction peuvent être identifiées en suivant l'évolution temporelle de l'indice gonado somatique (noté IGS). Cet indice traduit le degré de maturation des individus (il est calculé en faisant le rapport du poids des gonades sur celui de la longueur de l'individu élevée au cube). La figure 16 présente pour les trois zones d'étude l'évolution de cet indice:

- Au Sénégal, on observe pour *S. aurita* deux périodes de reproduction intenses, d'une part de février à juin, d'autre part, de septembre à novembre. La reproduction de *S. maderensis* est beaucoup plus étalée dans le temps;

- En Côte d'Ivoire-Ghana, la reproduction de *S. aurita* apparaît durant les périodes d'upwelling, c'est à dire de juillet à septembre et en janvier-février;

- Au Congo, *S. aurita* se reproduit en grande et petite saison froides. Au contraire *S. maderensis* se reproduit toute l'année avec un maximum en fin de saison froide (septembre) et en petite saison froide.

Ces périodes de reproduction correspondent, pour *S. aurita* aux périodes de forts enrichissement des milieux. L'activité reproductrice est plus étalée pour *S. maderensis*.

2.3. Discussion

Dans le domaine des pêches, les problèmes de compétition réelle entre espèces semblent aisés à poser, en apparence, car leur mise en évidence reste problématique et rares sont les exemples de remplacement

d'un stock par un autre mettant en jeu le déclin d'un stock consécutif à l'accroissement d'un autre (Daan, 1980; Blaxter and Hunter, 1982; Sissenwine et al., 1982; Lasker et MacCall, 1983; Lasker, 1985). Pour les deux espèces de sardinelles de l'Ouest-africain les prises réalisées dans chacune des zones ne font pas apparaître non plus de tels remplacements (fig. 17). Et on peut s'interroger, comme le soulignent Sugihara et al. (1984) si l'absence de mise en évidence de telles interactions entre systèmes pélagiques est seulement le fait d'une approche monospécifique qui a longtemps été retenue pour étudier de tels écosystèmes. En effet, les difficultés qu'il y a à mettre en évidence des processus de remplacement sont peut-être aussi le fait que, dans la nature, les compétitions directes sont le plus possible évitées (Colinvaux, 1982) et que la coexistence d'espèces proches est favorisée par l'hétérogénéité du milieu et des ressources. Mayr (1974) attribue la rareté des manifestations visibles de la compétition non pas à l'insignifiance de ce principe mais "au contraire du grand avantage qu'attache la sélection naturelle au développement d'habitudes ou de préférences qui réduisent la sévérité de cette compétition". Ainsi durant les périodes d'upwelling, où l'abondance de nourriture est grande, la coexistence est possible. Durant les périodes de faible enrichissement le jeu des migrations permet d'éviter une compétition trop directe entre les espèces. L'évitement d'une compétition directe apparaît donc ici comme un mécanisme régulateur de la dynamique des populations de sardinelles. Il met en jeu différents mécanismes spatio-temporelles intermittents, telles les migrations ou l'activité reproductrice. Une complémentarité spatio-temporelle existe entre la dynamique de ces deux espèces et rend la coexistence possible.

CONCLUSION

Pour des espèces jumelles ou proches, nombreux sont les facteurs biologiques et écologiques communs qui laissent supposer une compétition inter-spécifique sévère. Certains mécanismes parfois subtils et intermittents permettent un évitement direct de la compétition rendant la coexistence de ces espèces possible. Ainsi il semble souvent illusoire de vouloir mettre en évidence pour des espèces compétitrices des processus de remplacement facilement identifiables. Les espèces ne sont pas des pièces interchangeable et comme le souligne sous forme de boutade Birch et Ehrlich (1967): "des espèces différentes sont différentes". Elles possèdent leur propre stratégie de vie et la diminution de l'abondance d'une espèce compétitrice n'implique pas forcément et simultanément l'accroissement de l'autre. La compétition est un trait écologique de première importance mais dont la diversité d'expression rend la

caractérisation difficile (Schoener, 1982).

L'exemple des stocks de sardinelles ouest-africains nous paraît, à ce propos, riche d'enseignements. Nous sommes en présence de deux espèces qui sont apparemment engagées dans une compétition directe puisque morphologiquement semblables, situées dans la même zone géographique et ayant des régimes alimentaires identiques. Dans les faits *S. aurita* et *S. maderensis* réagissent de la même façon aux variations hydroclimatiques et à l'enrichissement du milieu mais à des degrés divers. Bien qu'exploitant des ressources identiques, elles possèdent cependant des stratégies d'occupation du milieu et de reproduction différentes qui leur permettent de coexister. Le chevauchement des populations réunies au cours des périodes d'upwelling ne correspond pas forcément à un accroissement de la compétition car il a lieu durant les périodes de très forts enrichissements. La ségrégation spatiale de certains individus durant les périodes de faibles enrichissements limite la compétition directe. Cet exemple montre que la compétition entre ces deux espèces existe, mais nombreux sont les mécanismes qui la réduisent.

Ces deux espèces de sardinelles n'ont pas la même stratégie de vie dans le milieu. La deuxième partie de ce travail s'attachera à caractériser les stratégies démographiques développées par chacune d'elles et tentera de comprendre leurs incidences sur la dynamique des stocks.

BIBLIOGRAPHIE

- Ayala, J.F. 1969. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 224 (decembre), 1076-1079.
- Barbault, R. 1981. *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris, 200p.
- Barbault, R. 1984. Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations ?. *Acta Oecologica Oecol. Gener.*, Vol. 5, n° 3:243-259.
- Barbault, R. 1985. Partage des ressources et organisation des peuplements. *Bull. Ecol.*, t.16, Vol. 1:63-68.
- Ben Tuvia, A. 1960. Synopsis in the systematics and biology of *Sardinella maderensis* (Lowe). Proc. world scient. meeting on biol. sardines and related species. Synopsis n° 19: 497-519.
- Binet, D. 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche des *S. aurita* ivoiro-ghanéennes: relation sécheresse-surpêche. *Océanologica Acta*, 5 (4): 443-452.
- Binet, D. 1983. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, (2): 331-335.
- Birch L.C. and Ehrlich, 1967. Evolutionary history and population biology. *Nature*, 214 (april), 349-352.
- Blache, J., Cadenat, J. et A. Stauch. 1970. Clé de détermination des poissons de mer signalés dans l'Atlantique orientale. *Faune Tropicale ORSTOM*, n° XVIII, 479 p.
- Blaxter, J.H.S. and 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. 1979. *Biologie de deux espèces de sardinelles (S.aurita Valenciennes 1847 et S. maderensis Lowe 1841) des côtes sénégalaises*. Thèse d'Etat Université Pierre et Marie Curie. Paris VI.
- Boëly, T. 1982. Les ressources en poissons pélagiques des côtes ouest-africaines entre la Mauritanie et le fleuve Congo. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180: 423-431.
- Boëly, T. et C. Champagnat. 1970. Observations préliminaires sur *S. aurita* des côtes sénégalaises. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 159: 176-181.
- Boëly T., Chabanne J. et P. Fréon. 1978. Schémas migratoires, aires de concentrations et périodes de

reproduction des principales espèces de poissons pélagiques sôtiers dans la zone sénégal-mauritanienne. COPACE/PACE , 78 (10): 63-70.

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., Chabanne J., Fréon P. et 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.

Camarena Luhrs, T. 1986. Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal: biologie et évaluation des ressources. Thèse 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest: 188p.

Colinvaux P. 1982. Les manèges de la vie: cycles et ruses de la nature. Seuil, Paris, 251p.

Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35 (2): 131-138.

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

Daan, N. 1980. A review of replacement of depleted stocks by other species and the mechanisms underlying such replacement. In: Saville A. (ed.). The assessment and management of pelagic fish stocks. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1 77: 405-421.

Darwin, C. 1859. The origin of species.

Dia, A.E.K. 1972. Etude de la nutrition de certains clupéides de Côte D'Ivoire. Rapp. Sci. UNDP/SP/288/IV C6, Abidjan, RS/11/72.

FAO, 1974. Rapport terminal du projet FI: DP/IVC/66/506: Etude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers. Conclusions et recommandations. FAO, Rome: 72p.

FAO, 1982; Report of the ad hoc working group on Sardinella off the coast of Ivoiry Coast-ghana-Togo, CECAF/TECH/82/40 (En): 72p.

Fishelson, L. 1980. Partitioning and sharing of space and food resources by fishes: 415-445. In Bardach, Magnuson , May and Reinhart (eds). Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conference Proceedings 5, 512p. International Center for Living

Aquatic Resources Management, Manila, Philippines.

Fréon, P. 1986. Réponses et adaptation des stocks de clupéides 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 d'Etat Université d'Aix-Marseille II.

Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.

Gause, G.F. 1935. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Actual. Scient. Industr. n° 277.

Gheno, Y. et F. de Campos Rosado. 1972. Distribution de fréquences de longueur des sardinelles *Sardinella aurita* (Val.) et *Sardinella eba* (Val.) débarquées à Pointe-Noire et à St. Paul de Loanda (juin 1969-octobre 1970). Doc. Sci. Cent. Pointe-Noire ORSTOM (Nouv. sér.), 26. 14p.

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. A. Fontana (ed.) Trav. et Doc. de l'ORSTOM. Paris. n°138: 213-257.

Gheno, Y. et J.C. Le Guen. 1968. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) de la région de Pointe-Noire. Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., 6 (2): 69-82.

Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. Science, 131: 1291-1297.

Herbland, A., Le Borgne R., Le Bouteiller A; et Voituriez B. 1983. Structure hydrologique et production primaire dans l'Atlantique tropical oriental. Océanogr. Trop. Vol. 18, 2: 249-293.

Kawai, T et Isibasi K. 1983. Change in abundance and species composition of neritic pelagic fish stocks in connection with larval mortality caused by cannibalism and predatory loss by carnivorous plankton. 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, vol. 3: 1081-1111.

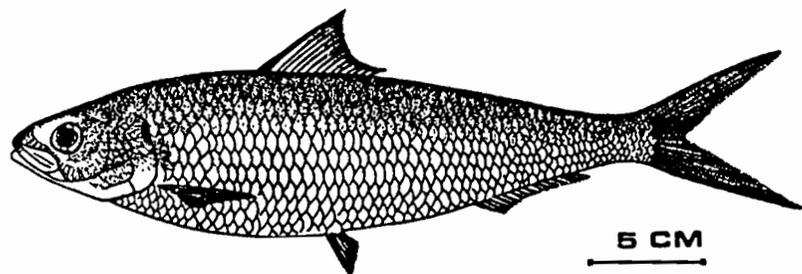
Kawasaki, T. 1978. Fluctuation in population of the marine teleosts. Kaiyo kagaku (Marine Science), 10.

Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol.4: 31-38.

Lasker, R. and A. MacCall. 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California. In: Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982; General Symposia. Canadian National Committee Scientific

- Committee on Oceanic Research. Ottawa. Ont: 110-117.
- Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Edition française. 496p.
- 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. and P. Cury, (in press). Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species *S. maderensis*, off the Ivory Coast.(submitted to Can. J. Fish Aquat. Sci.
- Nieland, H. 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast Senegal. Rapp.P.-v.Réun.Cons.int.Eplor.Mer, 180: 369-373.
- ORSTOM/FRU. 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: 62p.
- Schoener, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. Amer. Sci., 70: 586-595.
- Sissenwine, M.P., Brown, B.E., Palmer, J.E., Essig R.J. and W. Smith. 1982. Empirical examination of population interactions for the fishery resources off the northeastern USA. in Mercer, M.C. (ed.). Multispecies approaches to fisheries management advice. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 59: 82-94.
- Sugihara et al. 1984. Ecosystems dynamics. Group report. In Exploitation of Marine Communities, R.M. MAY (ed.). Dahlem Konferenzen. Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo : Springer-Verlag , 131-153.
- Vandermeer J.H. 1975. Interspecific competition: a new approach to the classical theory. Science, 188, (April), 253-255.
- Wiens, J.A. 1977. On competition and variable environments. Amer. Sci., 65: 590-597.
- Wooster, W., Bakun, A. and D.R. McLain. 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. Journal of Marine Research, Vol. 34 (2): 131-141.

SARDINELLA AURITA
(VALENCIENNES 1847)



SARDINELLA MADERENSIS
(LOWE 1841)

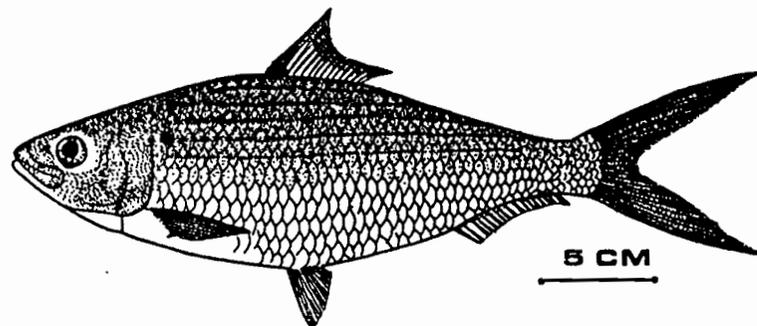
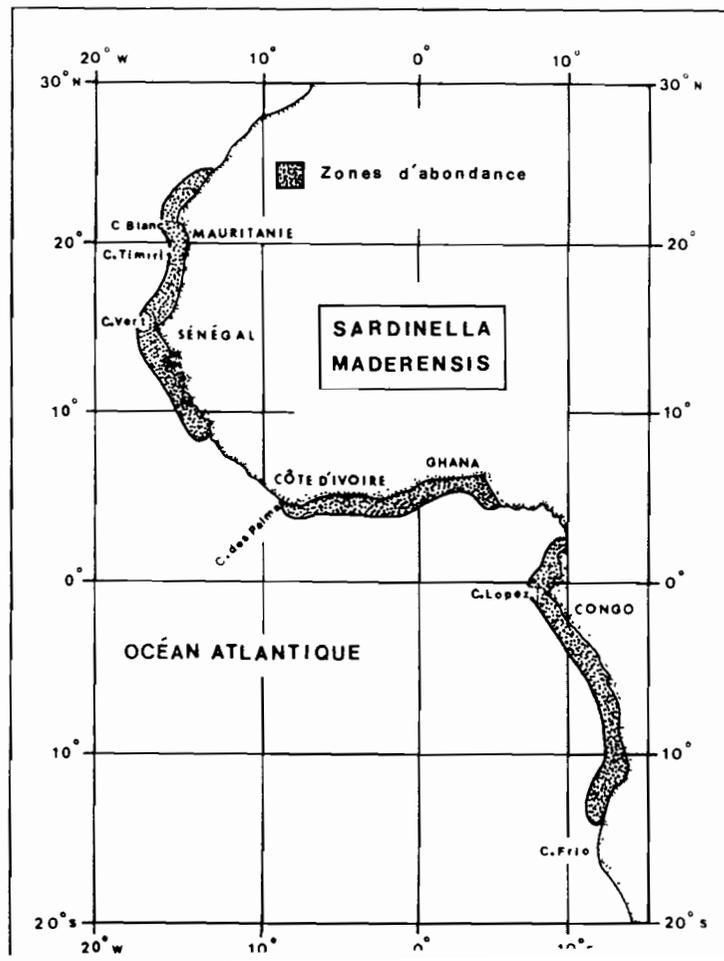
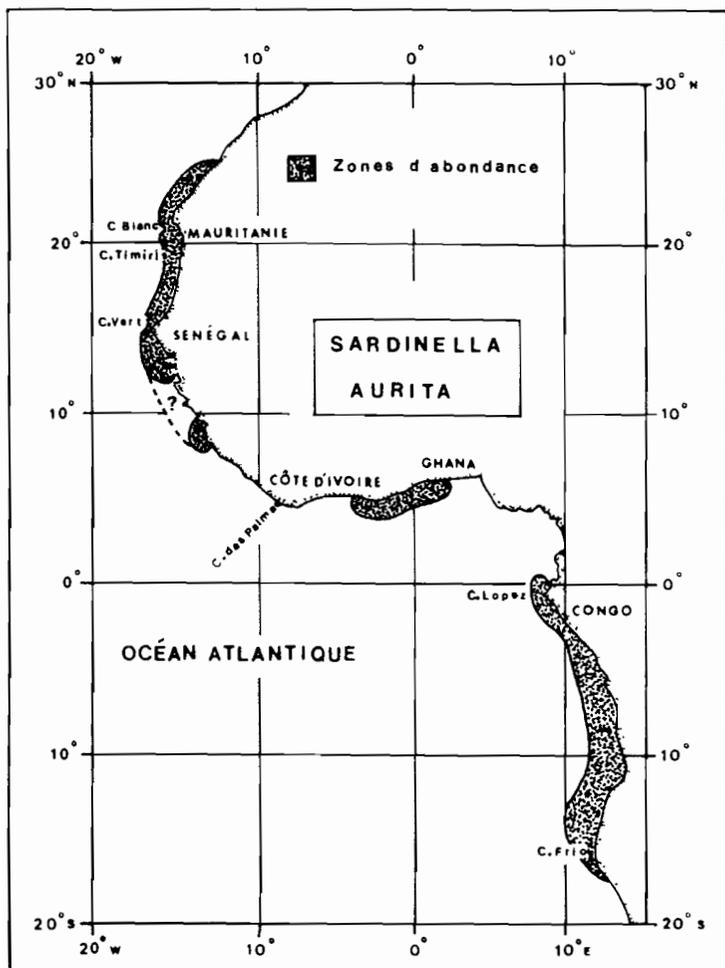


Fig. 1: Morphologie externe de *Sardinella aurita* et de *Sardinella maderensis* (d'après Blache et al., 1970)

Fig. 1: External morphology of *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis* (after Blache et al., 1970)



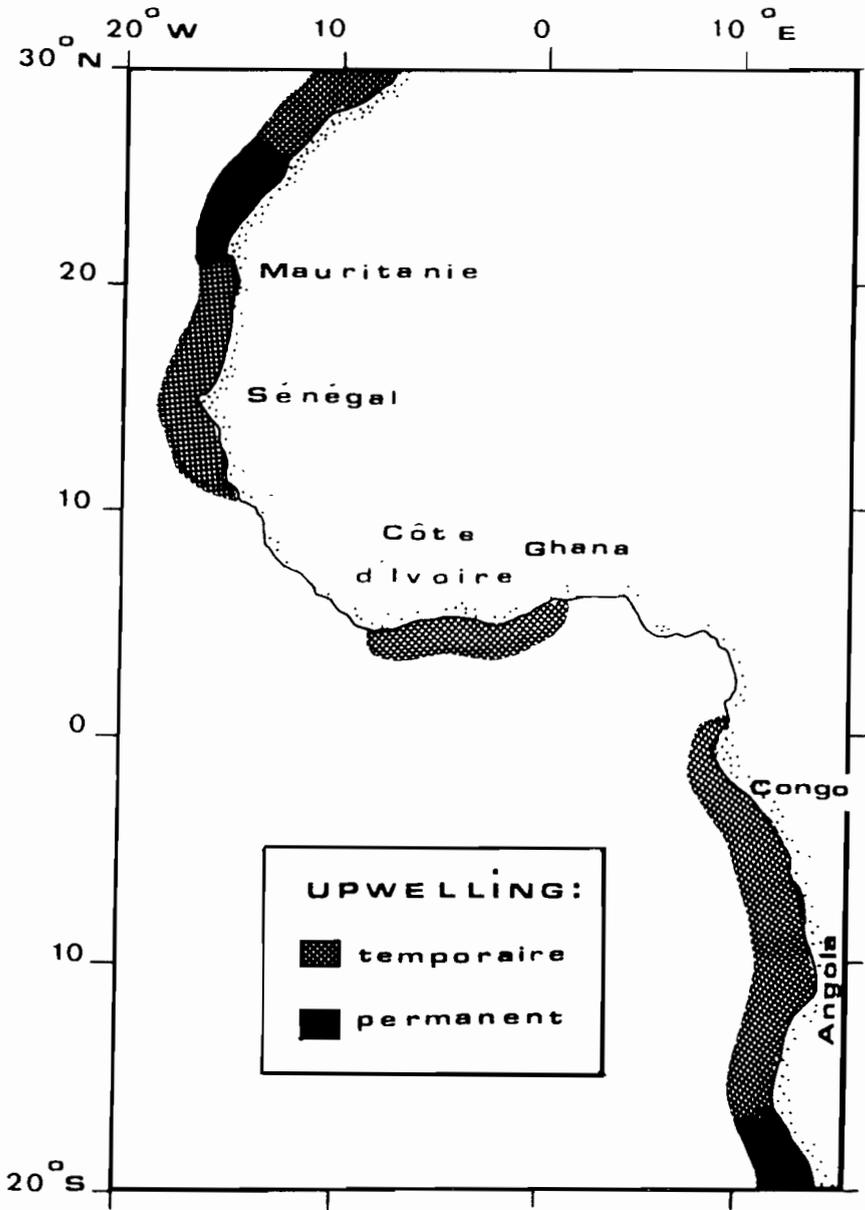


Fig. 3: Zones d'upwelling temporaire ou permanent en Afrique de l'ouest.

Fig. 3: Temporary or permanent upwelling areas in West-Africa.

S. maderensis < 19 cm	1.0		
S. aurita < 19 cm	0.85**	1.0	
S. maderensis > 19 cm	0.46	0.60**	1.0
saison chaude	S. maderensis < 19 cm	S. aurita < 19 cm	S. maderensis > 19 cm

S. maderensis < 19 cm	1.0			
S. aurita < 19 cm	0.56**	1.0		
S. maderensis > 19 cm	0.25	0.18	1.0	
S. aurita > 19 cm	0.25	0.14	0.88**	1.0
saison froide	S. maderensis < 19 cm	S. aurita < 19 cm	S. maderensis > 19 cm	S. aurita > 19 cm

** significatif au seuil de 1%

Tab. 1: Matrice de corrélation des régimes alimentaires des deux espèces de sardinelles au cours de la saison chaude et de la saison froide au Sénégal (d'après Médina-Gaertner, 1985).

Tab. 1: Diet correlation matrix of the two sardinella species during the warm and cold seasons in Sénégal (after Médina-Gaertner, 1985).

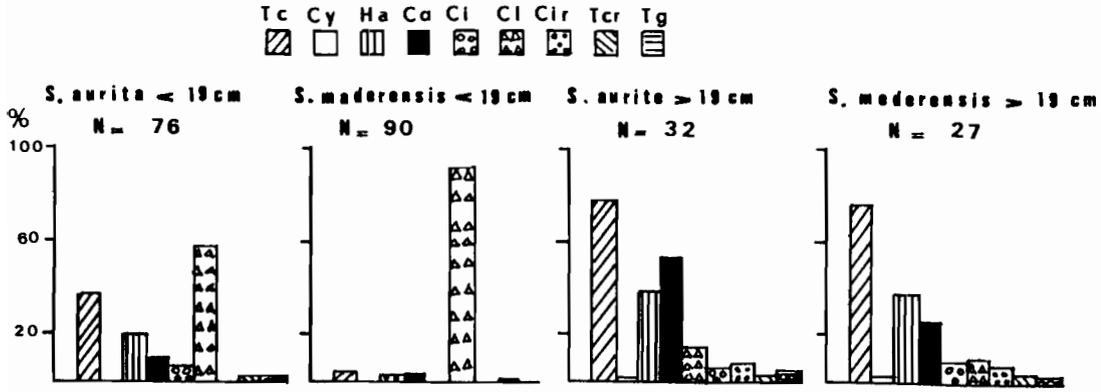


Fig. 4: Répartition des proies zooplanctoniques dans les contenus stomacaux des sardinelles au Sénégal (d'après Médina-Gaertner, 1985).

Fig. 4: Repartition of zooplanktonic preys in Senegalese sardinella stomach contents (after Médina-Gaertner, 1985).

SAISON FROIDE

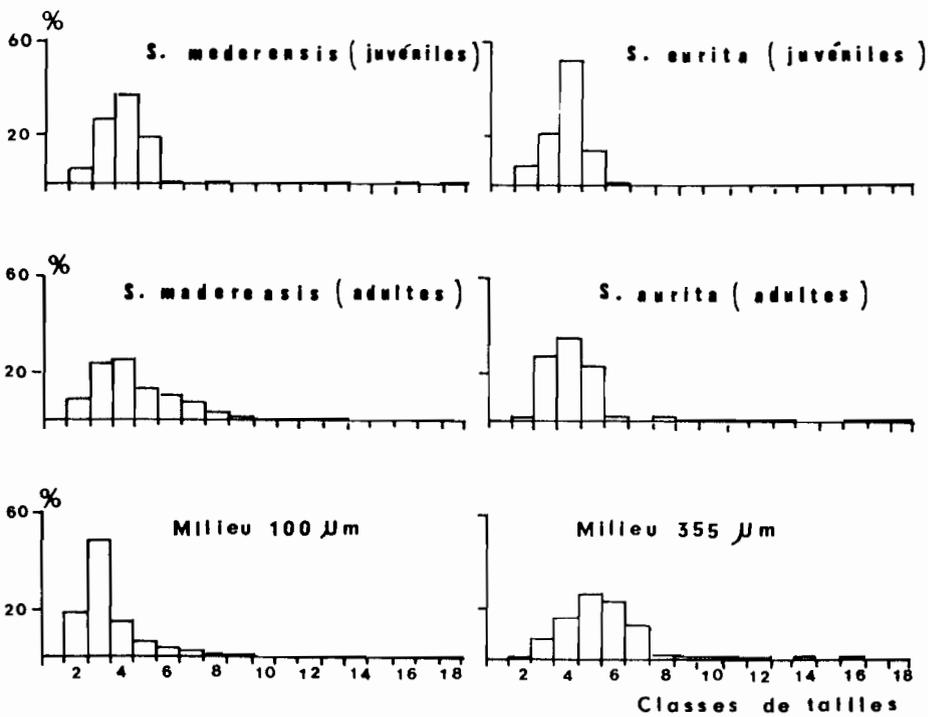


Fig. 5: Histogrammes des classes de tailles des proies trouvées dans les contenus stomacaux des sardinelles au Sénégal (d'après Médina-Gaertner, 1985).

Fig. 5: Length frequency histograms of the preys found in Senegalese sardinella stomach contents (after Médina-Gaertner, 1985).

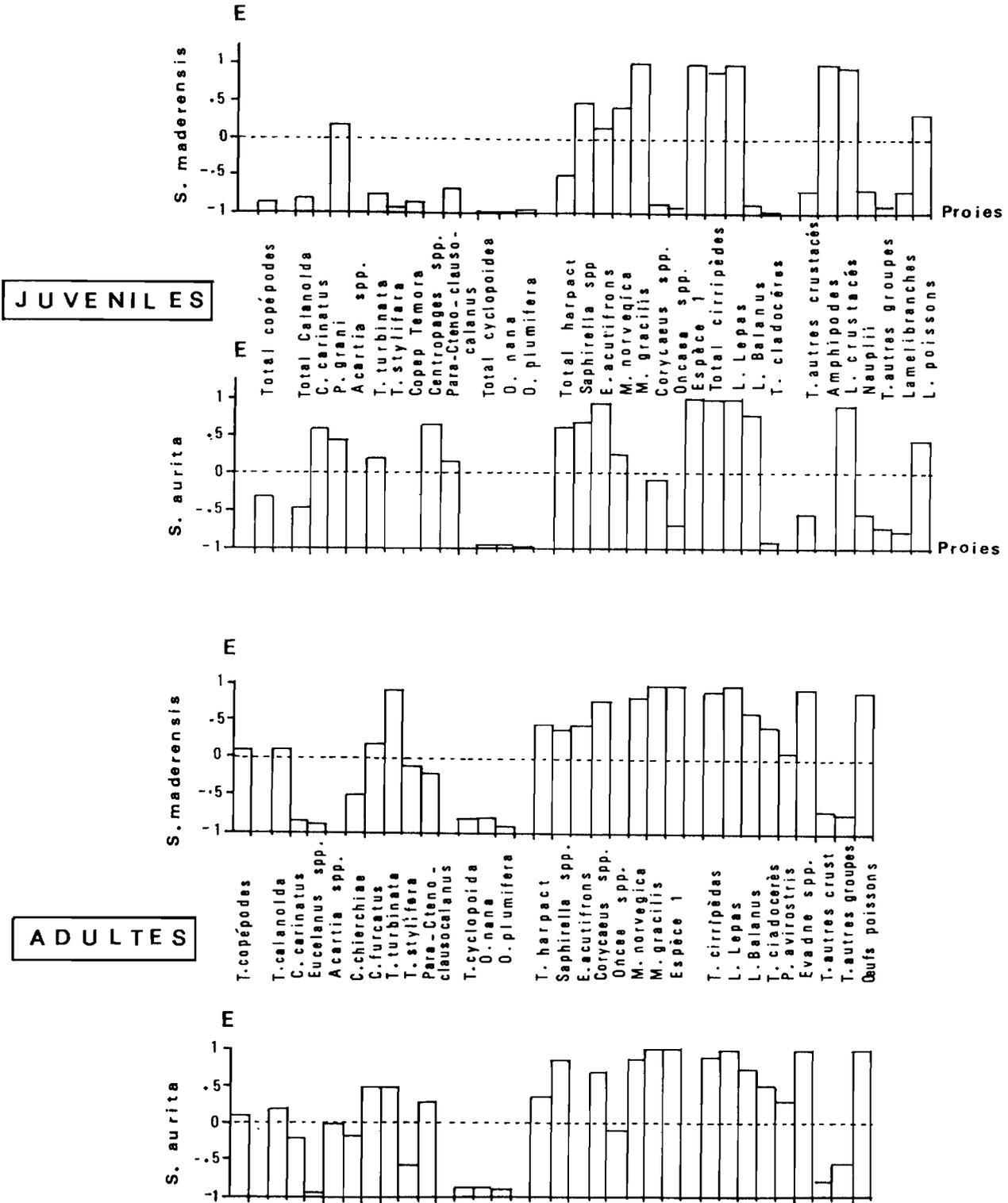
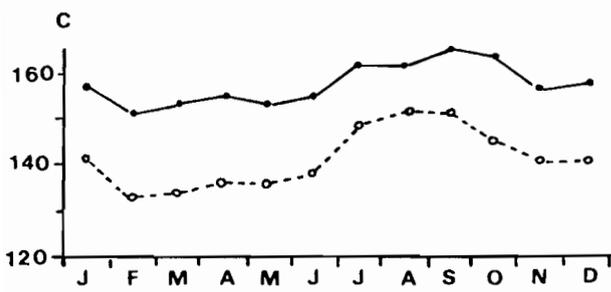


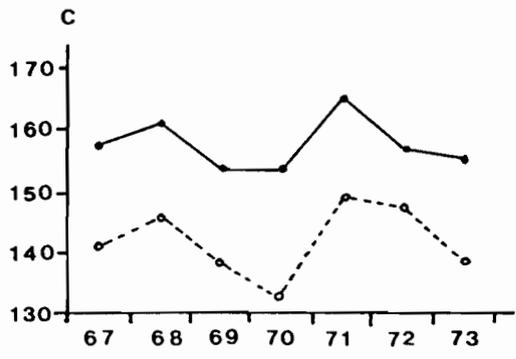
Fig. 6: Indices d'électivité par taxons et espèces-proies trouvées dans les contenus stomacaux des sardinelles au Sénégal en saison froide (d'après Médina-Gaertner, 1985).

Fig. 6: Electivity indexes per taxon and preys-species found in Senegalese sardinella stomach contents during the cold season (after Médina-Gaertner, 1985)

(A)

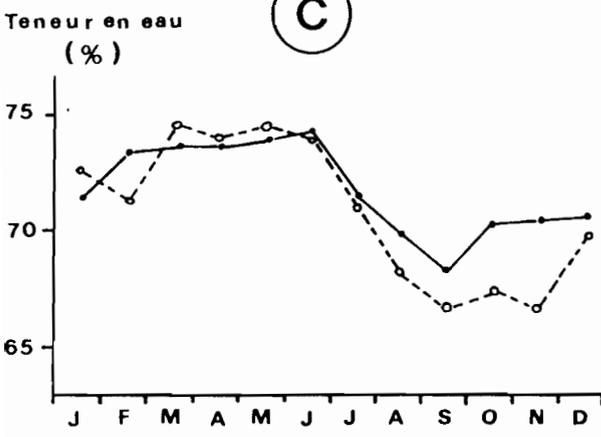


(B)



○ - - - ○ S. AURITA
● - - - ● S. MADERENSIS

(C)



(D)

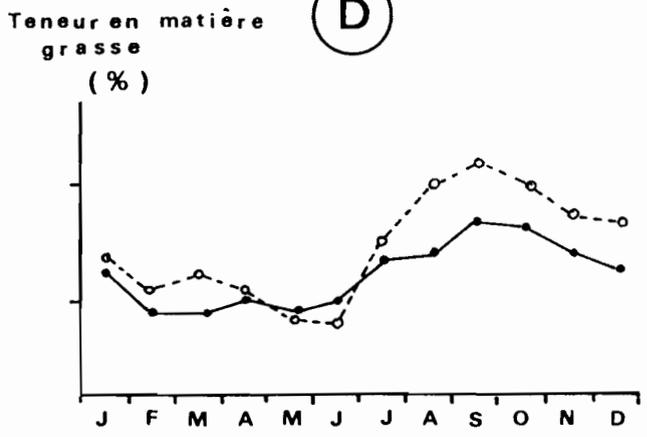


Fig. 7: Variations du facteur de condition mensuel (A), annuel (B) ainsi que les teneurs en eau (C) et en matières grasses (D) de *S. aurita* et *S. maderensis* au Congo (moyennes de 1961-1976) (d'après Ghéno et Fontana, 1981).

Fig. 7: Variations of the monthly condition factor (A), annual condition factor (B) and water contents (C) and fat contents (D) of *S. aurita* and *S. maderensis* in Congo (means 1961-1976) (after Ghéno and Fontana, 1981).

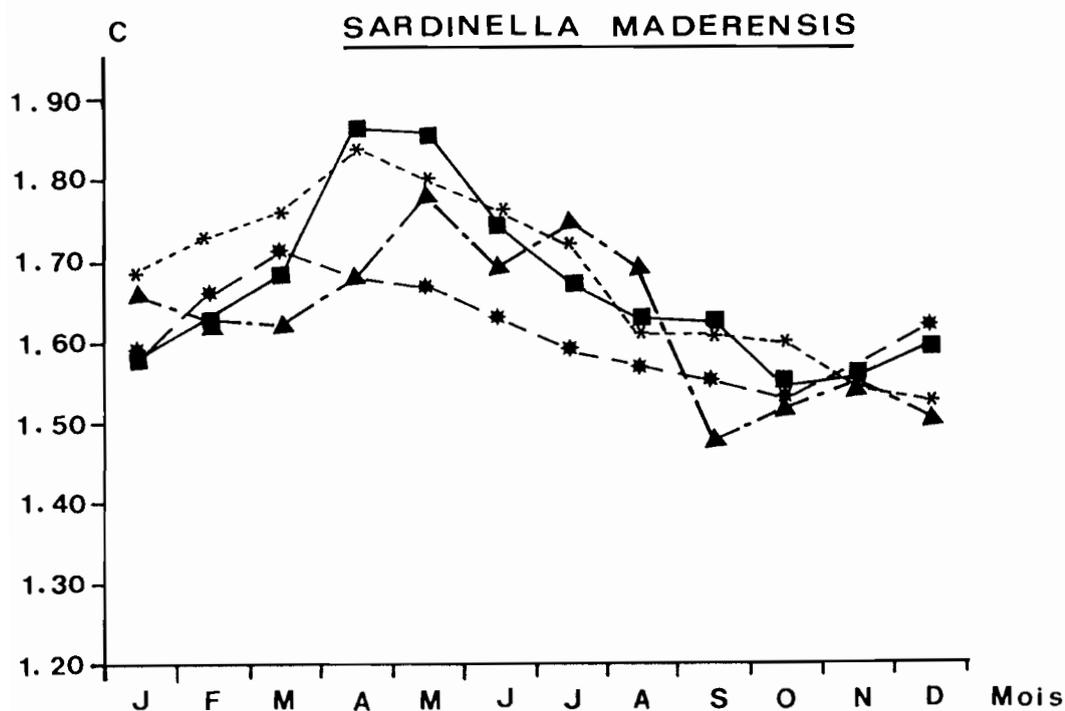
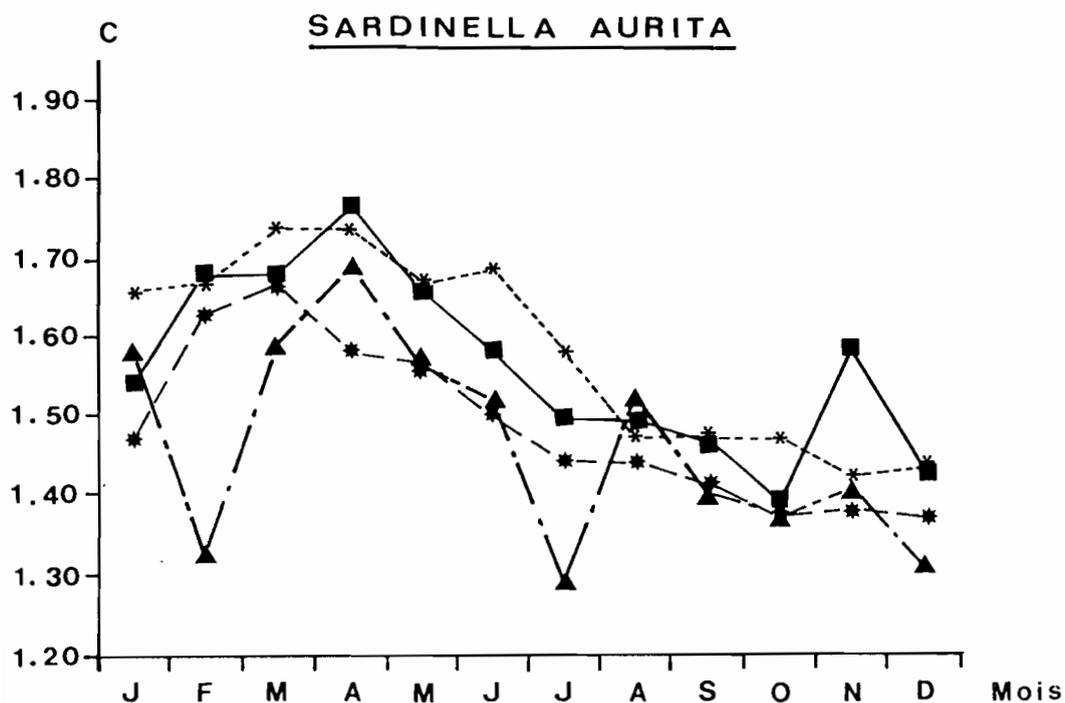


Fig. 8: Variations du facteur de condition mensuel à différentes périodes de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal (d'après Boely, 1979; Camarena-Luhrs, 1986).

Fig. 8: Variations of the monthly condition factor during different periods for *S. aurita* and *S. maderensis* in Senegal (after Boely, 1979; Camarena-Luhrs, 1986).

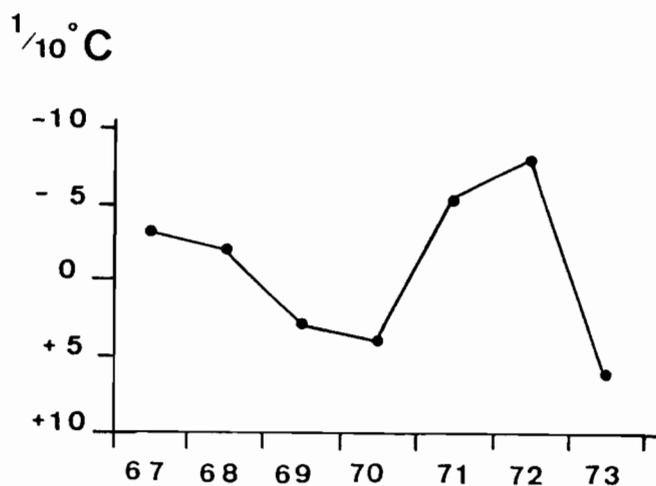


Fig. 9: Anomalies thermiques annuelles à la station côtière de Pointe Noire (Congo) (moyennes des anomalies thermiques calculées par quinzaine par rapport à une année moyenne 1961-1976); L'échelle est inversée pour faciliter la comparaison avec la fig. 19D.

Fig. 9: Annual temperature anomalies at the Pointe-Noire coastal station (Congo) (averages calculated per fortnight from the temperature anomalies of a mean year 1961-1976). The scale is inverted in order to facilitate the comparison.

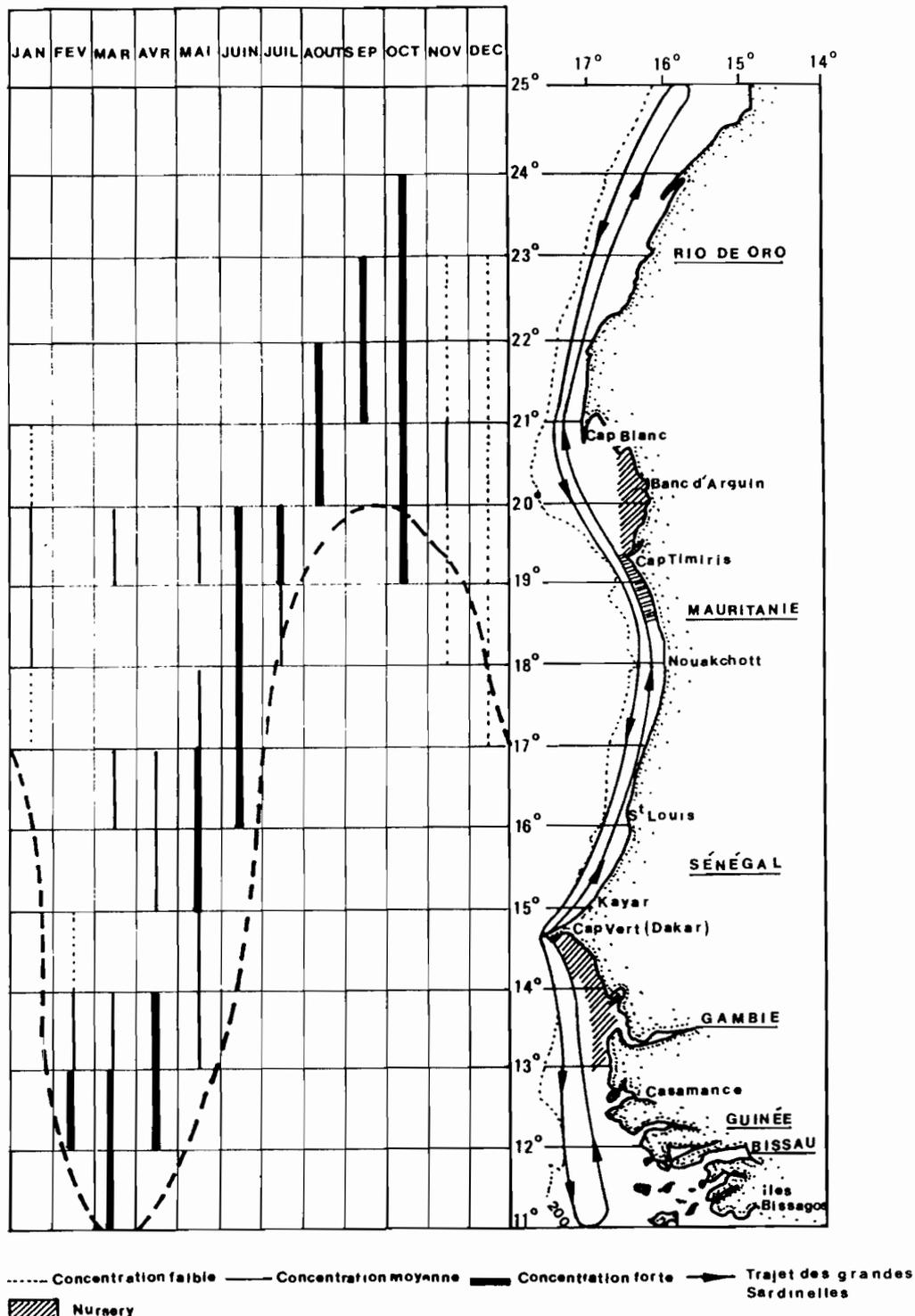


Fig. 10: Cycle migratoire et localisation mensuelle des principales concentrations d'adultes de *Sardinella aurita* dans la zone sénégal-mauritanienne (d'après Boely et al., 1982). Les variations mensuelles du déficit de température (différence entre la température côtière et celle du large) supérieur à 3.5° C sont représentées par un pointillé: elles permettent de mesurer l'extension des eaux d'upwelling vers le sud (d'après Wooster et al., 1976).

Fig. 10: Migratory cycle and monthly localization of main concentrations of adults of *Sardinella aurita* in the Senegalese and Mauritanian zone (after Boely et al., 1982). Monthly variation of coastal temperature deficit (difference between coastal and mid-ocean temperature), when the values are greater than 3.5° C, are represented with a dashed line: they indicate the Southern extension of the upwelling (after Wooster et al., 1976)

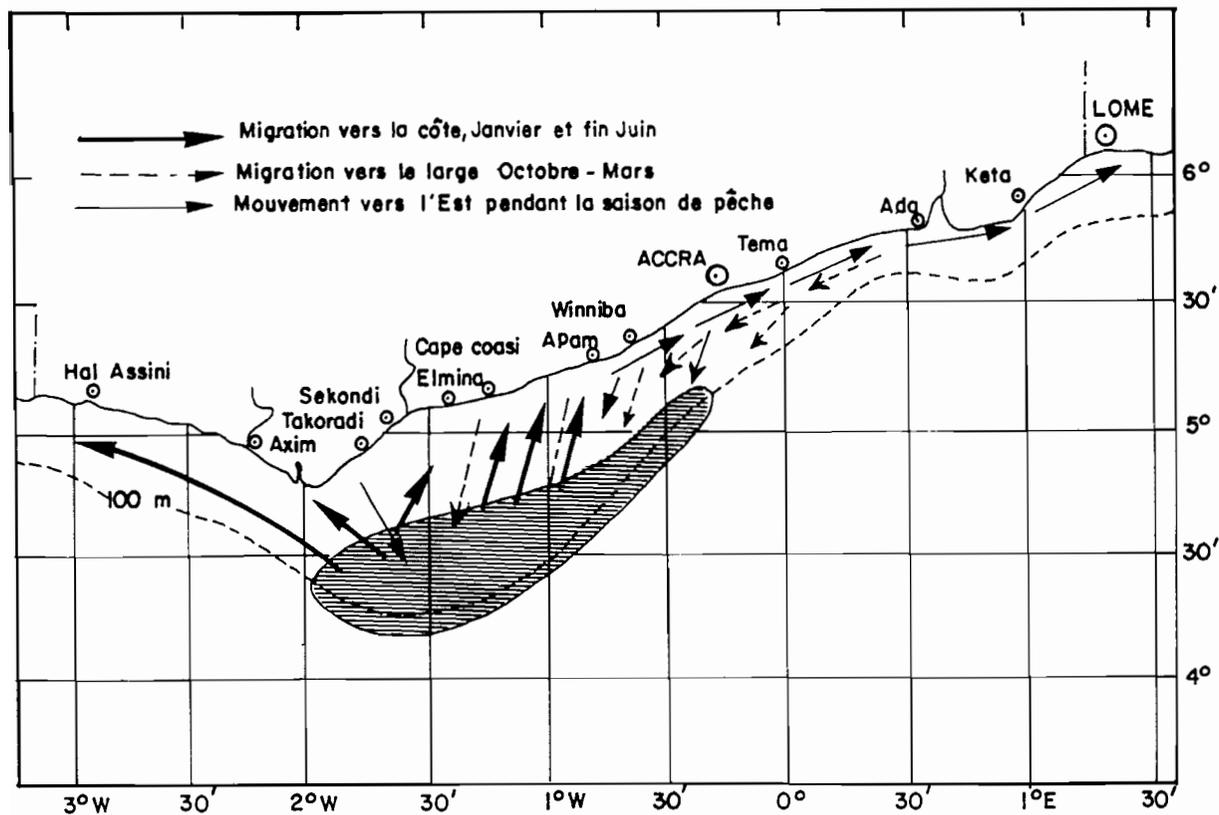


Fig. 11: Répartition et migrations saisonnières de *Sardinella aurita* dans la zone ivoiro-ghanéenne (d'après Ansa-Emmin, 1976 in ORSTOM/FRU, 1976).

Fig. 11: Distribution and seasonal migrations of *Sardinella aurita* in the Ivoirian-ghanaiian zone (after Ansa-Emmin, 1976 in ORSTOM/FRU, 1976).

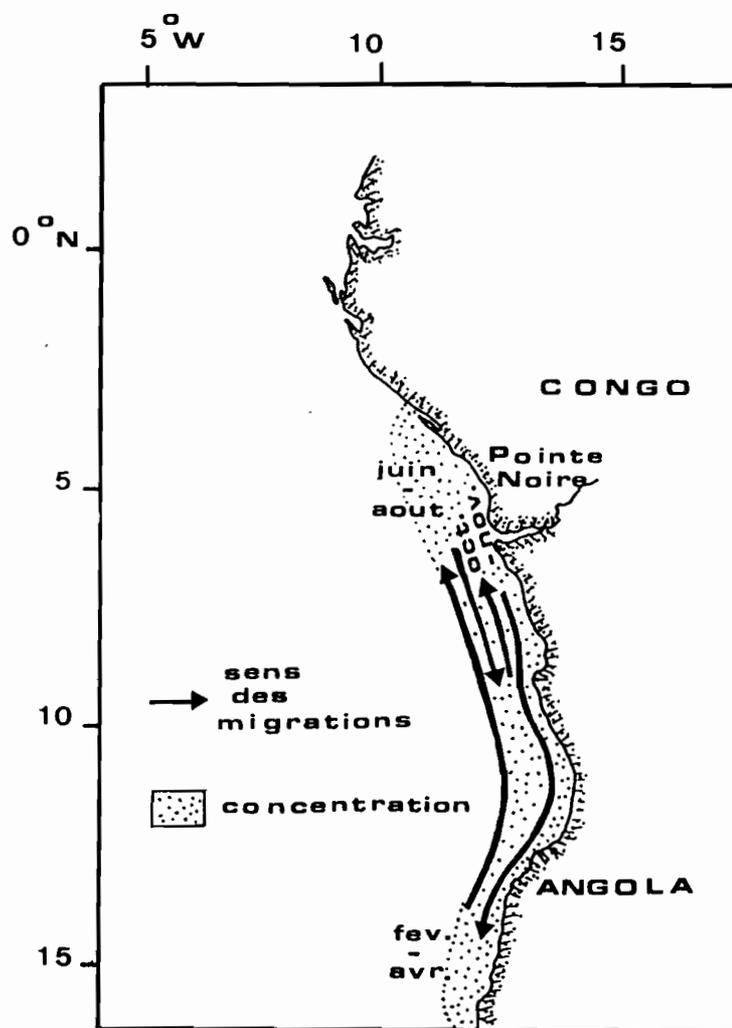


Fig. 12: Répartition et migrations saisonnières de *Sardinella aurita* dans la zone congo-angolaise (d'après Ghéno et de Campos Rosado, 1972).

Fig. 12: Distribution and seasonal migrations of *Sardinella aurita* in the Congo-Angolese zone (after Ghéno et de Campos Rosado, 1972).

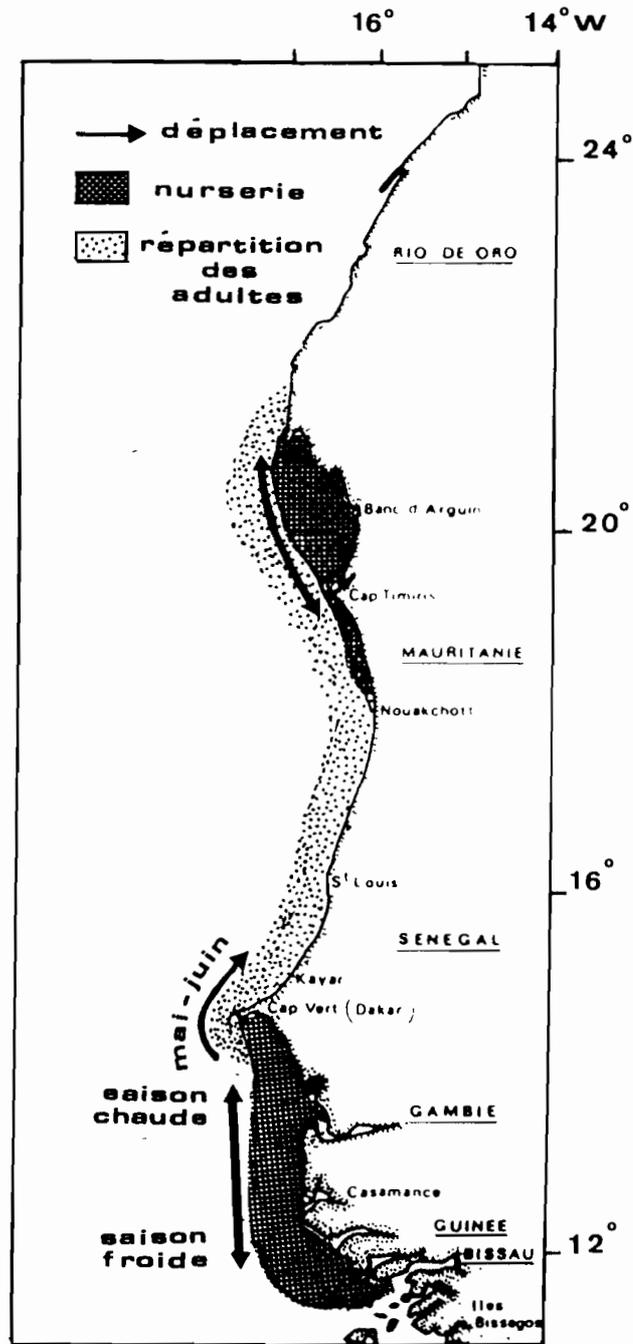


Fig. 13: Répartition et déplacements de *Sardinella maderensis* dans la zone sénégalo-mauritanienne (d'après Fréon, 1986).

Fig. 13: Distribution and movements of *Sardinella maderensis* in the Senegalese and Mauritanian zone (after Fréon, 1986).

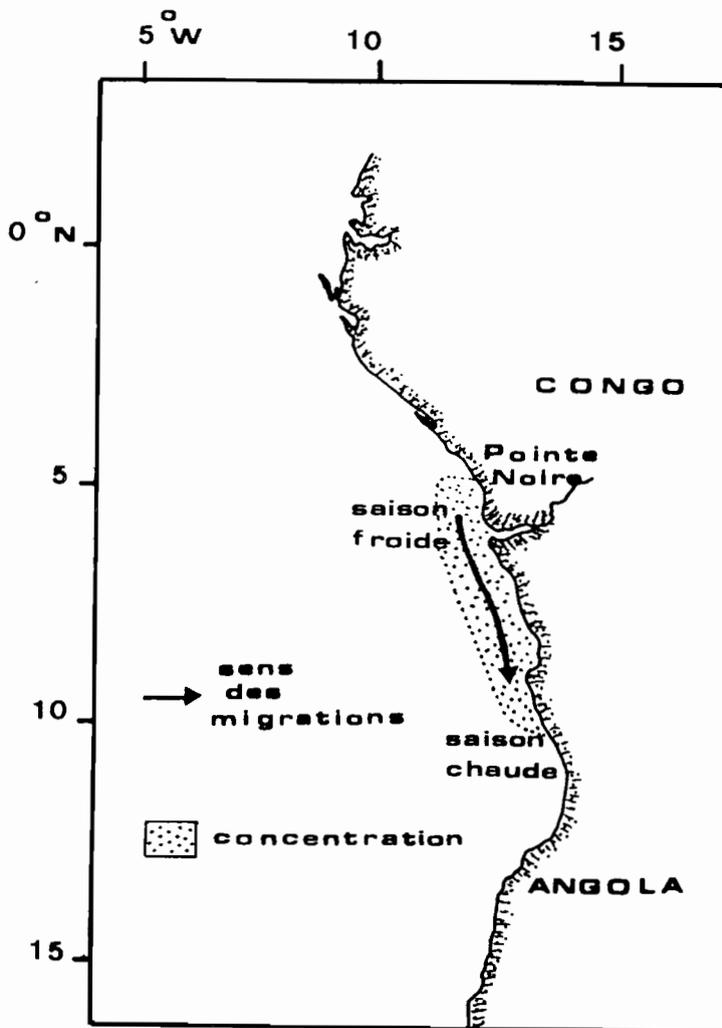


Fig. 14: Répartition et migrations saisonnières de *Sardinella maderensis* dans la zone congo-angolaise (d'après Ghéno et de Campos Rosado, 1972).

Fig. 14: Distribution and seasonal migrations of *Sardinella maderensis* in the Congo-Angolese zone (d'après Ghéno et de Campos Rosado, 1972).

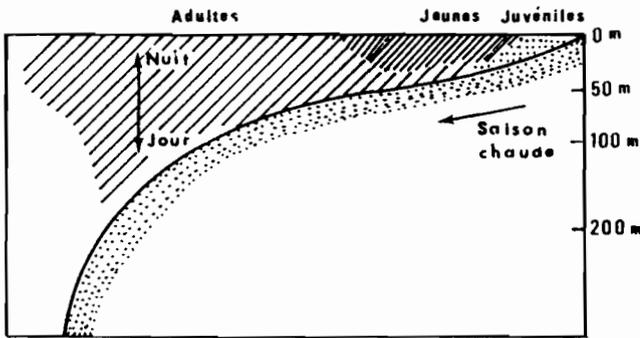
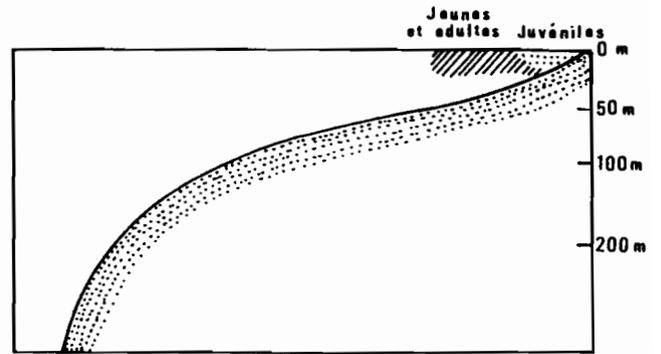
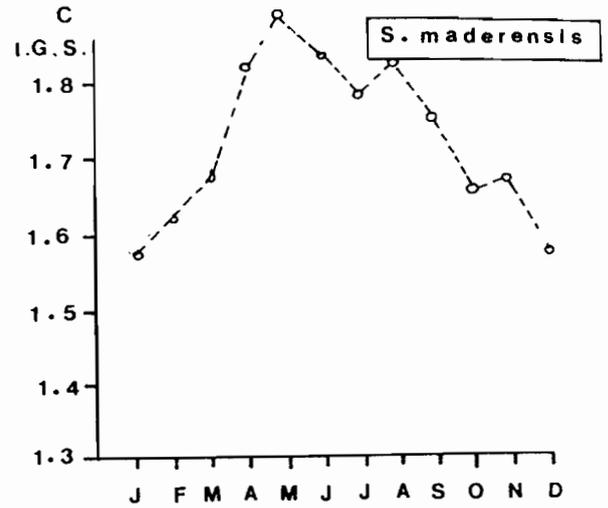
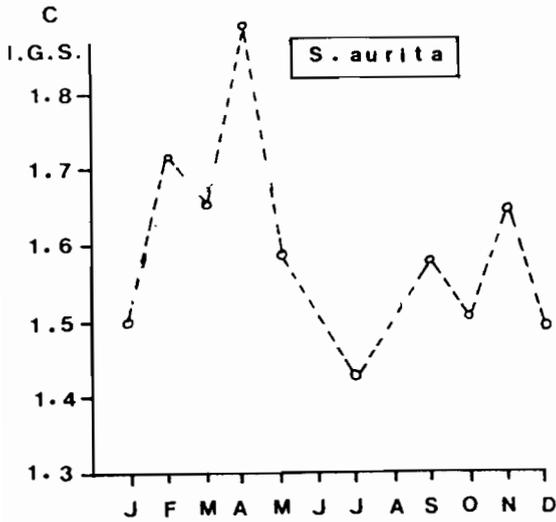
Sardinella auritaSardinella maderensis

Fig. 15: Répartition bathymétrique de *Sardinella aurita* et de *Sardinella maderensis* dans la zone sénégalomauritanienne (d'après Boëly *et al.*, 1978).

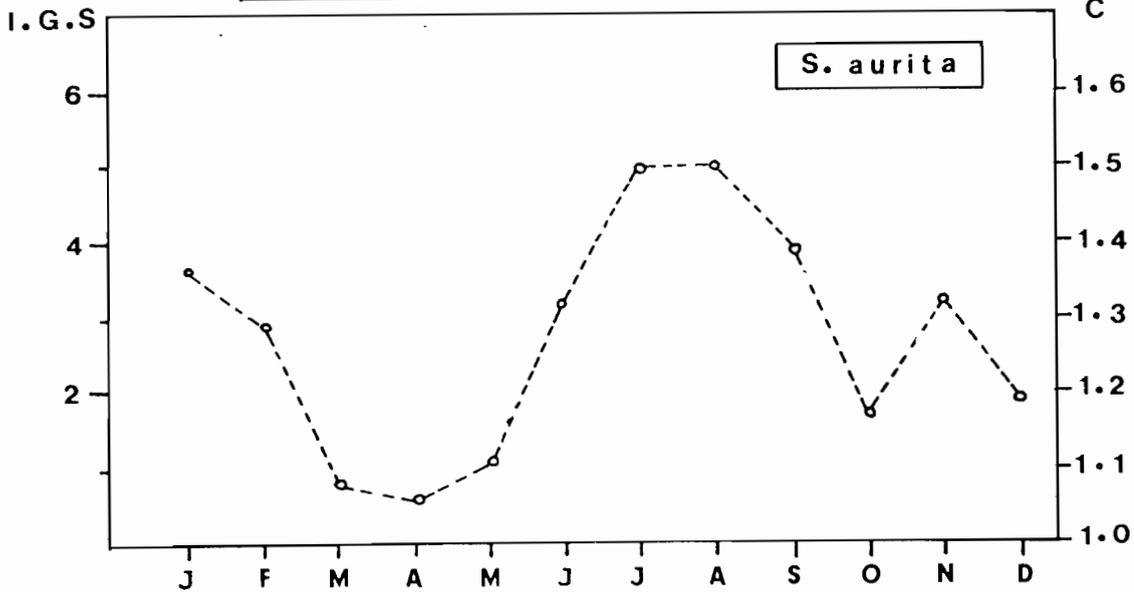
Fig. 15: Bathymetric distribution of *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis* in the Senegalese and Mauritanian zone (after Boëly *et al.*, 1978).

S É N É G A L

161



CÔTE D'IVOIRE — GHANA



C O N G O

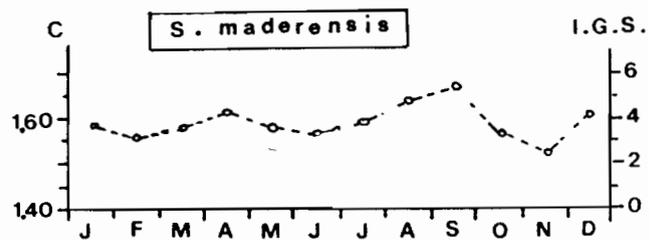
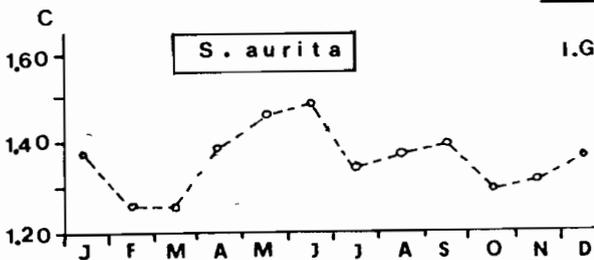


Fig. 16: Evolution des indices gonadosomatiques de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal (1978-1980, d'après Camarena-Luhrs, 1986), en Côte d'Ivoire (1976-1980, d'après ORSTOM/FRU, 1976; FAO, 1982) et au Congo (1967-1973, d'après Ghéno et Fontana, 1981).

Fig. 16: Evolution of the gonad indexes for *S. aurita* et *S. maderensis* in Senegal (1978-1980, after Camarena-Luhrs, 1986), in Ivory-Coast (1976-1980, after ORSTOM/FRU, 1976; FAO, 1982) and in Congo (1967-1973, after Ghéno and Fontana, 1981).

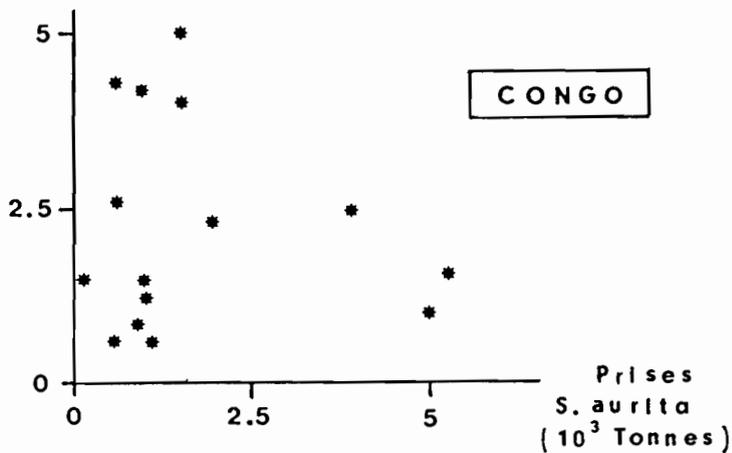
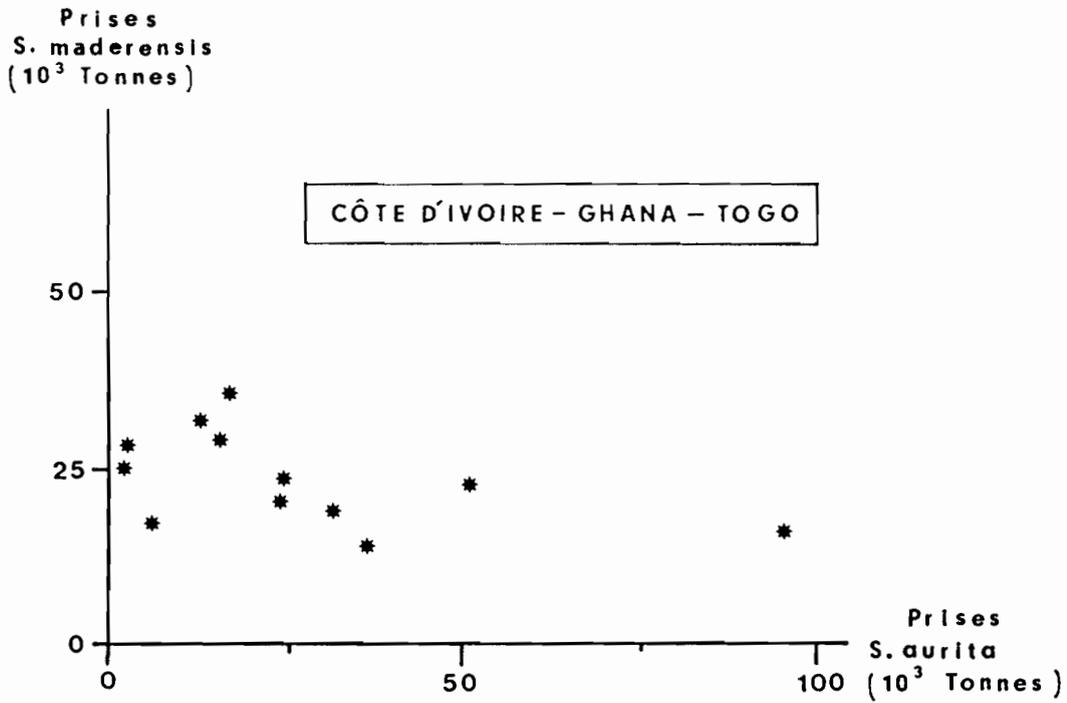
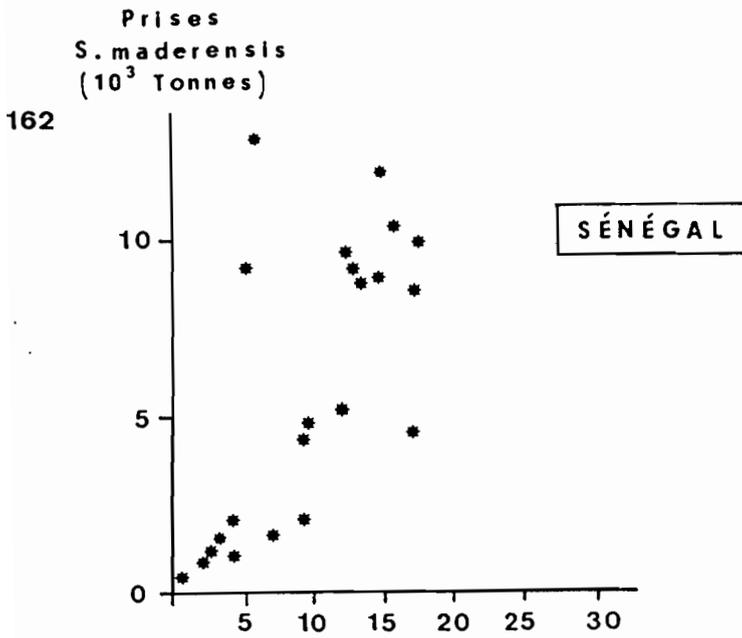


Fig. 17: Captures annuelles (en tonnes) de *S. maderensis* et de *S. aurita* au Sénégal, en Côte d'Ivoire-Ghana et au Congo.

Fig. 17: Annual catches (in metric tons) of *S. maderensis* and of *S. aurita* in Senegal, in Ivory-Coast-Ghana and in Congo.

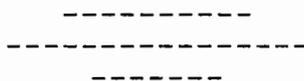
**3.1. DYNAMIQUE QUALITATIVE COMPAREE
DE DEUX ESPECES DE SARDINELLES
DES COTES OUEST-AFRICAINES:**

**DEUXIEME PARTIE: STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES
DE SARDINELLA AURITA ET SARDINELLA MADERENSIS
ET DYNAMIQUE DES STOCKS.**

DYNAMIQUE QUALITATIVE
COMPAREE DE DEUX ESPECES DE SARDINELLES
DES COTES OUEST-AFRICAINES

DEUXIEME PARTIE :

STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES DE
SARDINELLA AURITA ET *SARDINELLA MADERENSIS*
ET DYNAMIQUE DES STOCKS



COMPARATIVE QUALITATIVE STUDY
OF TWO *SARDINELLA* SPECIES DYNAMIC
OF THE WEST-AFRICAN COAST

PART TWO :

LIFE-HISTORY STRATEGIES OF
SARDINELLA AURITA AND *SARDINELLA MADERENSIS*
AND STOCKS DYNAMIC

Philippe CURY et André FONTANA
Chercheurs ORSTOM
en service au CRODT/ISRA
B.P. 2241
DAKAR
SENEGAL

RESUME

Les stratégies démographiques de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) qui sont présentes dans les trois régions d'upwelling de l'Ouest africain (zones sénégal-mauritanienne, ivoiro-ghanéenne et congo-angolaise) sont comparées. Les stratégies d'occupation et d'exploitation du milieu, de croissance et de reproduction sont pour ces deux espèces intimement liées à la dynamique des upwellings mais elles divergent en de nombreux points. *S. aurita* présente une plasticité et une adaptabilité remarquable aux fluctuations du milieu dont elle tire partie. En cela, elle semble être plus sensible aux variations climatiques que *S. maderensis* qui apparaît comme étant une espèce tolérante aux fortes perturbations de l'environnement. Ainsi une plus grande variabilité des paramètres biologiques et démographiques est observée pour la première espèce.

Dans une optique théorie des jeux, ces deux espèces ne prennent pas les mêmes risques pour survivre dans ces milieux très perturbés que sont les zones d'upwelling. De fait, *S. aurita*, espèce opportuniste, joue le jeu de la variabilité hydroclimatique alors que *S. maderensis*, espèce rustique, possède une stratégie de tolérance aux perturbations du milieu. *S. aurita* possède une stratégie adaptative plus souple liée à une grande plasticité démographique. Cela lui permet une meilleure utilisation d'un enrichissement temporaire dû à la variabilité climatique, mais en retour la population subit le contrecoup de façon plus drastique lorsque les conditions deviennent défavorables.

Cette analyse comparée des stratégies démographiques permet de mieux comprendre certaines causes de l'instabilité des stocks de *S. aurita* comparée à la relative stabilité des stocks de *S. maderensis*. La nécessité de gérer les stocks en considérant la stratégie de vie des espèces qui les composent est ainsi soulignée.

Mots-clés: Sardinelles, Afrique de l'Ouest, stratégies démographiques, dynamique des stocks.

ABSTRACT

The life-history strategies of two sardinella species (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*) which are present in the three West-African upwelling areas (the Senegalese-Mauritanian, the Ivoir-Ghanaian and the Congo-Angolese zones) are compared. Their space occupation and resource exploitation strategies as well as their growth or reproductive patterns are related to the dynamic of the upwellings but they differ in many ways. *S. aurita* shows a wide plasticity and adaptability to the environmental fluctuations and takes advantage of them. This species is more sensible to climatic fluctuations than *S. maderensis* which tolerates important environmental fluctuations. Thus, there is a more important variability of biological and demographic parameters for the first species than for the second one.

From a gambling theory point of view, these two species do not take the same risks to survive in the very fluctuating upwelling areas. In fact, *S. aurita*, an opportunist species, plays the game of hydroclimatic variability even though *S. maderensis*, a rustic species, tolerates the environmental fluctuations. *S. aurita* has an opportunist and more flexible adaptive strategy which is associated with an important demographic plasticity. It allows a better utilisation of a temporary enrichment due to climatic fluctuations, but inversely has a great effect on populations when the conditions are unfavorable.

This comparative study of life-history strategies may allow a better understanding of some causes of *S. aurita* stocks instability compared to the relative stability of *S. maderensis* stocks. Thus the necessity to consider life-history strategies in stock management is emphasized.

Key-words: Sardinella, West-Africa, Life-history strategies, stocks dynamic.

INTRODUCTION

Les études de dynamique des populations s'orientent le plus souvent vers la recherche des causes à court (fluctuations saisonnières) ou à moyen terme (fluctuations interannuelles) d'un phénomène observé en les reliant à des variables biotiques et abiotiques. Dans le domaine des pêches, d'importantes fluctuations d'abondance des stocks de petits pélagiques côtiers ont été observées et la recherche des causes a permis de préciser l'importance de l'action de la pêche et du climat à différentes phases du cycle vital des espèces (Blaxter and Hunter, 1982; Sissenwine, 1984; Lasker, 1985). Il ressort de l'étude des stocks pélagiques côtiers ouest-africains que certains paramètres climatiques, tels l'intensité des upwellings ou l'enrichissement côtier dû aux crues saisonnières ont une incidence toute particulière sur la dynamique de ces populations (Fréon, 1983; Binet, 1982, Cury et Roy, 1987) tout comme les effets d'une surpêche associée à des conditions climatiques défavorables (Binet, 1982). Ces travaux soulignent la grande sensibilité de certains stocks à des variations souvent relativement mineures des conditions climatiques comme cela avait déjà été noté lors de l'étude d'autres écosystèmes (Cushing and Dickson, 1976; Cushing, 1982).

Ces résultats sont en accord avec ce que l'on sait du mode de vie des espèces pélagiques qui sont connues pour posséder une stratégie de vie de type r, c'est à dire inféodée aux fluctuations de l'environnement (Kawasaki, 1983) et sensible à une exploitation intense (Sharp et Csirke, 1983). En réalité cette façon d'appréhender les choses, aussi pratique qu'elle puisse paraître pour classifier les stratégies développées par une espèce (MacArthur, 1972), semble être dans l'étude de cas précis une vision trop simpliste (Barbault et Blandin, 1980). Ainsi dans les faits, il apparaît que l'action de la pêche et de l'hydroclimat n'agissent pas de façon identique sur la dynamique des stocks de *S. aurita* et *S. maderensis* (Ghéno et Fontana, 1981), espèces apparemment très voisines et dont l'appartenance au type r ne semble pas être remise en cause. Devrait-on en conclure qu'une de ces deux espèces est plus sensible aux fluctuations climatiques que l'autre ? Les approches classiques utilisées en dynamique des populations permettent de constater ces différences mais ne permettent pas de comprendre leurs raisons d'être, c'est à dire de répondre à la question : pourquoi des espèces apparemment semblables semblent réagir différemment à l'environnement ?

Une dimension semble donc échapper à la façon dont nous abordons ces problèmes de dynamique des populations. Ainsi certains aspects concernant la régulation des populations, relevant de la stratégie démographique développée par les espèces, ont été laissés de côté.

Depuis 1859, année de parution de "l'origine des espèces" la théorie sélective de l'évolution darwinienne a connu de profondes modifications et prolongements théoriques sans toutefois subir, à proprement parlé, de révolution (préface de Monod *in* Mayr, 1974; Stebbins et Ayala, 1985). Mais ce n'est que récemment que l'étude des stratégies adaptatives semble avoir donné un nouveau souffle à l'analyse de la dynamique des peuplements en introduisant une composante évolutionniste darwinienne à la compréhension des systèmes (Barbault et Blandin, 1980). Ce type d'approche se propose d'étudier les solutions démographiques adoptées par les populations soumises à l'influence de pressions sélectives. L'étude de ces stratégies, qui peuvent être aussi diverses que l'organisation spatiale des peuplements, la croissance, la reproduction informent, dans une certaine mesure, sur la nature des solutions de survie adoptées par l'espèce face aux contraintes du milieu.

A l'aide des données biologiques, biométriques, et des statistiques de pêche collectées dans les différentes zones Ouest-africaines de pêche nous essaierons de définir dans un premier temps de quelle manière les stratégies démographiques des deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) diffèrent. Ensuite nous tenterons de caractériser la nature des solutions prises par chacune d'entre-elles pour survivre dans le milieu. Enfin dans quelle mesure la comparaison des stratégies démographiques peut nous aider à mieux comprendre la dynamique de ces stocks.

1. STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES COMPAREES

1.1. Stratégie d'occupation du milieu

Une étude de l'organisation structurelle des populations ainsi qu'une analyse des migrations peut nous permettre de comparer la dynamique spatiale de ces deux espèces.

1.1.1. Structure et dynamique des bancs : adaptabilité à l'abondance des ressources

Les sardinelles, comme la plupart des espèces pélagiques, sont organisées en bancs. A chaque instant, un banc de poisson occupe une petite portion de son habitat qu'il exploite intensivement (Blaxter and Hunter, 1982). Il y a donc nécessité de se déplacer si cette structure veut demeurer dans le temps. C'est une façon active d'exploiter des ressources localisées et éphémères qui peut-être qualifiée de stratégie de vagabondage (Blondel, 1986) puisqu'elle correspond à un

déplacement incessant et non toujours orienté dans le milieu. La taille du banc peut donc être vue comme une structure fonctionnelle adaptable à l'abondance de la ressource alimentaire (Blaxter et Hunter, 1982). C'est une des premières caractéristiques structurelles que nous étudierons.

Les tailles moyennes des bancs capturées ont été estimées à partir des prises par calée réalisées par les senneurs industriels du Sénégal et de Côte d'Ivoire qui utilisent des sennes tournantes de même dimension. L'analyse de la figure 1 permet de faire plusieurs remarques en ce qui concerne l'évolution des prises par calée et leur relation avec le milieu au cours d'un cycle moyen annuel :

- Pour les deux espèces, les prises par calée sont plus importantes au Sénégal qu'en Côte D'Ivoire (respectivement 2.1 fois pour *S. aurita* et 1.3 fois pour *S. maderensis*);

- La variabilité des prises par calée est plus importante pour *S. aurita*;

- Les prises par calée varient au cours des cycles saisonniers observés dans ces différentes zones (alternance de saisons froide et chaude). Pour *S. aurita*, elles sont maximales durant les saisons froides (périodes d'upwelling) c'est à dire durant les périodes de fort enrichissement du milieu .

Les bancs tendraient donc à être plus gros dans les zones plus riches : l'upwelling Sénégalais est beaucoup plus productif que l'upwelling ivoirien (Binet, 1983). Ce fait est particulièrement net chez *S. aurita*, espèce dont les fluctuations saisonnières de la taille des bancs sont en phase au Sénégal et en Côte d'Ivoire avec les périodes d'enrichissement du milieu. En Côte d'Ivoire l'accroissement des prises par calée est simultanément à celui du nombre de copépodes, principal aliment de cette espèce (fig. 2). Ces observations ne semblent pas s'appliquer à *S. maderensis* dont la taille des bancs fluctue beaucoup moins.

1.1.2 Stratégie migratoire

a. Migrations bathymétriques

En Côte d'Ivoire la liaison existant entre les migrations du zooplancton et la dynamique des Sardinelles peut-être perçue au niveau des cycles nycthémeraux. Ainsi la comparaison des prises par calée réalisées de jour et de nuit indique qu'elles sont, au cours d'un cycle annuel

d'observation, pour ainsi dire toujours supérieures pendant la nuit (fig. 3). Marchal (1967) attribue ce fait à la tendance des poissons à se grouper en bancs compacts durant les nuits sombres et à se disperser pendant les nuits claires et le jour. Une explication peut-être avancée grâce à l'analyse de la dynamique du zooplancton dans cette même zone. Des migrations nycthémerales du zooplancton ont lieu en fin de journée vers les couches superficielles, il y séjourne durant toute la nuit et regagne les profondeurs à l'aube (fig. 4). Les adultes de *S. aurita* semblent migrer pareillement (observations faites au Sénégal) (fig. 15, première partie de l'article) et ils s'alimentent généralement le soir et le matin (Dia, 1972) : ce sont précisément les heures où le plancton monte vers la surface ou commence à la quitter. Cette comparaison entre le comportement alimentaire, la dynamique des bancs de poisson, leurs migrations nycthémerales ainsi que celles du zooplancton nous conduisent, tout comme Binet (1983), à penser qu'il s'agit là d'un exemple d'adaptabilité de la dynamique des populations de sardinelles à celle de l'abondance de la ressource. Ce fait est particulièrement notable pour *S. aurita*.

b. migrations saisonnières

Les schémas migratoires ont été présentés dans la première partie de cet article. Des différences notables sont apparues :

S. maderensis est une espèce côtière et relativement sédentaire puisque les migrations saisonnières le long des côtes sont de faibles amplitudes.

S. aurita n'a pas la même stratégie de déplacements : l'importante amplitude de ses migrations bathymétriques ou de ses migrations saisonnières le long des côtes en relation avec la dynamique spatiale des upwellings illustre la très grande faculté de cette espèce à coloniser les milieux trophiquement les plus favorables. Cette espèce possède une stratégie opportuniste d'exploitation. Nous noterons cependant, comme le soulignent Boely et Fréon (1979), que les migrations saisonnières dans les zones sénégal-mauritanienne et congo-angolaise sont beaucoup plus importantes (les déplacements sont de l'ordre de 850 et 600 miles) comparées à celle observée dans la zone ivoiro-ghanéenne (de l'ordre de 250 miles). Pour ces auteurs cette différence est due à l'absence, dans la zone ouest du golfe de Guinée, de grands déplacements saisonniers d'un front thermique comparables aux fronts intertropicaux nord et sud.

1.2. Stratégie d'exploitation du milieu

Deux modes d'alimentation peuvent être dissociés pour des microphages (Blaxter and Hunter, 1982) Un premier par filtration grâce aux branchiospines, une autre par attaque et capture de la proie. Les branchiospines, organes en forme de protubérance, situées sur les arcs branchiaux et disposées en dents de peigne assurent pour les deux espèces de sardinelles le principal mode d'alimentation. Leur rôle est double : d'une part filtrer l'eau respiratoire et d'autre part retenir les petites proies et autres particules alimentaires. On s'est en fait aperçu que le nombre de branchiospines, longtemps considéré comme un caractère spécifique, s'accroît d'une manière très nette avec la taille du poisson, notamment chez les clupéidés. La figure 5 présente les différences existant entre le nombre de branchiospines observés chez *S. aurita* et *S. maderensis* dans différents milieux :

- le nombre de branchiospines est fonction de la richesse des eaux du milieu dans lequel évoluent les deux espèces. Ainsi on constate qu'il reflète assez fidèlement le niveau de productivité primaire avec, dans l'ordre décroissant : l'Angola et le Sénégal, puis le Congo, la Côte d'Ivoire et enfin la baie de Biafra (Ghéno et Fontana, 1981);

- le nombre de branchiospines s'accroît avec la taille du poisson. D'autre part, Dia (1972) a montré en Côte d'Ivoire que la distance entre deux branchiospines augmentait pour les deux espèces avec la taille du poisson (fig. 6). Ainsi au fur et à mesure de leur croissance, la capacité de filtration s'accroît plus rapidement chez *S. aurita* que chez *S. maderensis*.

- à taille égale, le nombre de branchiospines est environ 1.5 fois plus élevé pour *S. aurita* que pour *S. maderensis*.

On est en droit de penser que ces différences morphologiques internes vont conditionner la capacité de filtration de chacune des espèces et par contre-coup influencer sur leur éthologie alimentaire. Nous utilisons le terme éthologie car nous l'avons vu le régime alimentaire des deux sardinelles sont très semblables bien que Nieland (1980) note pour *S. aurita* une possibilité d'alimentation à base de "détritrus" c'est à dire des particules de sables mélangées à des diatomées dont l'ingestion remplacerait le manque d'aliments en période de faible abondance du plancton. Il ne saurait par conséquent être question d'une différence exclusivement liée à une électivité différente des proies mais aussi d'une différence liée à la capacité de filtration c'est à dire à l'intensité d'exploitation du milieu. Les petits pélagiques côtiers sont, comme le note Andreu (1969)

capables d'adapter leur système de filtration aux exigences du milieu. A des milieux riches correspond un accroissement du nombre de branchiospines c'est à dire à un plus grand pouvoir d'exploitation du milieu. Si l'on poursuit ce raisonnement et son analogie entre les deux espèces qui présentent entre elles une différence significative de leur nombre de branchiospines, on peut avancer l'hypothèse selon laquelle *S. aurita* serait plus apte que *S. maderensis* à exploiter la variabilité de la production du milieu.

1.3. Stratégie de croissance

1.3.1. Variabilité des facteurs de condition

Pour les deux espèces les facteurs de condition présentent d'importantes fluctuations tant saisonnières que d'une année sur l'autre. Ce facteur varie cependant plus pour *S. aurita* que pour *S. maderensis* (fig. 10).

1.3.2. Vitesse de croissance

Les courbes de croissance de type Von Bertalanffy ont pu être établies à partir de lecture d'écaillés ou d'otolithes ou par le suivi des classes modales dans les différentes zones. Elles sont présentées sur la figure 7:

- La croissance est plus rapide pour *S. aurita* que pour *S. maderensis* (elles atteignent en moyenne respectivement 18 cm et 16 cm au bout d'un an). Pour les deux espèces, on peut considérer qu'elle est pratiquement terminée au bout de trois années.

- Les tailles maximales sont très voisines entre les deux espèces considérées dans un même milieu mais elles diffèrent pour chacune des sardinelles à l'intérieur d'une même zone. Ainsi les longueurs asymptotiques décroissent entre le Sénégal, le Congo et la Côte d'Ivoire. Il est intéressant de noter que ce classement correspond à celui déjà mentionné lors de l'étude d'autres facteurs biotiques (nombre de branchiospines, taille des bancs). Nous avons souligné qu'il correspondait à des différences de richesse des milieux.

A des milieux riches correspond donc des vitesses de croissance et des tailles maximales plus grandes pour chacune des deux espèces, mais *S. aurita* possède une croissance en longueur plus forte que *S. maderensis*.

1.4. Stratégie de reproduction

1.4.1. Taille à la première maturité

La taille à la première maturité a été définie comme étant la taille pour laquelle on observait 50 % d'individus matures. Elles sont présentées pour le Sénégal, la Côte d'Ivoire et le Congo sur la figure 8 :

- A l'intérieur d'une même zone, *S. aurita* mature à une taille supérieure à celle de *S. maderensis*.

- Entre les différentes zones les individus d'une même espèce mûrent à des tailles variables qui correspondent approximativement à un âge voisin d'un an.

1.4.2. Sex-ratio

L'étude de l'évolution du sex ratio en fonction de la taille a pu être menée pour *S. aurita* au Sénégal (fig. 9A), en Côte d'Ivoire-Ghana (fig. 9B) et au Congo, pour *S. maderensis* au Sénégal (fig. 8A) et au Congo:

- Au Sénégal, en dessous de 15-18 cm et au dessus de 25-30 cm le sex ratio est supérieur à 70 % en faveur des femelles;

- En Côte d'Ivoire-Ghana, le pourcentage de femelles de *S. aurita* croît régulièrement à partir de 18 cm pour se situer au alentour de 60-70 %;

- Au Congo, les sexes sont discernables à partir de 14-15cm. Jusqu'à 20 cm pour *S. maderensis* et 24 cm pour *S. aurita* la proportion des mâles et des femelles reste la même (sex-ratio voisin de 1). A partir de ces tailles l'importance des femelles croît régulièrement et leur pourcentage atteint 75 % à 28 cm (Fontana et Pianet, 1973).

Plusieurs explications non exclusives l'une de l'autre peuvent-être avancées pour comprendre de telles différences dans le sex-ratio et son évolution:

- croissance plus rapide des femelles: la différence est faible mais semble exister surtout chez *S. aurita* à partir de 24 cm (Gheno, 1975);

- mortalité plus faible des femelles qui n'a pu être établie jusqu'à présent mais est vraisemblable.

Kawasaki (1983) rappelle que cette différence est fréquemment observée dans les sex-ratio des espèces pélagiques en faisant remarquer qu'une façon de prévenir la réduction du taux d'accroissement r d'une population

est de faire le corps des femelles plus gros et d'accroître leur espérance de vie.

1.4.3. Périodes de reproduction

L'évolution mensuelle des IGS (Indice gonadosomatique) montre que ce facteur est plus variable pour *S. aurita* que pour *S. maderensis* (fig. 10).

Afin de suivre de quelle façon est répartie l'énergie, représentée par la nourriture ingérée, entre la croissance et la reproduction, les fluctuations mensuelles de l'IGS et de C (facteur de condition) ont été superposées sur la figure 10:

- Pour *S. maderensis*, les variations des deux indices sont synchrones, ce qui laisse supposer que cette espèce investit les apports énergétiques simultanément sur la croissance et sur la reproduction;

- Pour *S. aurita*, il apparaît en Côte d'Ivoire-Ghana et au Congo un décalage d'environ deux mois entre les valeurs maximales de l'IGS et de C. Cette espèce utiliserait donc l'énergie avant tout pour se reproduire et ce n'est qu'ensuite qu'elle investirait dans la croissance.

1.4.4. Succès de la reproduction : le Recrutement

Les études menées sur le recrutement sont peu nombreuses. Il a cependant été observé que le recrutement était beaucoup plus variable pour *S. aurita* que pour *S. maderensis* (Gheno et Fontana, 1981; Fréon, 1986). Etudiant *S. aurita* au Congo Gheno et Fontana (1981) ont pu mettre en évidence que la reproduction n'avait pas lieu chaque année avec la même intensité et que cela avait une importance considérable sur le recrutement.

1.5. Discussion : Stratégie "à risque" de *S. aurita* et stratégie "prudente" de *S. maderensis*.

L'emploi du terme stratégie souligne l'existence d'un choix, d'une relation décisive entre un profil démographique observé et son environnement (Barbault, 1976). Cette notion relève de l'écologie évolutive. S'il existe un choix parmi plusieurs stratégies démographiques possibles, ce choix n'est pas univoque car plusieurs combinaisons optimales peuvent émerger d'un même contexte

sélectif (Schaffer, 1974). Ces critères de choix peuvent être formalisés en utilisant les outils mathématiques ou informatiques (Meyer, 1980; Maynard smith, 1982) généralement en terme d'optimisation d'un ou plusieurs paramètres démographiques (Roff, 1982, 1984), l'analogie avec la théorie des jeux a même été avancée et paraît prometteuse pour l'étude des stratégies démographiques (Meyer, 1980).

Il ressort de la comparaison des stratégies démographiques des deux espèces que *S. maderensis* semble être moins affectée que *S. aurita* par l'environnement, elle a un cycle biologique plus stable et effectue des migrations de moins grande amplitude, en cela elle paraît posséder une stratégie plus tolérante et prudente face à la variabilité climatique. *S. aurita* est une espèce qui prend plus de "risques". Elle présente une remarquable plasticité et adaptabilité biologique aux fluctuations du milieu dont elle tire meilleur partie. Ses migrations sont de grande amplitude, sa capacité de filtration du milieu est plus importante, sa croissance est plus rapide et si la taille de première maturité ou le sex-ratio ne présente pas de différence notable avec *S. maderensis*, sa stratégie de reproduction apparaît comme étant beaucoup plus opportuniste.

Cette approche comparative des stratégies adaptatives a pour intérêt évident de pouvoir mesurer la variabilité des facteurs biologiques et leur hiérarchisation pour chacune des espèces. Elle permet aussi de situer les populations par rapport à l'environnement, et non plus simplement dans la perspective d'une cinétique démographique (Blondel, 1986). Nous envisagerons maintenant les implications des différences observées sur la dynamique des stocks de ces deux espèces.

2. STRATEGIES DEMOGRAPHIQUES ET EXPLOITATION DES STOCKS

2.1. Variabilité comparée des pêcheries

Les captures réalisées dans la zone ouest-africaine présentent des fluctuations importantes pour les deux espèces, mais tout particulièrement dans le cas de *S. aurita* où elles sont très erratiques. D'autre part, cette espèce a connu un effondrement spectaculaire de stock dans la zone ivoiro-ghanéenne. Entre 1966 et 1985, les variations relatives des prises ont ainsi atteint 200 % voire 300 % alors qu'elles n'ont jamais dépassées 100 % pour *S. maderensis* (fig. 11). Pour la zone ivoiro-ghanéenne Binet (1982) attribue l'effondrement du stock de *S. aurita* en 1973 à une surpêche liée à une disponibilité exceptionnelle durant la saison de pêche.

2.2. Variabilité des stocks et stratégies démographiques

Les migrations de grandes amplitudes de *S. aurita* entraînent des variations de disponibilité extrêmement importantes pour les différentes pêcheries industrielles ou artisanales qui ont la plupart du temps des rayons d'action limités. Ces migrations concernent seulement certaines classes d'âge, plus ou moins abondantes (du à la variabilité du recrutement) et structurées en banc de grande dimension qui recherchent en permanence les conditions hydroclimatiques optimales. Si les concentrations importantes qui en résultent coïncident avec la zone d'action de la pêcherie, elles deviennent alors disponibles et sont capturées en abondance. Il en résulte des fluctuations de prises importantes comparées à celles de la pêcherie de *S. maderensis*. Cette seconde espèce est en effet sédentaire et disponible durant des périodes de temps plus grandes mais organisée en bancs de petite taille. Dès lors on comprend les risques effectifs d'une exploitation incontrôlée de *S. aurita* et des dangers qu'il y a à prélever le plus possible au moment où cette espèce devient disponible: les stratégies adaptatives développées par cette espèce la rendent vulnérable et sujette à la surexploitation.

S. aurita, de par sa stratégie démographique développée, prend plus de "risques" pour exploiter la variabilité du milieu que *S. maderensis*, espèce à la stratégie plus "prudente". Il en résulte pour *S. aurita* une variabilité plus grande des paramètres biologiques et démographiques affectés par les variations de l'environnement qui sont extrêmement importantes dans les zones d'upwelling de l'ouest africain. Cette stratégie n'est pas sans risque: elle permet d'accroître rapidement la biomasse de l'espèce lorsque les conditions sont favorables mais en retour cette espèce connaîtra une diminution de son abondance importante pour des conditions climatiques devenues défavorables. On ne peut donc pas gérer les pêcheries de ces deux espèces de la même façon du fait de l'instabilité plus grande des stocks d'une des deux espèces.

2.3 Récupération des stocks

Après son effondrement, la récupération du stock ivoiro-ghanéen de *S. aurita* se produisit après seulement trois années. Cette rapidité de reconstitution du stock reflète la capacité de cette espèce à recouvrer un important niveau de biomasse assez rapidement. Une telle faculté est vraisemblablement rendue possible grâce à la plasticité démographique de cette espèce et à sa grande adaptabilité.

CONCLUSION

Les stratégies démographiques des espèces sont le fruit de pressions sélectives passées et présentes. Elles représentent une des solutions possibles adoptées par l'espèce pour assurer sa survie. Leur compréhension permet de mieux analyser les réactions des stocks aux contraintes extérieures: c'est en cela qu'elles peuvent être utiles à l'aménagement des pêcheries. La compréhension et l'estimation de la plasticité d'une espèce paraissent donc essentielles à l'étude de la dynamique des populations en introduisant un degré de compréhension supplémentaire: la raison d'être, la nature des solutions de survie adoptées par les espèces et leur relation avec le milieu.

L'étude des relations empiriques qui existent entre les paramètres du cycle vital sont étudiées depuis longtemps (Beverton, 1963) et connaissent actuellement un certain regain d'intérêt (Gunderson, 1980; Pauly, 1980). Ces corrélations sont le fruit de l'ajustement fait au cours de l'évolution entraîné par un compromis entre la reproduction, la croissance et la survie (Roff, 1984) ou de façon plus globale, et comme nous l'avons envisagé, entre les différents paramètres biologiques et écologiques. L'étude comparée des stratégies démographiques des deux espèces de sardinelles nous a conduit à observer une grande différence entre celles-ci, ce qui rend la coexistence possible.

La compréhension et l'estimation de la plasticité d'une espèce paraissent essentielles à l'analyse de sa dynamique en relation avec le milieu.

CONCLUSION GENERALE: Les limites de l'approche Phylogénétique

Les deux parties de cet article ont été consacrées à la dynamique comparée de deux espèces de sardinelles des côtes ouest-africaines. L'approche que nous avons faite a privilégié une optique évolutionniste, s'opposant en cela à une approche classique en dynamique des populations où la plasticité de l'espèce et sa survie sont, la plupart du temps, réductibles aux phénomènes de compensation et à l'existence de feed-back dynamiques intrapopulationnels. Il ne faut cependant pas oublier comme le souligne Mayr (1974) qu'il est tentant et parfois non valable de dire que toutes les différences découvertes entre deux espèces vivant dans le même milieu sont le fait de leur coexistence. Ces restrictions, qu'il faudrait prendre en compte lors de toute analyse de ce type sont extrêmement importantes mais restent la plupart du temps d'usage, faute de réfutations. Il subsiste donc une limitation certaine aux interprétations des observations que nous avons données. Comme nous l'avons vu, l'analyse de la compétition ou celle des stratégies démographiques des espèces apporte une aide à la compréhension de la dynamique des populations, mais elle peut déboucher comme toute science interprétative sur une mythification des observations et une appropriation interprétative des faits comme le souligne Jacob (1981).

BIBLIOGRAPHIE

- Andreu, B. 1969. Las branchispinas en la caracterizacion de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb). Inv Pesq. 33 (2): 425-607.
- Barbault, R. 1976. La notion de stratégie démographique en écologie. t.7, Vol.4:373-390.
- Barbault, R., Blandin, P. 1980. La notion de stratégie adaptative: sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In: Barbault, R., Blandin, P., et Meyer J.A. (eds.). Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine, Paris, 1-27.
- Beverton, R.J.H. 1963. Maturation, growth and mortality of clupeid and engraulid stocks in relation to fishing. Rapp. P.v. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 154: 44-67.
- Binet, D. 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche de *S. aurita* ivoiro-ghanéennes: relation sécheresse-surpêche. Océanologica Acta, 5 (4): 443-452.
- Binet, D. 1983. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinée. Océanogr. trop., 18, (2): 331-335.
- Blaxter, J.H.S. and J.R. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. Adv.mar.Biol. Academic Press, London and New-York. Vol.20: 1-223.
- Blondel, J. 1986. Biogéographie évolutive. Collection d'écologie n° 20. Masson. Paris. 221p.
- Boely, T. 1979. Biologie de deux espèces de sardinelles (*S. aurita* Valenciennes 1847 et *S. maderensis* Lowe 1841) des côtes sénégalaises. Thèse d'Etat Université Pierre et Marie Curie. Paris VI.
- Boely, T. et C. Champagnat. 1970. Observations préliminaires sur *S. aurita* des côtes sénégalaises. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 159: 176-181.
- Boely, 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.
- Boely, T., Fréon P. et B. Stequert. 1982. La croissance de *Sardinella aurita* (Val. 1847) au Sénégal. Océanogr. trop. 17(2): 103-119.
- Camarena Luhrs, T. 1986. Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal: biologie et évaluation des ressources. Thèse 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest: 188p.

Colinvaux P. 1982. Les manèges de la vie: cycles et ruses de la nature. Seuil, Paris, 251p.

Conand, F. 1977. Contribution à l'étude du cycle sexuel et de la fécondité de la sardinelle ronde, *Sardinella aurita* : pêche sardinière dakaroise en 1975 et premier semestre 1976. Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr., 15 (4) : 301-312.

Cury, Ph. et Cl. Roy. 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire: une approche globale. Océanologica Acta, Vol. 10, n°3: 347-357

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

Cushing, D.H. and R.R. Dickson. 1976. The biological response in the sea to climatic changes. Adv. mar. Biol. Russell and Yonge (ed.). Academic Press. Vol.14: 1-122.

Darwin, C. 1859. The origin of species.

Dia, A.E.K. 1972. Etude de la nutrition de certains clupéides de Côte D'Ivoire. Rapp. Sci. UNDP/SP/288/IV C6, Abidjan, RS/11/72.

FAO, 1974. Rapport terminal du projet FI: DP/IVC/66/506: Etude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers. Conclusions et recommandations. FAO, Rome: 72p.

FAO, 1982; Report of the ad_hoc working group on *Sardinella* off the coast of Ivoiry Coast-ghana-Togo, CECAF/TECH/82/40 (En): 72p.

Fontana, A. et R. Pianet. 1973. Biologie des sardinelles, *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (Val.) des côtes du Congo et du Gabon. Doc. Centre ORSTOM Pointe-Noire, n°31, 40p.

Fréon, P. 1983. Production models as applied to substocks depending on upwelling fluctuations, 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, Vol. 3: 1047-1064.

Fréon, P. 1986. Réponses et adaptation des stocks de clupéides 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 d'Etat Université d'Aix-Marseille II.

Gheno, Y. 1975. Nouvelle étude sur la détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella aurita* (Val.) dans la région de Pointe-Noire. Cah. ORSTOM, sér.

Océanogr., 13 (3): 251-262.

Ghéno, Y. et 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 (ed.) Trav. et Doc. de l'ORSTOM. Paris. n°138: 213-257.

Ghéno, Y. et J.C. Le Guen. 1968. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) de la région de Pointe-Noire. Cah. ORSTOM., sér. Océanogr., 6 (2): 69-82.

Gunderson, D.R. 1980. Using r-K selection theory to predict natural mortality. Can J. Fish. Aquat. Sci. 37: 2266-2271.

Jacob, F. 1981. Le jeu des possibles. Fayard. Paris.

Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers ?. Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. 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, FIRM/R 291 (3): 1065-1080.

Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol.4: 31-38.

MacArthur, R.H. 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row.

Marchal, E. G. 1967. La pêche des sardiniers ivoiriens en 1966. Doc. Scient. prov. CRO Abidjan, 19: 26p.

Maynard Smith, J. 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press. 224p.

Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Edition française. 496p.

Meyer, J.A. 1980. Techniques d'étude des stratégies adaptatives: approches mathématiques et informatiques. In: Barbault, R., Blandin, P. et J.A. Meyer (eds.). Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine, Paris, 29-52.

Nieland, H. 1980. Die nahrung von Sardinien, Sardinellen, und mainfischen vor der westküste Afrikas. Ber. Inst. Meeres Christian-Albrechts-Univ. Kiel, 75:137p.

ORSTOM/FRU. 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: 62p.

Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental

temperatures in 175 fish stocks. *J. Cons. inter. Explor. Mer*, 39 (2): 175-192.

Roff, D.A. 1982. Reproductive strategies in flatfish: a first synthesis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol.39: 1686-1698.

Roff, D.A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol.41: 989-1000.

Schaffer, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Amer. Natur.*, 108: 783-790.

Sharp, G.D. and 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, Vol. 3: 779-1 066.

Sissenwine, M.P. 1984. Why do fish population vary ? In *Exploitation of Marine Communities*, R.M. May (ed.). Dahlem Konferenzen. Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo : Springer-Verlag , 59-94.

Stebbins, L. and F. Ayala. 1985. L'évolution du darwinisme. *Pour la Science*, septembre 1985: 45-58.

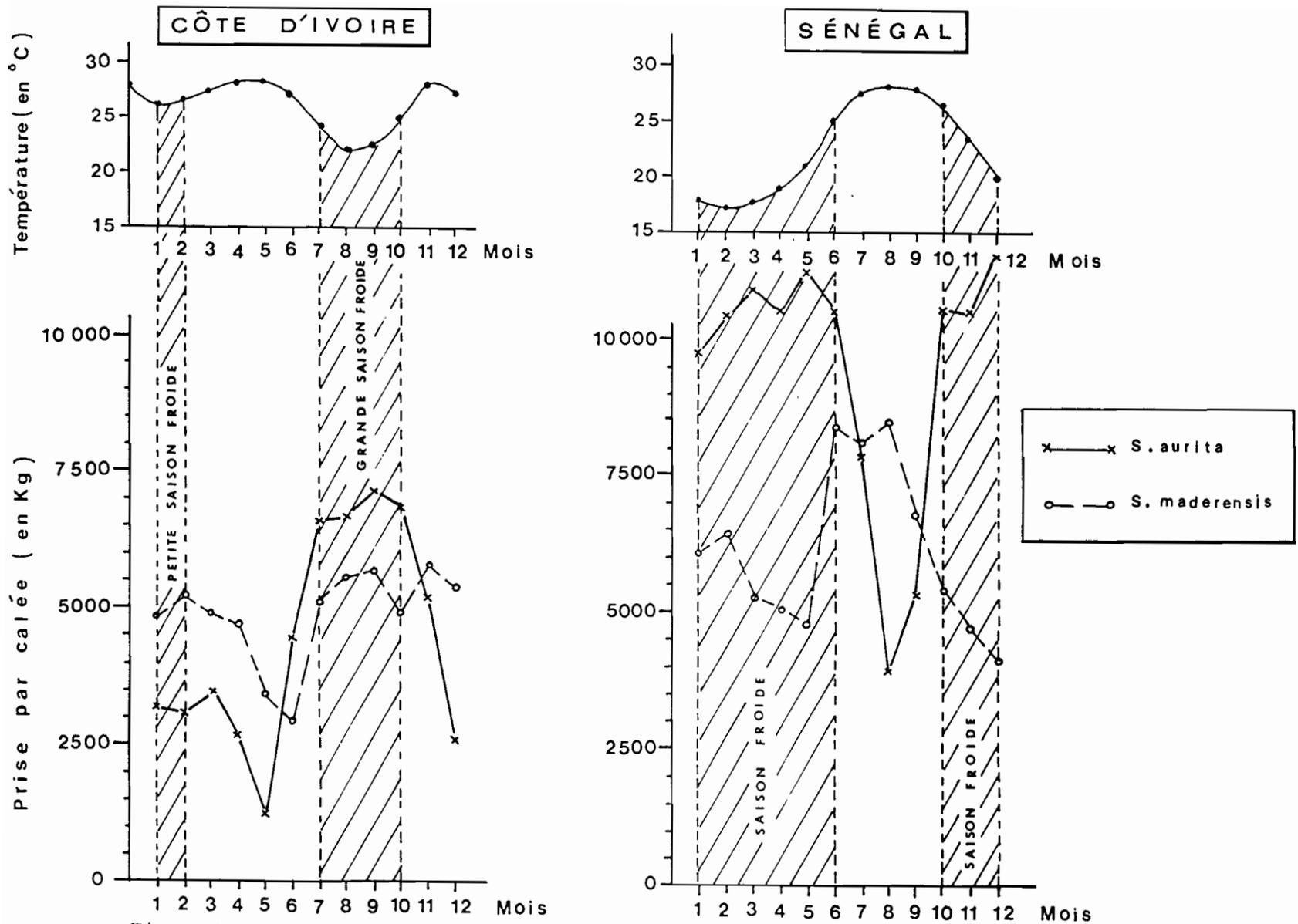


Fig. 1: Prises par calée mensuelles des deux espèces de sardinelles au Sénégal et en Côte d'Ivoire et évolution mensuelle des températures de surface (moyennes 1966-1982).

Fig. 1: Monthly catch per set for the two species of sardinellas in Senegal and Ivory-Coast and sea surface temperatures (mean 1966-1982).

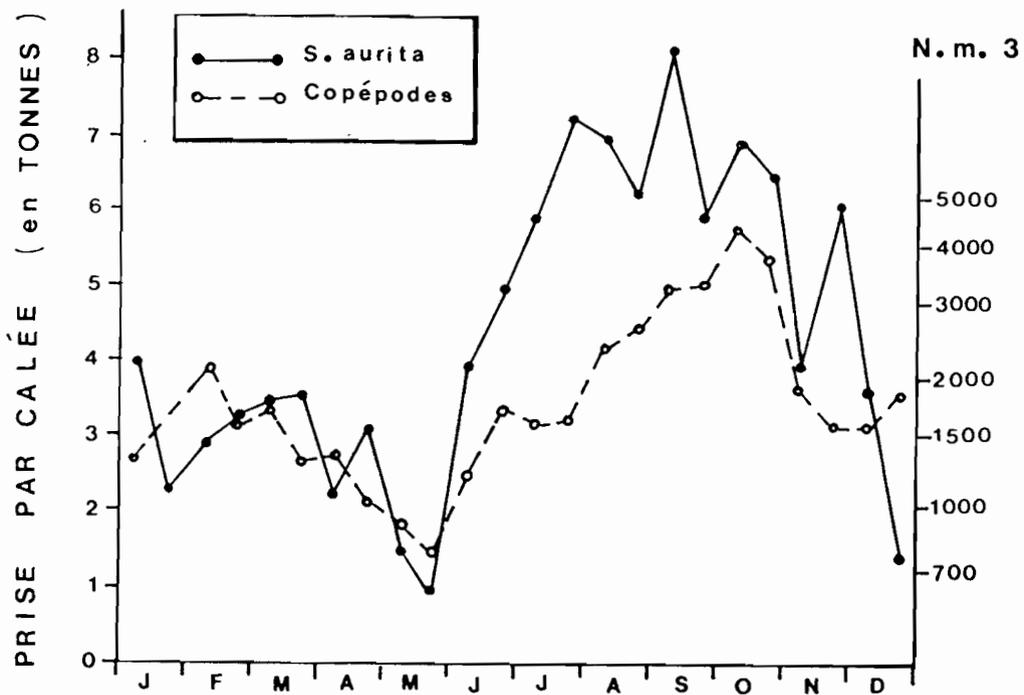


Fig. 2: Nombre de copépodes à la station côtière d'Abidjan et prises par calée de *Sardinella aurita* des senneurs ivoiriens (moyenne 1969-1974).

Fig. 2: Number of copepods at the Abidjan coastal station and catch per set of *Sardinella aurita* of the Ivoirian purse seiners (mean 1969-1974).

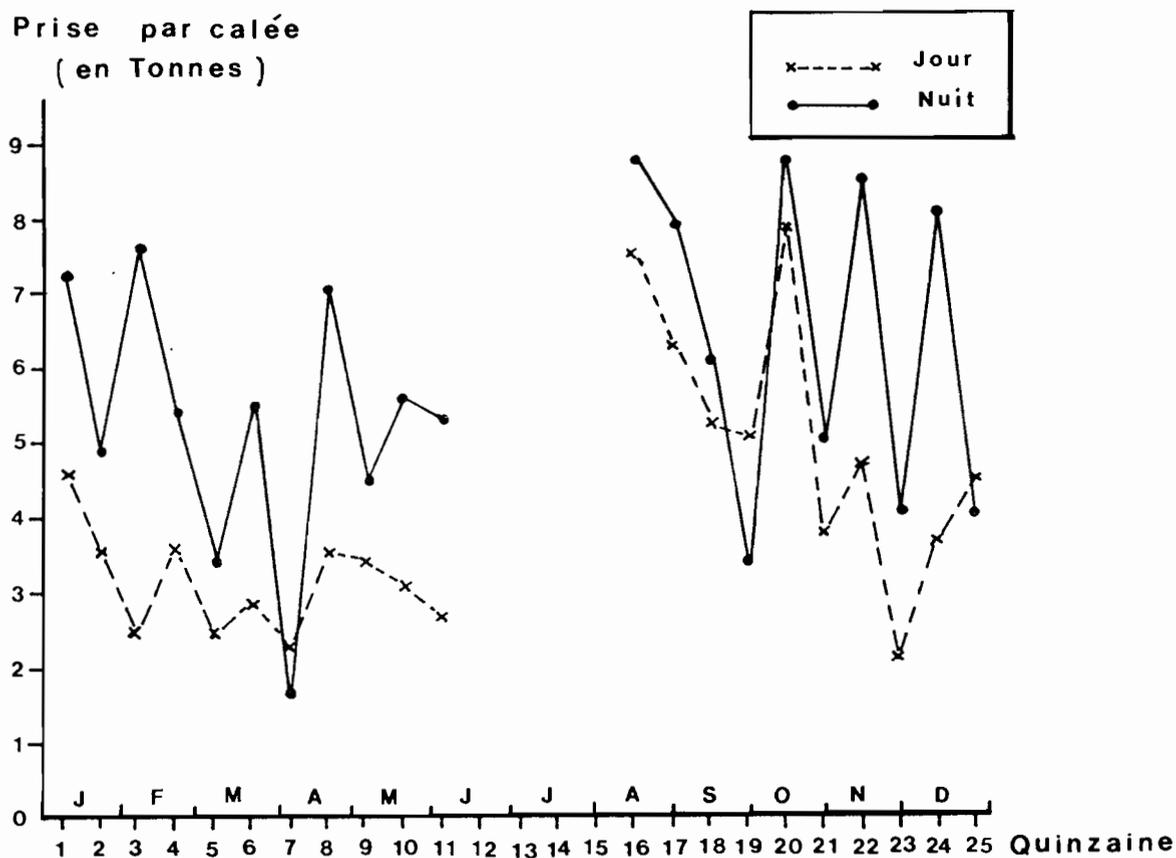


Fig. 3: Prises par calée de jour (tireté) et de nuit (trait plein) en Côte d'Ivoire (année 1966) (d'après Marchal, 1967).

Fig. 3: Catch per day-time (dashed line) and night-time (solid line) set in Ivory-Coast (year 1966) (after Marchal, 1967).

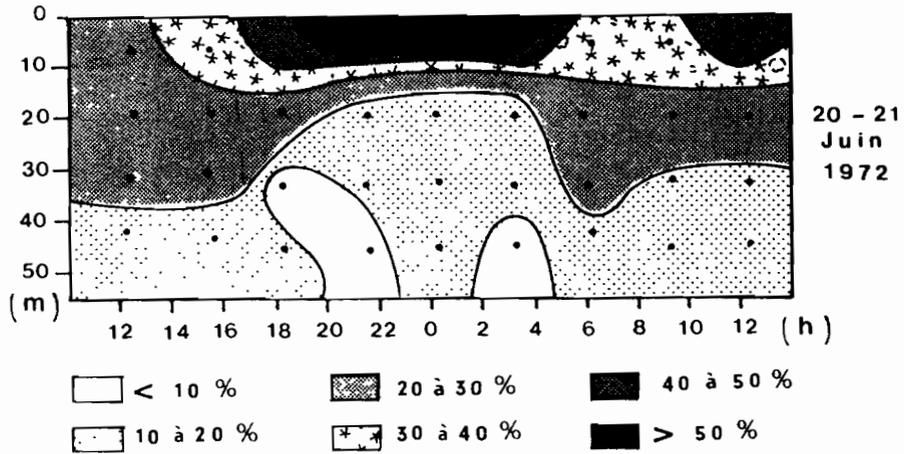


Fig. 4: Migrations nycthémérales du zooplancton en Côte d'Ivoire. (les quantités sont exprimées aux différentes profondeurs en % du volume sédimenté total. Les points matérialisent l'heure et la profondeur des récoltes) (d'après Binet, 1983).

Fig. 4: Circadian zooplankton migrations in Ivory-Coast. (Amounts are expressed at the different depths as a percentage of the total settle volume. The dots show the mean time and depth of samplings) (after Binet, 1983).

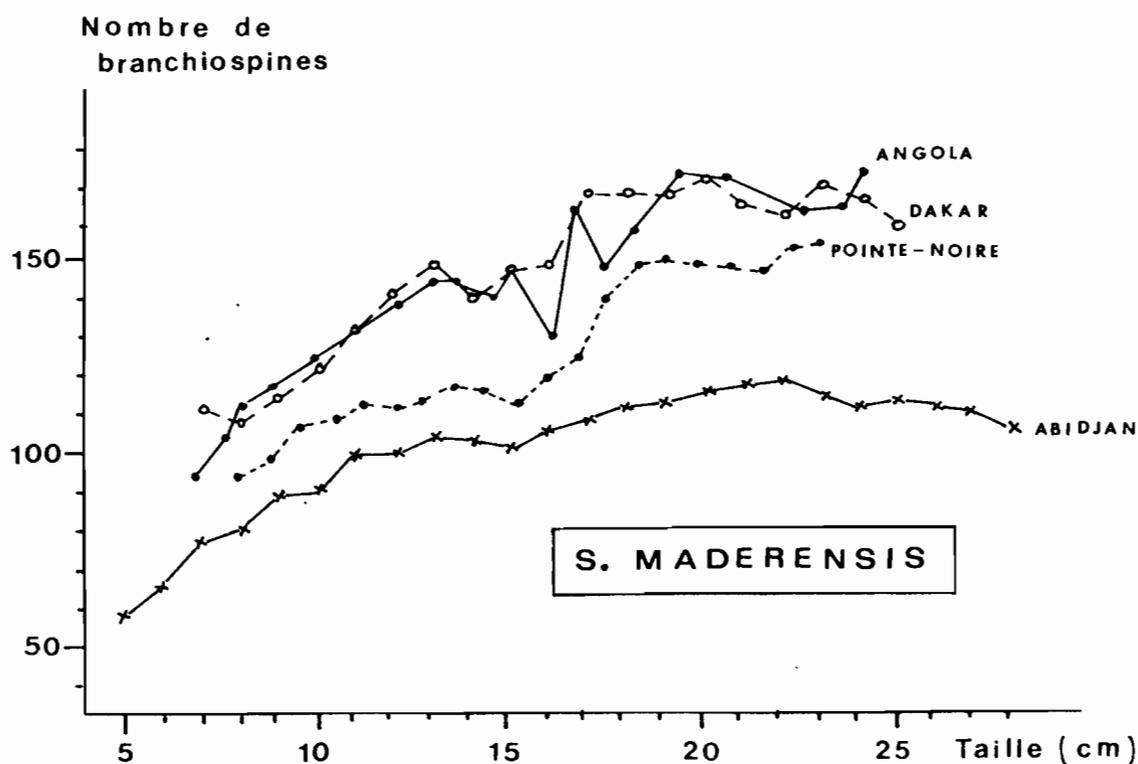
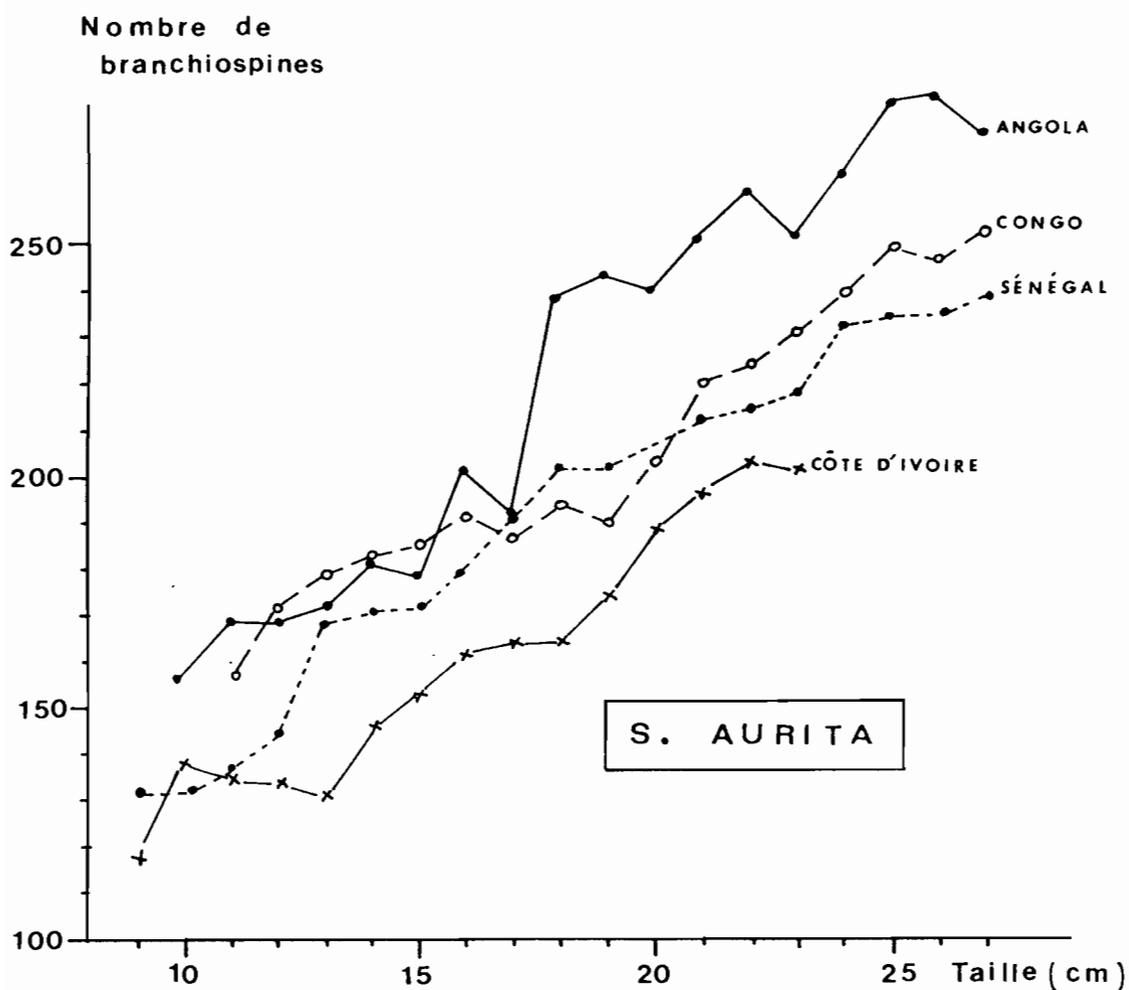


Fig. 5: Variation du nombre de branchiospines avec la taille en différents endroits pour *S. aurita* (d'après Ghéno et Fontana, 1981) et *S. maderensis* (d'après Boely et Champagnat, 1970).

Fig. 5: Variation of the number of gill rakers as a function of length in different zones for *S. aurita* (after Ghéno et Fontana, 1981) and *S. maderensis* (after Boely et Champagnat, 1970).

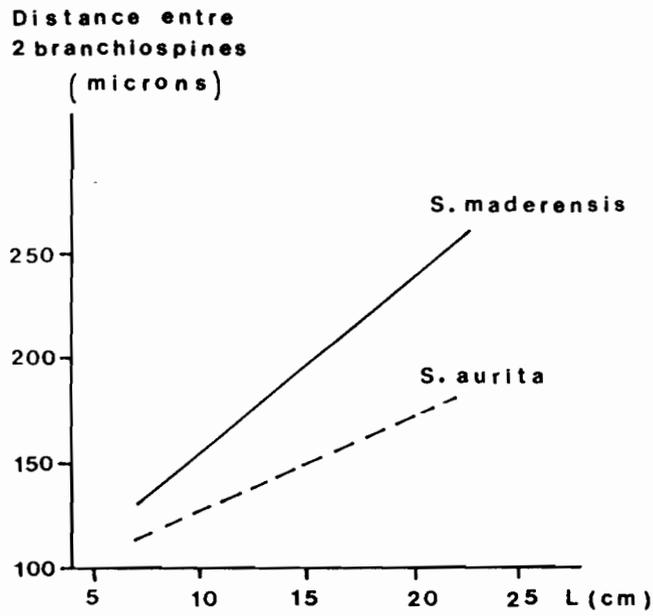


Fig. 6: Variation de la distance entre deux branchiospines en fonction de la taille (d'après Dia, 1972).

Fig. 6: Variation in the distance between two gill rakers as a function of the length (after Dia, 1972).

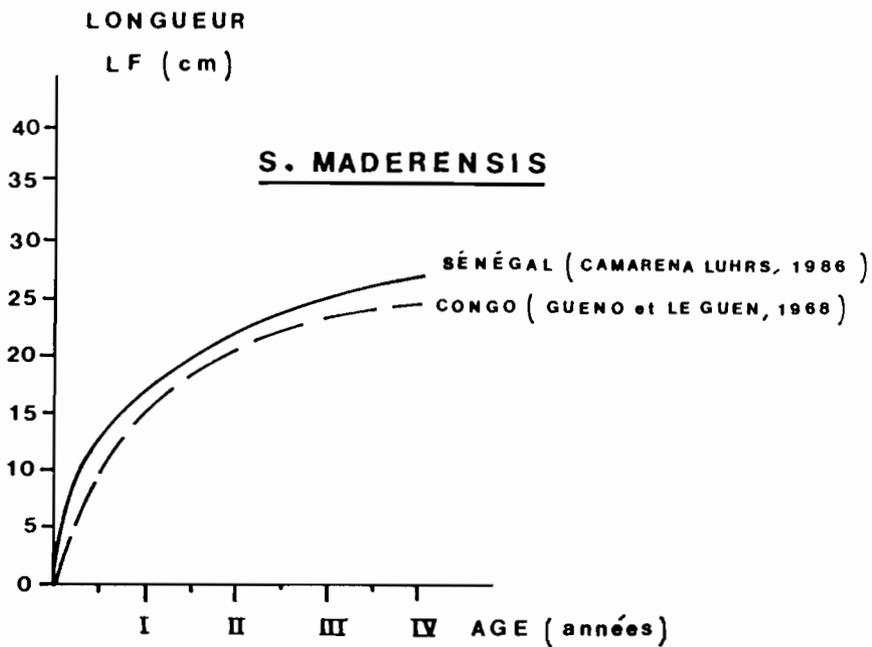
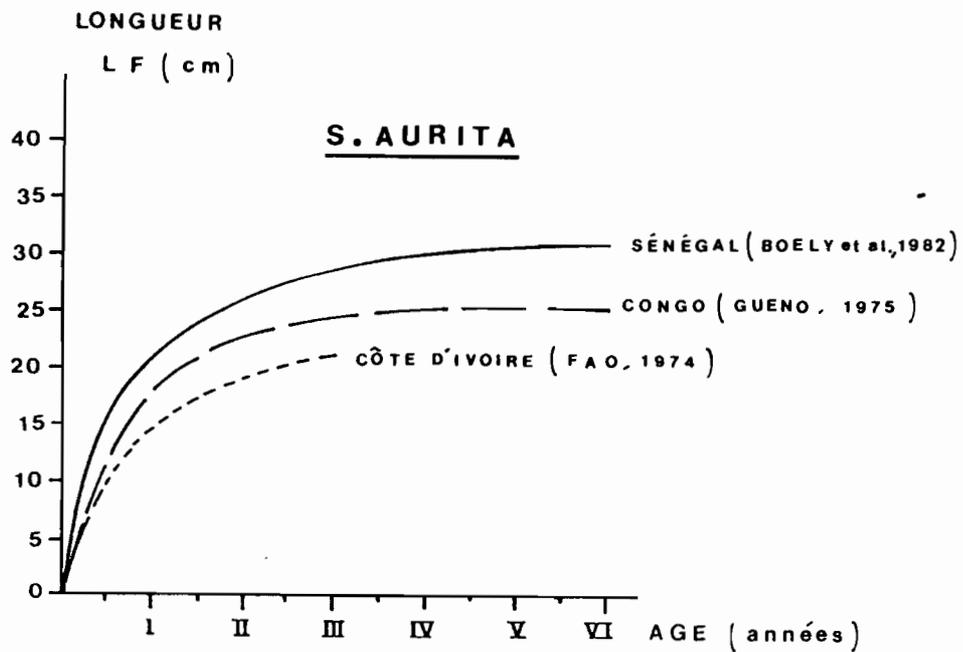


Fig. 7: Courbes de croissance de *S. aurita* et *S. maderensis* dans différentes zones.

Fig. 7: Growth curves of *S. aurita* and *S. maderensis* in different zones.

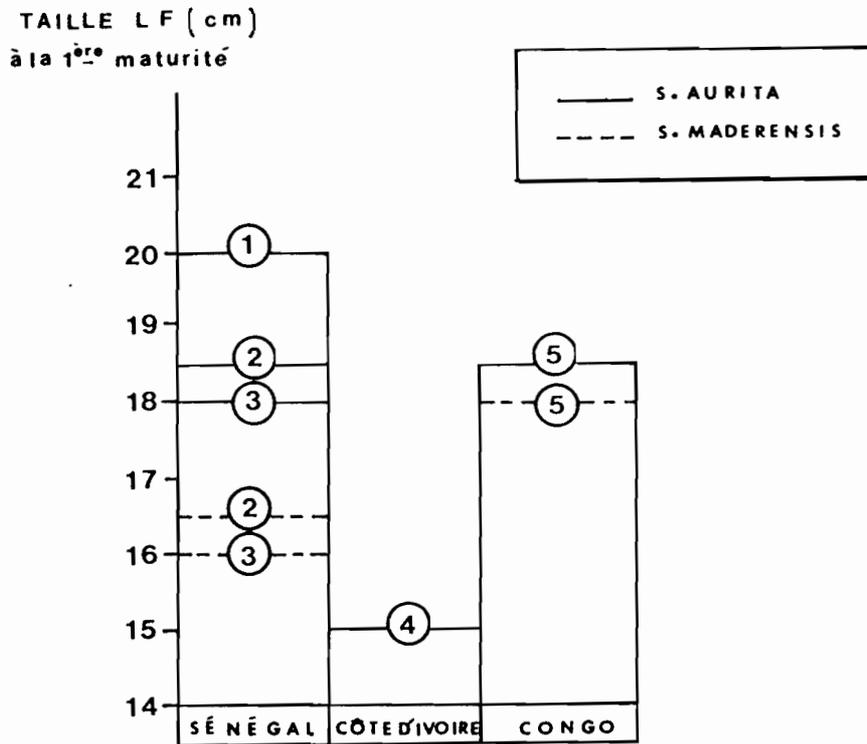


Fig. 8: Taille à la première maturité de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal, en Côte d'Ivoire et au Congo. Les nombres indiquent les références bibliographiques:

- (1) Conand (1977)
- (2) Boely (1979)
- (3) Camarena-Luhrs (1986)
- (4) ORSTOM-FRU (1976)
- (5) Fontana et Pianet (1973)

Fig. 8: Length at first maturity for *S. aurita* et *S. maderensis* in Senegal, Ivory-Coast and Congo. Numbers indicate bibliographic references:

- (1) Conand (1977)
- (2) Boely (1979)
- (3) Camarena-Luhrs (1986)
- (4) ORSTOM-FRU (1976)
- (5) Fontana et Pianet (1973)

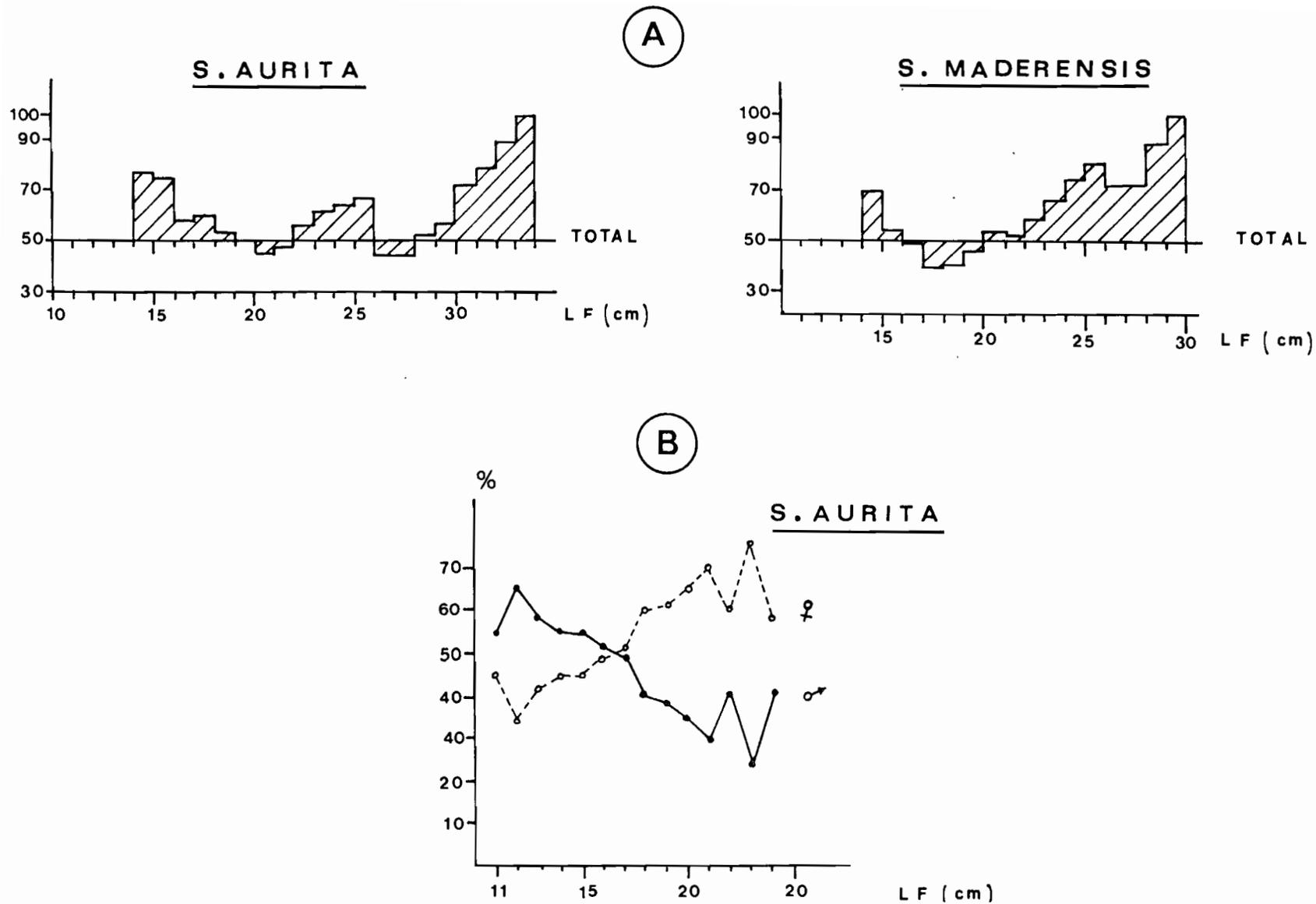
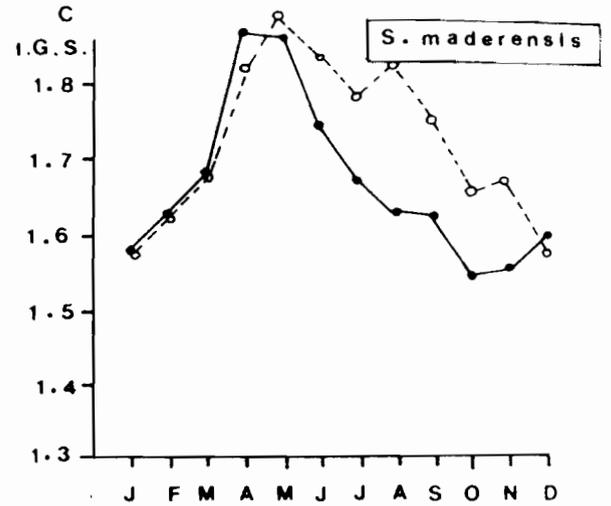
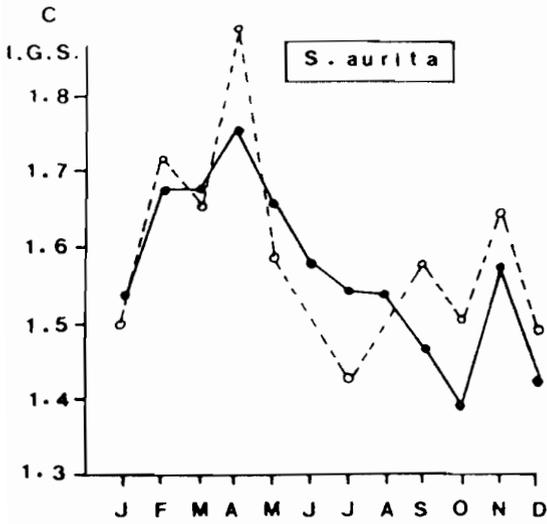


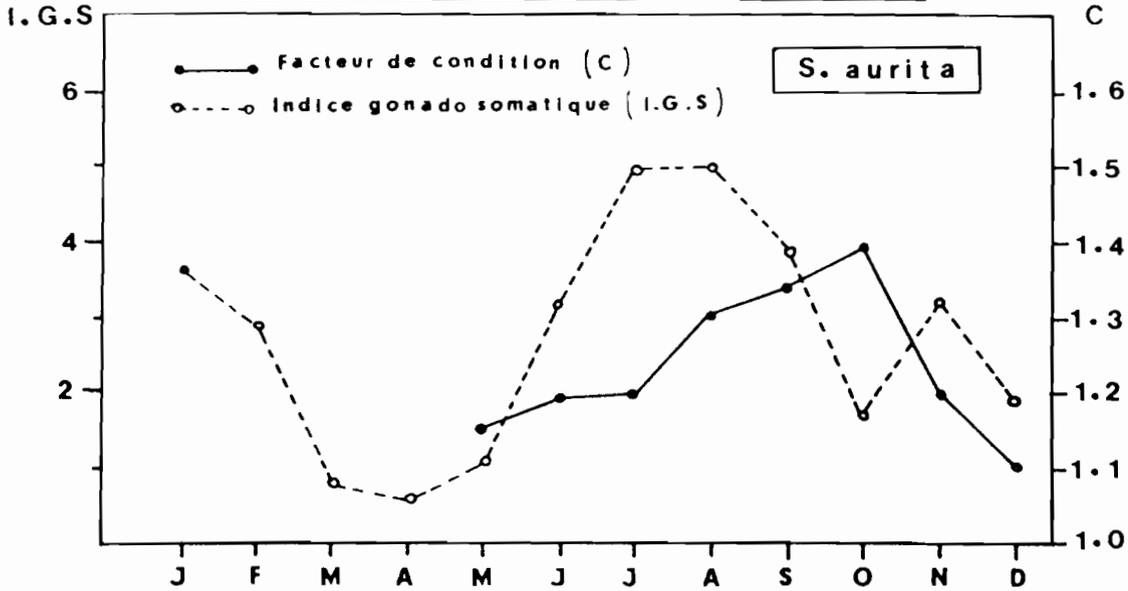
Fig. 9: Répartition du sex-ratio en fonction de la taille au Sénégal (A) (d'après Boely, 1979) et en Côte d'Ivoire-Ghana (B) (d'après ORSTOM/FRU, 1976).

Fig. 9: Distribution of the sex-ratio as a function of length in Senegal (A) (after Boely, 1979) and in Ivory-Coast-Ghana (B) (after ORSTOM/FRU, 1976).

SÉNÉGAL



CÔTE D'IVOIRE - GHANA



CONGO

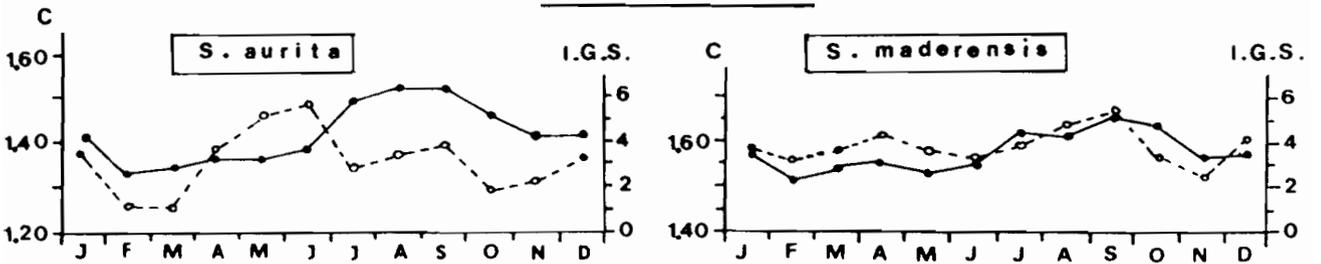


Fig. 10: Evolution des indices gonadosomatiques et des facteurs de conditions de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal (1978-1980, d'après Camarena-Luhrs, 1986), en Côte d'Ivoire (1976-1980, d'après FRU/ORSTOM, 1976; FAO, 1982) et au Congo (1967-1973, d'après Ghéno et Fontana, 1981).

Fig. 10: Evolution of the gonad indexes and condition factors for *S. aurita* et *S. maderensis* in Senegal (1978-1980, after Camarena-Luhrs, 1986), in Ivory-Coast (1976-1980, after ORSTOM/FRU, 1976; FAO, 1982) and in Congo (1967-1973, after Ghéno et Fontana, 1981).

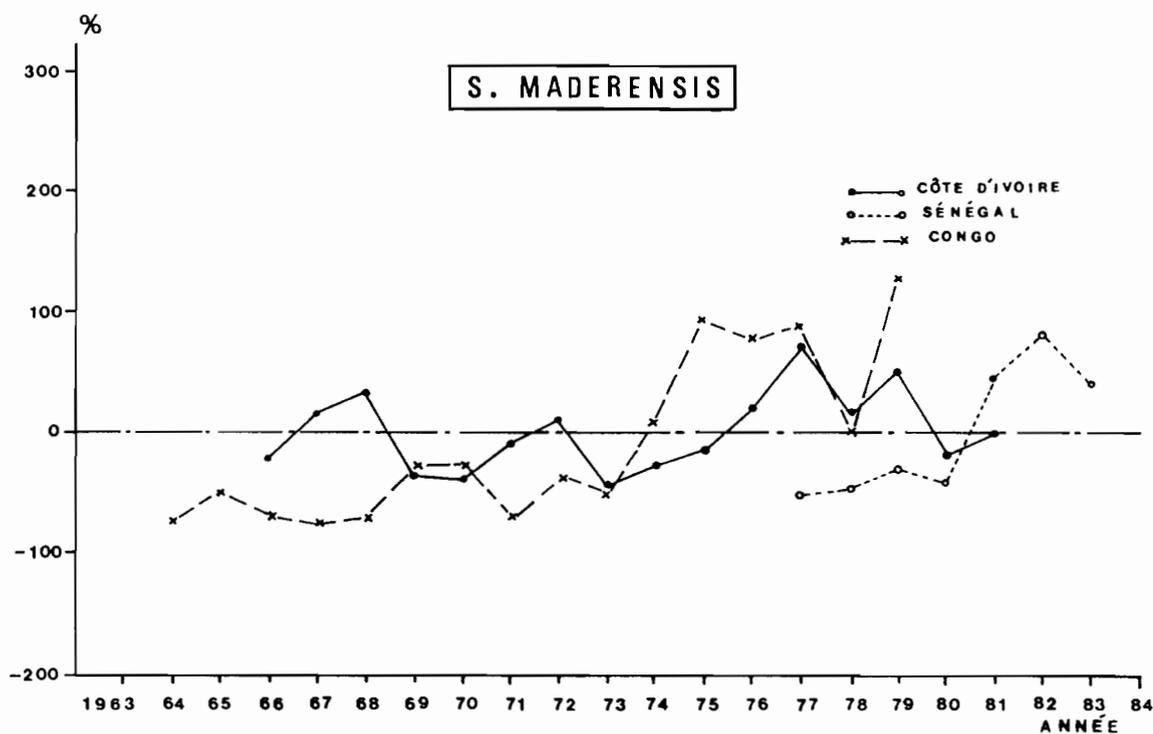
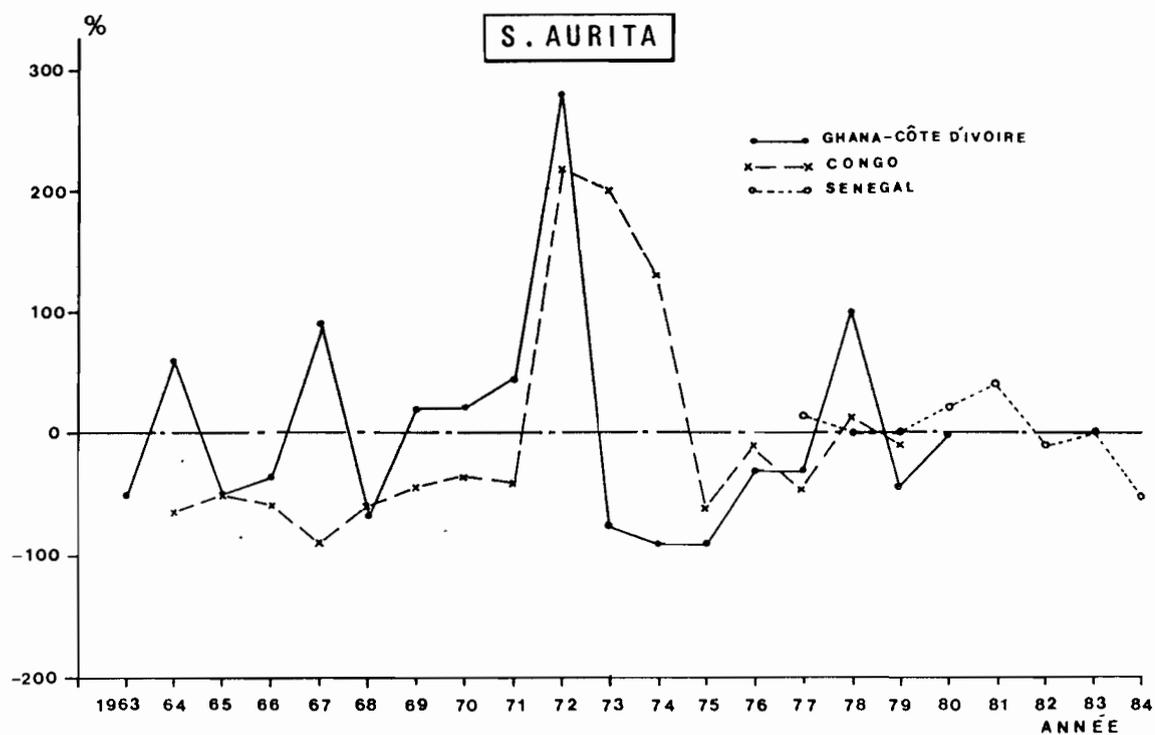


Fig. 11: Variations relatives des prises (écart en % par rapport à la moyenne calculée sur toute la période) de *S. aurita* et de *S. maderensis*.

Fig. 11: Relative catch variations (in percentage of the mean calculated over the whole period) of *S. aurita* and *S. maderensis*.

**3.2. PRESSIONS SELECTIVES
ET NOUVEAUTES EVOLUTIVES:
UNE HYPOTHESE POUR COMPRENDRE CERTAINS ASPECTS
DES FLUCTUATIONS A LONG TERME
DES POISSONS PELAGIQUES COTIERS.**

PRESSIONS SELECTIVES ET NOUVEAUTES EVOLUTIVES:
UNE HYPOTHESE POUR COMPRENDRE
CERTAINS ASPECTS DES FLUCTUATIONS
A LONG TERME DES POISSONS PELAGIQUES COTIERS

SELECTIVE PRESSURES AND EVOLUTIONARY NOVELTIES:
AN HYPOTHESIS TO EXPLAIN SOME ASPECTS
OF LONG TERM FLUCTUATIONS IN COASTAL PELAGIC SPECIES

Ph. CURY
Chercheur ORSTOM
en service au CRODT
B.P. 2241
DAKAR
SENEGAL

RESUME

L'extinction de certains stocks pélagiques côtiers marins durant des périodes dépassant très largement la durée du cycle de vie des espèces, suivie parfois d'une réapparition brutale et en grande abondance de l'espèce est observée. Les exemples de la sardine du Japon (*Sardinops melanosticta*) de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax*) et de l'anchois du Pérou et du Chili (*Engraulis ringens*) sont présentés et l'interprétation des fluctuations d'abondance qui en a été faite est rappelée. L'action du climat et de la pêche n'apparaissent pas toujours satisfaisantes pour expliquer les processus de récupération de ces stocks.

Le comportement d'un modèle stochastique autorégénérant simple est étudié. Il combine un modèle classique décrivant la phase recrutée et une relation stock-recrutement de type Ricker affectée d'une source de variabilité. Lorsque le stock est éteint (très faible niveau de biomasse) son recouvrement peut être simulé après un laps de temps très variable, suite à un bon recrutement. Ce type de simulation utilisant les théories classiques de la dynamique des populations peut permettre de rendre compte de l'instabilité et de l'évolution naturelle non prédictible de ces stocks. Une approche multispécifique prenant en compte la compétition entre deux ou plusieurs espèces peut aussi décrire le fait que les très faibles biomasses constituent des états attractifs pour l'espèce dominée.

Les travaux menés en écologies marine et terrestre ainsi qu'en biologie évolutive permettent de mieux comprendre les raisons biologiques du maintien et de la récupération des biomasses amoindries. La sévérité de la compétition interspécifique pour l'espèce qui connaît un faible niveau d'abondance est rappelée. Les conséquences possibles de fortes pressions sélectives sur la dynamique de population ainsi que le fort potentiel adaptatif des espèces pélagiques sont soulignées. L'aptitude d'une espèce à exprimer une nouveauté évolutive lorsqu'elle est devenue rare dans le milieu est envisagée. Ainsi les longues périodes d'extinction au caractère attractif sont interprétées comme le fruit de pressions sélectives fortes et du moindre impact des fluctuations climatiques. La reconstitution de biomasses qui se sont éteintes mettrait en jeu un processus adaptatif (microévolution) qui permettrait de sortir de l'état attractif que constituent les faibles biomasses. La sélection naturelle pourrait ainsi se mêler aux mécanismes de régulation des populations pélagiques.

Mots-clés: petits pélagiques côtiers, fluctuations à long terme, recouvrement des stocks effondrés, biologie évolutive.

ABSTRACT

The extinction of some coastal pelagic marine stocks during much longer phases than species life cycle duration, followed by a quick and abundant reappearance, is sometimes observed. Japanese sardine (*Sardinops melanosticta*), Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and Peruvian and Chilean anchovy (*Engraulis ringens*) are presented as examples. Interpretations of these stocks fluctuations are reminded. Climate or exploitation impact does not always appear to be sufficient to explain the recovery of these stocks.

A self-regenerating stochastic model is considered. It combines a basic self-regenerating model where recruitment is obtained from a spawning stock with a stochastic Ricker stock-recruitment model. When a stock is depleted (very weak biomass), its recovery can be simulated after various time periods when a good recruitment occurs. Thus this simulation can describe the instability and unpredictable fluctuations of these stocks. A multispecies approach taking into account interactions between one or more species can also describe the fact that low biomasses are attractive to dominated species.

Marine and terrestrial ecology but also evolutionary biology approaches may lead to improve the understanding of the biological reasons for the maintenance and recovery of depleted biomasses. The severity of interspecific competition for the low biomass level species is discussed. The possible consequences of strong selective pressures on population dynamics and adaptive potential of pelagic species are emphasized. Lastly developmental switches that appear when a species is becoming rare are considered. In regards to these considerations we assume that the long attractive periods are the results of strong selective pressures and minor impact of climatic fluctuations. The recovery of depleted biomasses would be the result of an adaptive process (micro-evolution). Natural selection and regulation of population could evolve together within a common time scale.

Key-words: coastal pelagic species, long term fluctuations, recovery of collapsed stocks, evolutionary biology.

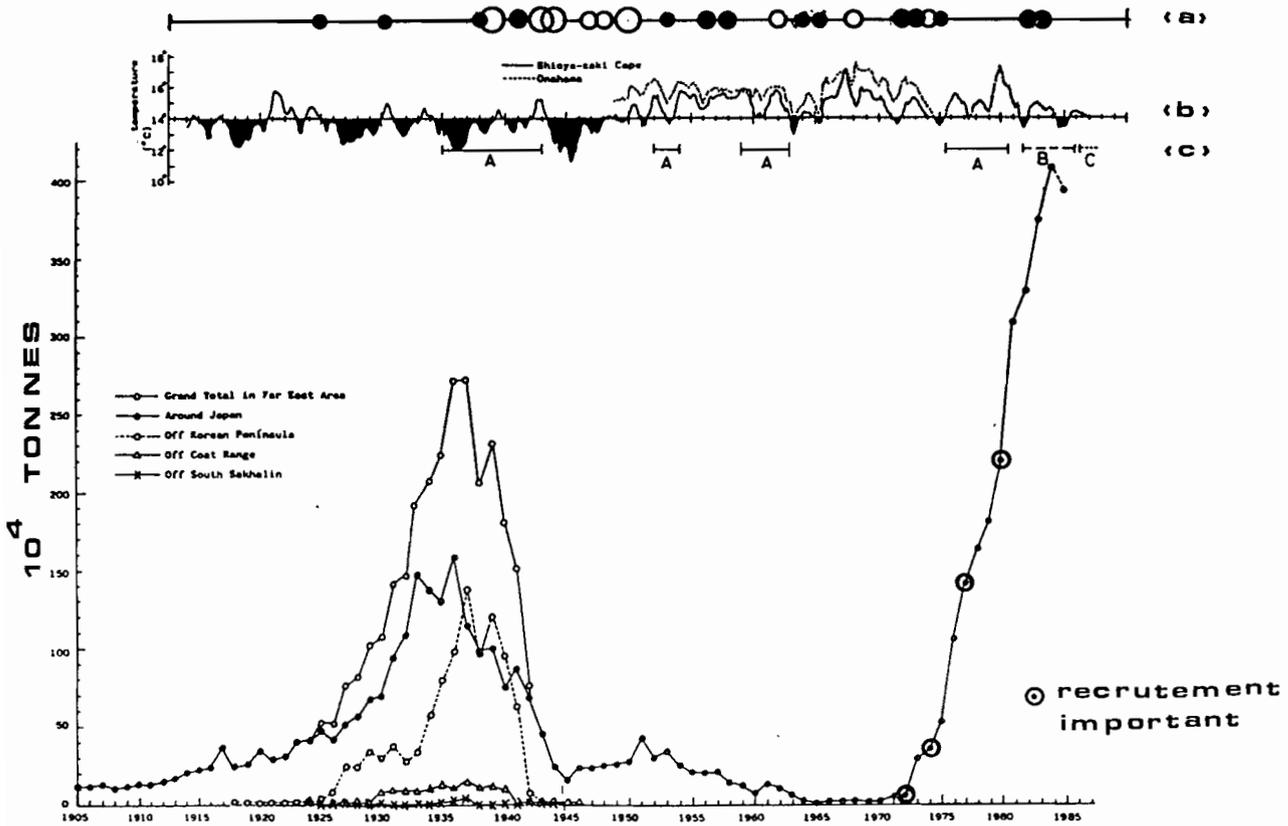


Fig. 1: Fluctuations climatiques et pêche de la sardine autour du Japon entre 1905 et 1985 (d'après Watanabe, 1981 et Kondô, 1987)

- (a) El Niño index : (d'après Yamanaka, 1984)
- fort
 - moyen
 - faible
 - très faible

(b) Températures côtières mesurées sur la face pacifique du Japon (d'après Kondô, 1987)

(c) Méandres du Kuroshio (d'après Kondô, 1987, cf. texte)

Fig. 1: Climatic fluctuations and catch of Japanese sardine between 1905 and 1985 (after Watanabe, 1981 and Kondô, 1987)

- (a) El Niño index : (after Yamanaka, 1984)
- strong
 - moderate
 - weak
 - very weak

(b) Coastal temperatures from the Japanese Pacific coast

(c) Kuroshio current meanders (after Kondô, 1987, see text)

INTRODUCTION

Dans les écosystèmes côtiers le nombre des espèces de poissons pélagiques est toujours faible et dépasse rarement la dizaine alors que les zones démersales sont colonisées par plusieurs dizaines voire plus d'une centaine d'espèces. Un certain nombre d'écologistes et de biologistes de l'évolution se sont interrogés sur cette faible diversité: pourquoi n'y a t-il pas plus d'espèces de poissons pélagiques ?. Pour MacArthur (1975), Sanders (1968), Mayr (1981) et Colinvaux (1982) peu d'espèces sont capables de s'adapter à un environnement aussi peu prédictible que le milieu pélagique. Les espèces pélagiques côtières ont en effet colonisé les zones d'upwelling ou de fronts dont une des caractéristiques essentielles est leur très grande variabilité spatiale et temporelle.

Outre le faible nombre d'espèces de poissons, l'instabilité des stocks voire le changement de composition spécifique apparaît aussi comme une caractéristique importante des écosystèmes pélagiques (Kawai et Isibasi, 1983). Les pays concernés par l'exploitation de ces espèces savent bien que les effondrements de stocks sont courants et douloureux pour leur économie puisqu'il n'y a souvent pas d'espèces susceptibles de remplacer celles qui ont disparu de la pêche (Troade et al., 1980). Aussi une attention toute particulière est portée par la communauté scientifique internationale au suivi de ces stocks qui sont devenus les espèces d'animaux sauvages abondants parmi les mieux étudiés (Cushing, 1982).

Si, lors des phases d'effondrement des stocks les théories sont nombreuses et les exemples bien documentés, la littérature reste beaucoup plus discrète sur leur comportement durant les phases de faible abondance et sur les mécanismes de recouvrement des biomasses. Les poissons marins pélagiques côtiers qui ont connu un effondrement ont cette impressionnante faculté de réapparaître après des périodes de temps très variables. Il faut reconnaître qu'aucune analyse scientifique ne permet à l'heure actuelle de savoir, même avec une grande imprécision, quand et à quel niveau de biomasse un stock se reconstituera (Shannon et al., 1984).

Nous proposons d'analyser les plus connus de ces exemples d'effondrement de stocks en focalisant notre attention sur les périodes de recouvrement. Nous nous pencherons sur l'interprétation des faits que peuvent fournir les outils utilisés en dynamique des populations. Nous donnerons enfin les raisons qui nous amènent à formuler des hypothèses nouvelles sur les mécanismes qui sont peut-être mis en jeu lors du recouvrement de ces stocks en considérant une approche relevant de la biologie évolutive.

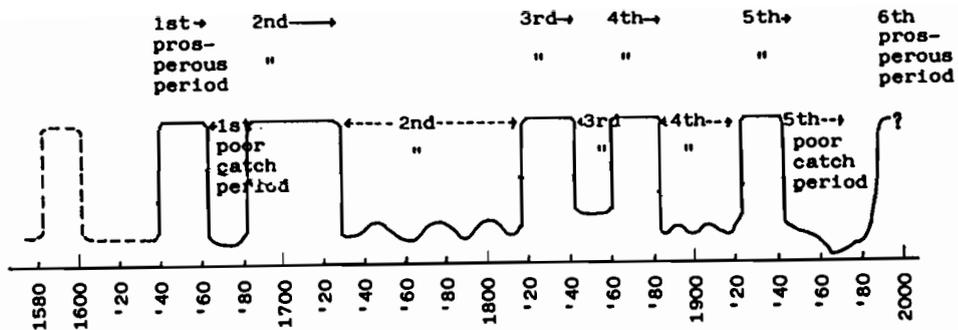


Fig. 2: Périodes de prospérité et de faibles captures de sardine du Japon dans la préfecture de Chiba (côte pacifique) (d'après Tsuboi, 1984).

Fig. 2: Prosperous and poor catch periods of Japanese sardine in the Chiba Prefecture (Pacific coast) (after Tsuboi, 1984).

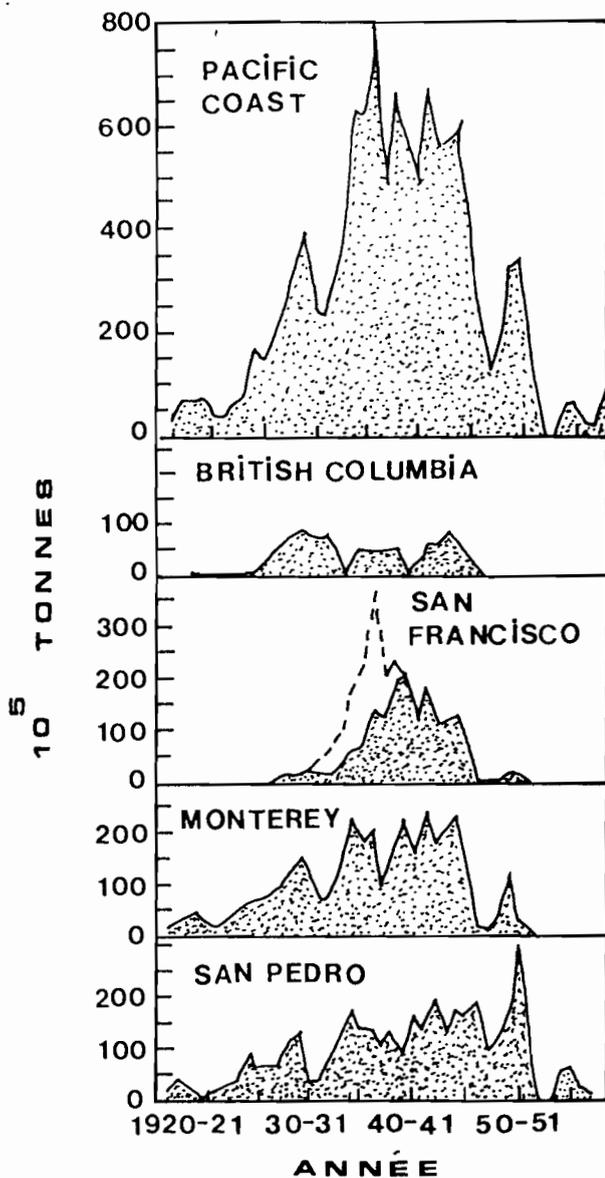


Fig. 3: Captures de sardines sur la côte nord-américaine (d'après Marr, 1960) .

Fig. 3: North American Pacific coast sardine landings (after Marr, 1960)

1. L'extinction temporaire des stocks:

un phénomène naturel ?

Nous présenterons trois exemples extrêmement connus pour leur importance économique et qui ont été étudiés sur une longue période de temps: celui de la sardine du Japon (*Sardinops melanosticta*), celui de la sardine du Pacifique (*Sardinops sagax*) et celui de l'anchois du Pérou et du Chili (*Engraulis ringens*). Nous décrirons succinctement les fluctuations d'abondance de ces stocks ainsi que les interprétations qui en ont été données.

1.1 Les faits et les interprétations

(a) la sardine du Japon

La sardine du Japon vit et se reproduit dans les eaux côtières limitées par deux courants chauds, le Kuroshio des eaux Pacifiques et le Tsushima de la mer du Japon et de l'est de la mer de Chine. L'identification du nombre de stocks de sardines a fait l'objet de nombreux débats qui restent ouverts (Nakai, 1962; Uda, 1952). Cependant d'après les observations les plus récentes (Kondô, 1980) le stock de sardines serait constitué de quatre races ou sous-populations distribuées et se reproduisant dans des zones géographiques différentes situées autour du Japon. Ces différentes sous-populations ont été exploitées intensivement durant la période 1930-1940 (fig.1). A cette époque, bien que les sous-populations du Pacifique fournissaient la plus grande partie des captures, la population de la mer du Japon était abondante et se répartissait le long des côtes japonaises, coréennes et russes. Les débarquements atteignirent plus de 2.5 millions de tonnes (fig. 1). Après un effondrement spectaculaire qui eut lieu dans les années 1943-1945, les stocks furent réduits durant plus de 27 années à un niveau très bas puisque les captures ne dépassèrent jamais 0.4 millions de tonnes (fig. 1). La sardine avait disparu des côtes japonaises (Kondô, 1980). Après cette phase extrêmement longue d'absence dans la pêcherie, une récupération rapide et soutenue de la sous-population du Pacifique eut lieu à partir de 1973 (fig.1). En 1984 on pêchait environ 4 millions de tonnes de sardines autour du Japon, c'est à dire presque deux fois plus que durant la période de grande abondance précédente. Cette rapidité et cette intensité du recouvrement ont été dues à une succession de très bons recrutements dans la pêcherie (fig. 1).

Ces périodes de prospérité suivies d'une extinction quasi totale de la population de sardine semble faire

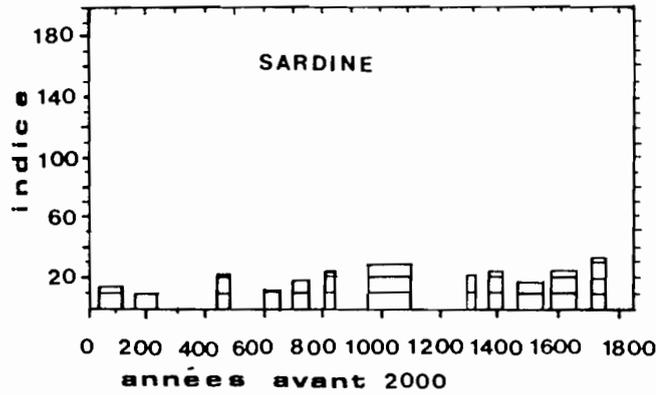


Fig. 4: Indices d'abondance de la population de sardine du Pacifique établis à partir du nombre d'écailles trouvé dans les sédiments anaérobiques du bassin de Santa Barbara (d'après Soutar et Isaacs, 1969).

Fig. 4: Population indices for Pacific sardine derived from the number of scales found in anaerobic sediments from the Santa Barbara Basin (after Soutar and Isaacs, 1969).

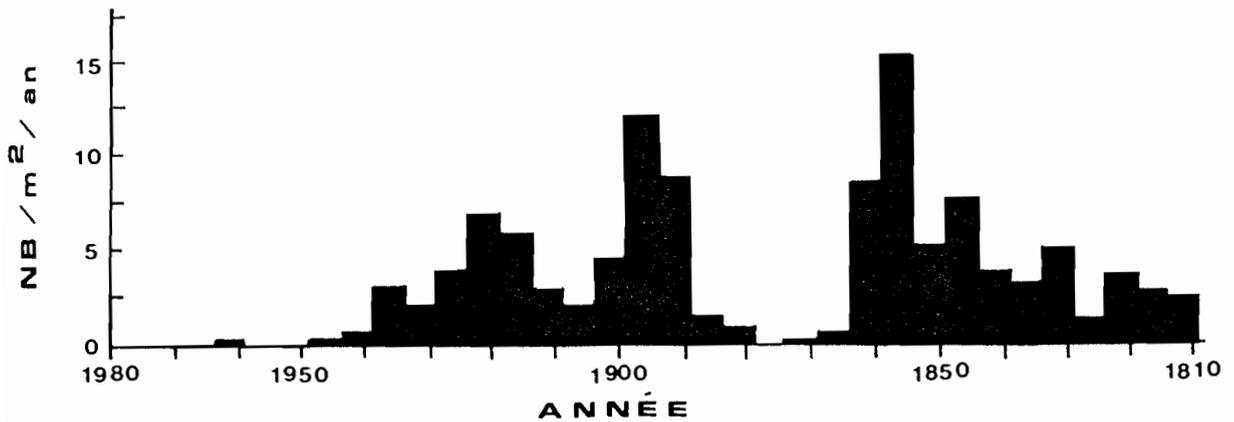


Fig. 5: Taux de dépôts récents d'écailles de la sardine du Pacifique (d'après Soutar et Isaacs, 1974).

Fig. 5: Recent scale deposition rates for the Pacific sardine (after Soutar and Isaacs, 1974).

partie de l'histoire naturelle de ces populations. A partir des faits relatés dans la littérature ancienne concernant l'activité des pêcheries, Tsuboi (1984) a pu mettre en évidence environ six périodes durant lesquelles cette espèce a été abondante depuis le XVII^{ème} siècle. Les durées des périodes de faible abondance sont très variables puisque apparemment comprises entre 20 et 100 ans (fig.2).

L'interprétation de l'effondrement de ces stocks ainsi que leur récupération pendant la période récente ont fait l'objet de controverses. Pour Cushing (1971) le déclin important du recrutement observé dans les années quarante résulte d'une pêche trop intense. Si personne ne conteste l'accélération probable de l'effondrement du stock dû à la pêche, pour la plupart des auteurs son impact sur la dynamique de ce stock paraît mineur comparé à celui de l'action des fluctuations climatiques. Nakai (1949, 1962) et Kondô (1980) insistent sur l'importance de la nature des ondulations du courant chaud du Kuroshio. Ce courant connaît des oscillations près de la côte plus ou moins prononcées par rapport à un type de circulation général. Ces fluctuations auraient un effet significatif sur la production d'oeufs (Watanabe, 1981) et l'alimentation des larves (Kondô, 1980) par conséquent sur le recrutement et les captures totales (Watanabe, 1983). Sur la figure 1 est portée la durée des ondulations de fortes (lettre A) ou de moyennes amplitudes (lettres B et C) du Kuroshio indiquant la persistance des eaux froides plaquées à la côte. L'importance au nord du Japon des zones frontales et du mélange des eaux chaudes du Kuroshio avec les eaux froides du courant Oyashio qui forment une zone très productive en zooplancton jouerait aussi un rôle important sur la dynamique du stock. Yamanaka (1984) montre que la diminution des captures en 1941 et en 1957-1958 correspond à des années d'apparition à grande échelle du phénomène d'El Niño (fig. 1). Outre ces hypothèses faisant intervenir l'action climatique sur des phases sensibles du cycle de vie des espèces, deux autres types d'arguments ont été avancés. L'importance possible de la compétition avec le stock de maquereau *Scomber japonicus* a été soulignée (Kawai et Isibasi, 1983; Tanaka, 1983). Watanabe (1981) et Hayasi (1983) ont mis l'accent sur une modification profonde des stratégies de migrations de l'espèce durant la phase de prospérité du stock avec l'apparition d'un groupe de poissons doués de migrations de grande amplitude.

La figure 1 synthétise l'évolution d'un certain nombre de facteurs climatiques qui sont apparus comme étant importants pour la dynamique de ce stock. Elle souligne le fait que si certains facteurs climatiques clefs concordent avec les phases d'extinction ou de prospérité du stock, ceux ci n'apportent pas toujours les réponses souhaitées pour comprendre l'évolution de ces stocks sur l'ensemble de la période considérée (Kawai et Isibasi, 1983). Ainsi il apparaît difficile de relier, durant toute la période d'observation, l'intensité d'El

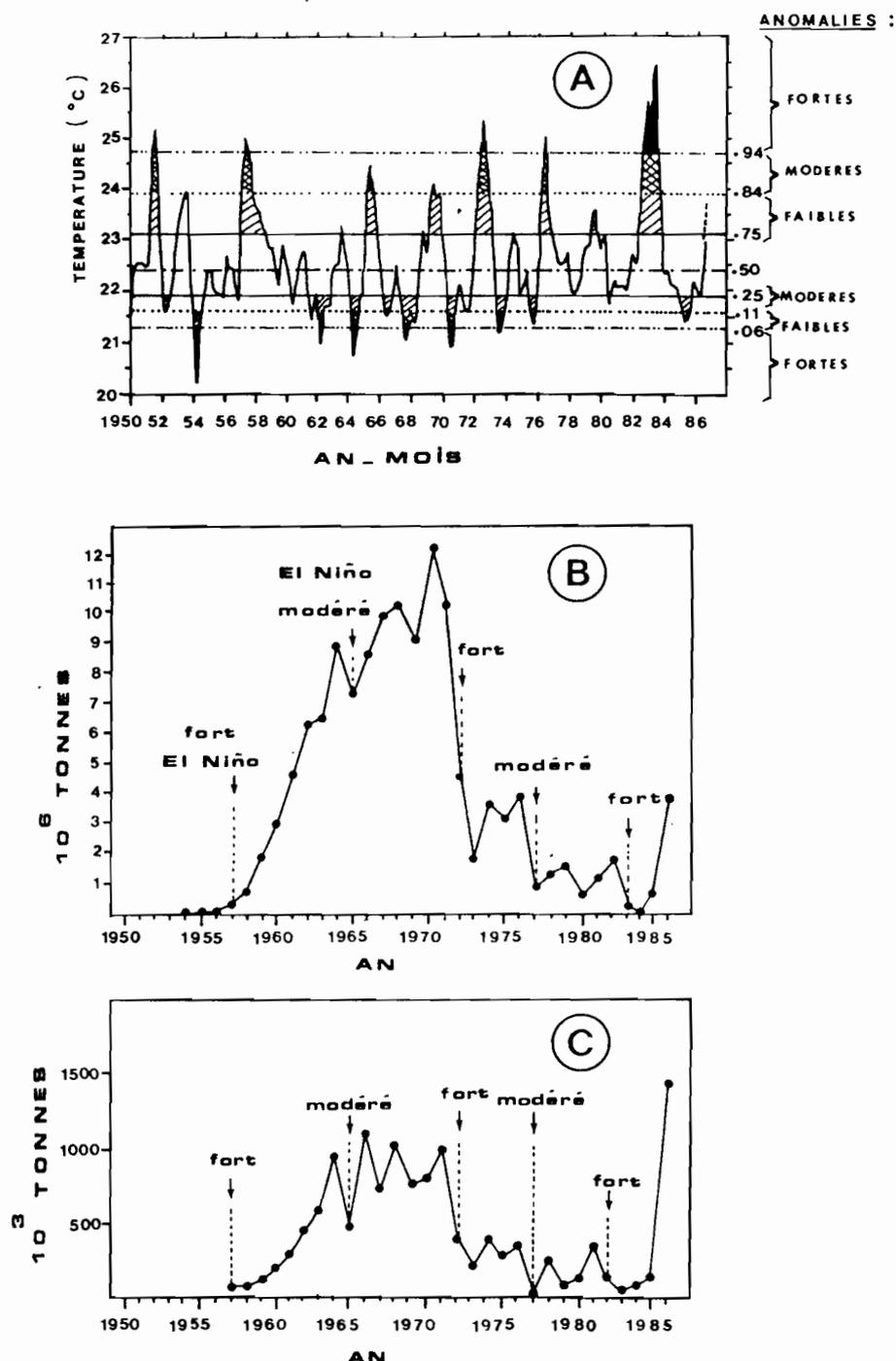


Fig. 6: Fluctuations climatiques et pêche de l'anchois le long des côtes péruviennes et chiliennes entre 1950 et 1986.

(A) Températures de surfaces lissées et ajustées entre 0° - 10° S et 90° - 80° W (d'après Flueck et Brown, 1987)

(B) Captures d'anchois au Pérou (d'après Zuta *et al.*, 1983; Annales statistiques FAO)

(C) Captures d'anchois au Chili (d'après Jordan, 1983; Yañez *et al.*, 1986; Annales statistiques FAO)

Fig. 6: Climatic fluctuations and catch of Peruvian and Chilean anchovy between 1950 and 1986.

(A) Smoothed adjusted surface temperatures between 0° - 10° S and 90° - 80° W (after Flueck and Brown, 1987).

(B) Catch of anchovy in Peru (after Zuta *et al.*, 1983; FAO statistics)

(C) Catch of anchovy in Chile (after Jordan, 1983; Yañez *et al.*, 1986; FAO statistics)

Niño ou la nature des méandres du Kuroshio avec l'évolution des captures puisque ceux ci correspondent tantôt à des phases d'extinction ou de prospérité du stock. Les températures côtières relevées sur la face Pacifique du Japon ne permettent pas non plus de penser que ce facteur soit explicatif des fluctuations d'abondance.

(b) La sardine du Pacifique

Les années trente et quarante furent prospères pour les pêcheries côtières californiennes avec des débarquements annuels compris entre 500 000 et 700 000 tonnes (Marr, 1960). Au début des années cinquante le stock de sardine s'effondra et les captures devinrent insignifiantes dans les différents ports situés tout au long de la côte (fig. 3). Malgré une brève réapparition en 1958, la sardine disparut complètement des côtes californiennes et depuis cette date une interdiction totale frappe la pêche de cette espèce. Des campagnes océanographiques exploratoires menées en 1982 (Mais, 1982) laisse entrevoir la possibilité d'une récupération prochaine du stock (MacCall, 1983).

Les analyses démographiques de cette population indiquaient une surexploitation biologique (Murphy, 1966). Récemment MacCall (1983) a suggéré que l'effondrement de ce stock était dû à un taux d'exploitation qui a toujours été trop élevé entre 1930 et 1960. L'hypothèse de l'influence de variations climatiques défavorables durant une longue période ne peut-être écartée (Troadec et al., 1980). Un argument a été avancé par MacCall (1979) pour tenter de comprendre l'absence de fluctuations d'abondance de ce stock depuis 1960. Cet auteur note que les très faibles recrutements observés dans les années 1960 sont vraisemblablement le résultat de poissons qui ont migré depuis le sud et qui sont génétiquement moins bien adaptés pour pondre dans les eaux froides devant la Californie.

L'histoire des fluctuations d'abondance des populations de poissons pélagiques a pu être reconstruite dans cette zone grâce aux travaux paleoécologiques de Soutar et Isaacs (1969, 1974). Grâce à une étude des dépôts d'écaillés dans les sédiments anaérobies, ces auteurs ont pu établir une série chronologique sur près de 2000 ans des fluctuations apparentes des biomasses de la sardine du Pacifique (fig. 4). Pour la période récente (fig. 5), il apparaît des variations extrêmement importantes des biomasses avec des déclinés ou des récupérations de stocks rapides en dehors de toute pêcherie. Ces fluctuations à long terme indiquent que la sardine a été aussi souvent absente que présente (Troadec et al., 1980). L'interprétation de tels résultats doit

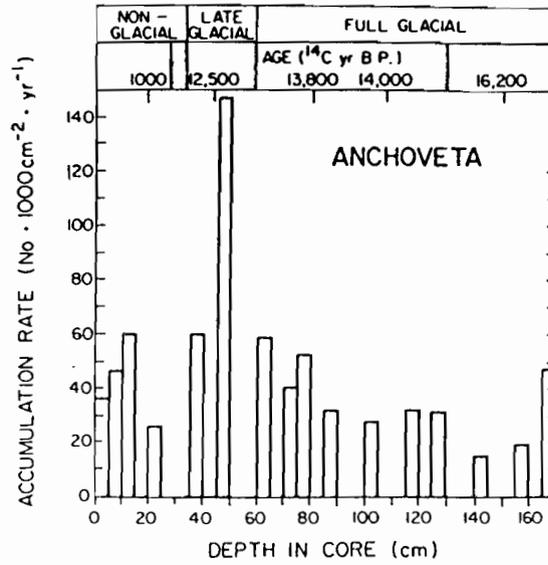


Fig. 7: Accumulation d'écailles d'anchois devant la côte péruvienne (nombre par an et m2). Les âges sont établis à partir de la datation au 14 C et de l'interprétation des structures sédimentaires. (d'après DeVries et Percy, 1982).

Fig. 7: Accumulation rates of anchoveta scales off the Peruvian coast (number per year per m2). Ages are based on 14 C dates and the interpretation of sedimentary structures. (after DeVries and Percy, 1982).

cependant rester prudente (Lasker et MacCall, 1983) essentiellement pour deux raisons. D'une part le comportement migratoire des sardines fait que cette espèce bien qu'abondante n'a peut être pas toujours été présente dans la zone d'échantillonnage. D'autre part les taux de dépôt d'écaillés deviennent imperceptibles pour des biomasses de sardine inférieures à environ 700000 tonnes, ce qui rend les zéros fréquents. Lasker et MacCall (1983) s'étonne cependant que le stock de sardines ait mis environ 15 ans pour récupérer du bas niveau de biomasse des années 1870, alors que cela fait plus de 30 ans que la sardine a disparu des eaux californiennes.

(c) L'anchois du Pérou et du Chili

La pêcherie d'anchois de l'upwelling péruvien a été la plus importante pêcherie du monde. Après une croissance rapide de son activité à partir des années soixante, la flottille débarquait durant la période allant de 1965 à 1971 entre 7.2 et 12.3 millions de tonnes (fig.6B). Un effondrement du stock eut lieu en 1972-1973 et depuis les captures ne dépassent pas 4 millions de tonnes (fig.6B). Bien qu'étant un stock de moindre importance, l'anchois pêché sur les côtes chiliennes a suivi la même destinée. Les captures avoisinaient le million de tonnes entre 1966 et 1971, après 1972 elles ne dépassent jamais 0.5 millions de tonnes (fig.6C). Un accroissement brutal des captures a eu lieu au Chili et dans une moindre mesure au Pérou en 1986.

L'action d'El Niño, un courant chaud d'origine transpacifique qui apparaît irrégulièrement le long des côtes péruviennes et chiliennes paraît déterminante sur la dynamique de ces stocks (Cushing, 1982; Jordan, 1983, Zuta et al., 1983, Serra, 1987). Les figures 6A à 6C présentent l'évolution des prises ainsi que les conditions climatiques associées (périodes d'apparition d'un El Niño modéré ou fort). Il ressort clairement des figures présentées que l'apparition périodique d'El Niño affecte la productivité des eaux d'upwelling des côtes péruviennes et chiliennes. Pour Cushing (1982) il faut cesser toute pêche de cette espèce si l'on veut que le stock ait des chances de se reconstituer. Une réapparition brutale de l'anchois au Chili et au Pérou s'est cependant produite en 1986.

L'interprétation des structures sédimentaires et la datation à l'aide du carbone 14 ont permis à De Vries et Percy (1982) de montrer que les biomasses d'anchoveta du Pérou ont grandement fluctué depuis 16 000 ans (fig. 7) tout en restant vraisemblablement l'espèce pélagique la plus abondante dans le milieu. Cette espèce a connu, tout comme les sardines du Japon ou du Pacifique des périodes

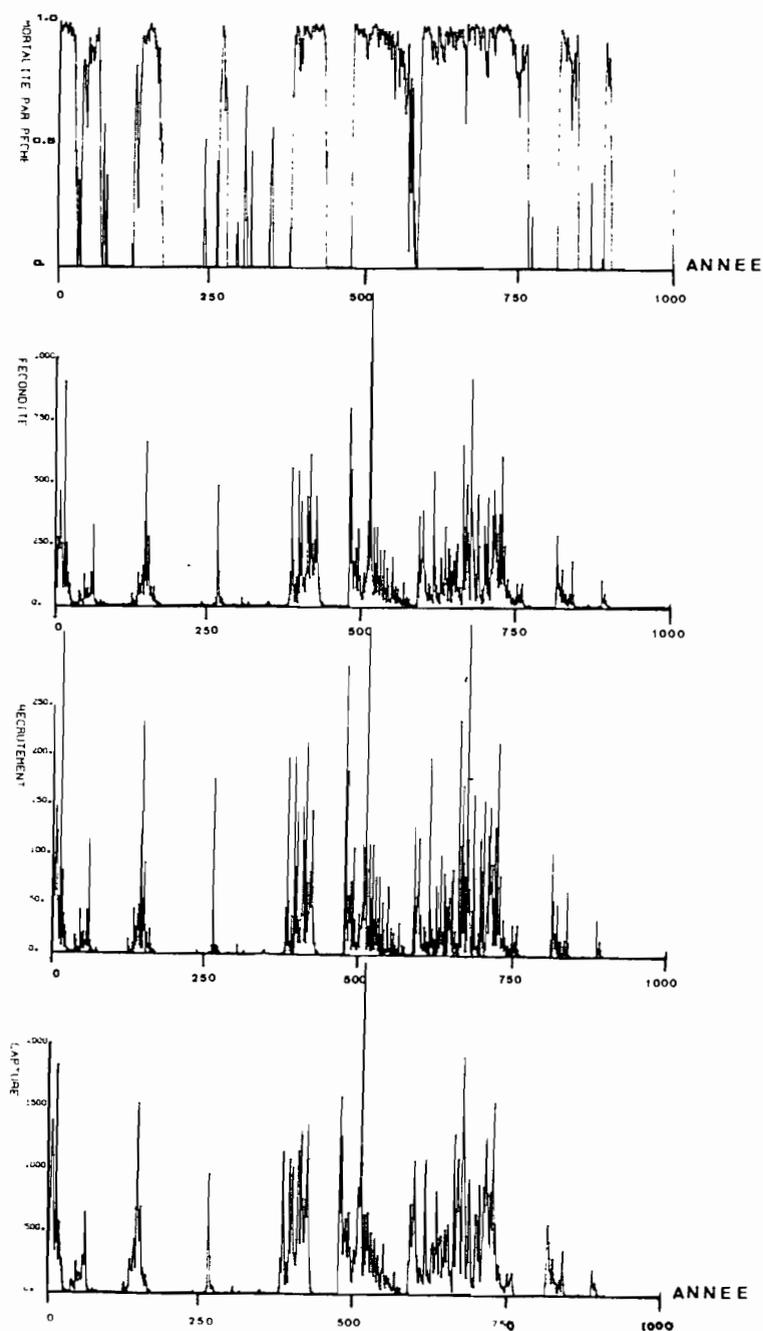


Fig. 8: Exemple d'évolution de la mortalité par pêche, de la fécondité, du recrutement et des captures sur 1 000 années obtenue en utilisant un modèle stochastique autorégénérant. (le recrutement minimal ne peut-être inférieur à 5% du recrutement à l'équilibre).

Fig. 8: Example of the evolution of fishing mortality, fecundity, recruitment and catch during 1 000 years obtained from a self regenerating stochastic model. (The minimal recruitment is assumed to be not lower than 5% of the equilibrium recruitment)

de prospérité suivies de périodes d'absence dans le milieu.

1.2 Conclusion

Les exemples de fluctuations d'abondance d'espèces pélagiques côtières sont nombreux (Shannon et al., 1984). Nous avons présenté ceux qui nous semblaient les mieux documentés. Ces exemples nous renseignent sur la dynamique de ces espèces et sans prétendre à une généralisation, plusieurs remarques importantes peuvent être faites. Tout d'abord la dynamique de ces ressources pélagiques apparaît comme instable et imprévisible: ces stocks connaissent des phases de prospérité suivies de périodes d'extinction quasi totales. Si les effondrements sont fréquents, les recouvrements le sont aussi (Lasker et MacCall, 1983). Ce phénomène semble faire partie de l'histoire naturelle de ces espèces comme en témoignent les récentes recherches en paléoécologie, bien qu'il apparaisse que l'effondrement des stocks soit accentué par une pêche trop intense. Un autre point important est qu'il n'y a pas de niveau minimum des stocks pour lequel le recouvrement soit impossible (Lasker, 1985). Il apparaît aussi que les périodes durant lesquelles les stocks sont éteints sont souvent largement supérieures à la durée du cycle de vie des espèces. Pour la sardine du Japon, la sardine du Pacifique et l'anchois du Pérou et du Chili, les phases d'extinction observées durant les périodes récentes ont duré respectivement 29 ans, plus de 30 ans et plus de 13 ans alors que ces espèces ne vivent que 6, 8 et 4 ans. Les mécanismes de récupération des stocks ne sont pas progressifs et tout se passe comme si les faibles abondances observées durant les périodes d'extinction étaient des états attractifs, les biomasses des stocks amoindries fluctuant alors très peu.

Ces fluctuations importantes des stocks et leur comportement caractéristique dans le monde animal sont-ils modélisables en suivant une démarche classique en dynamique des populations ?. C'est l'objet du paragraphe suivant.

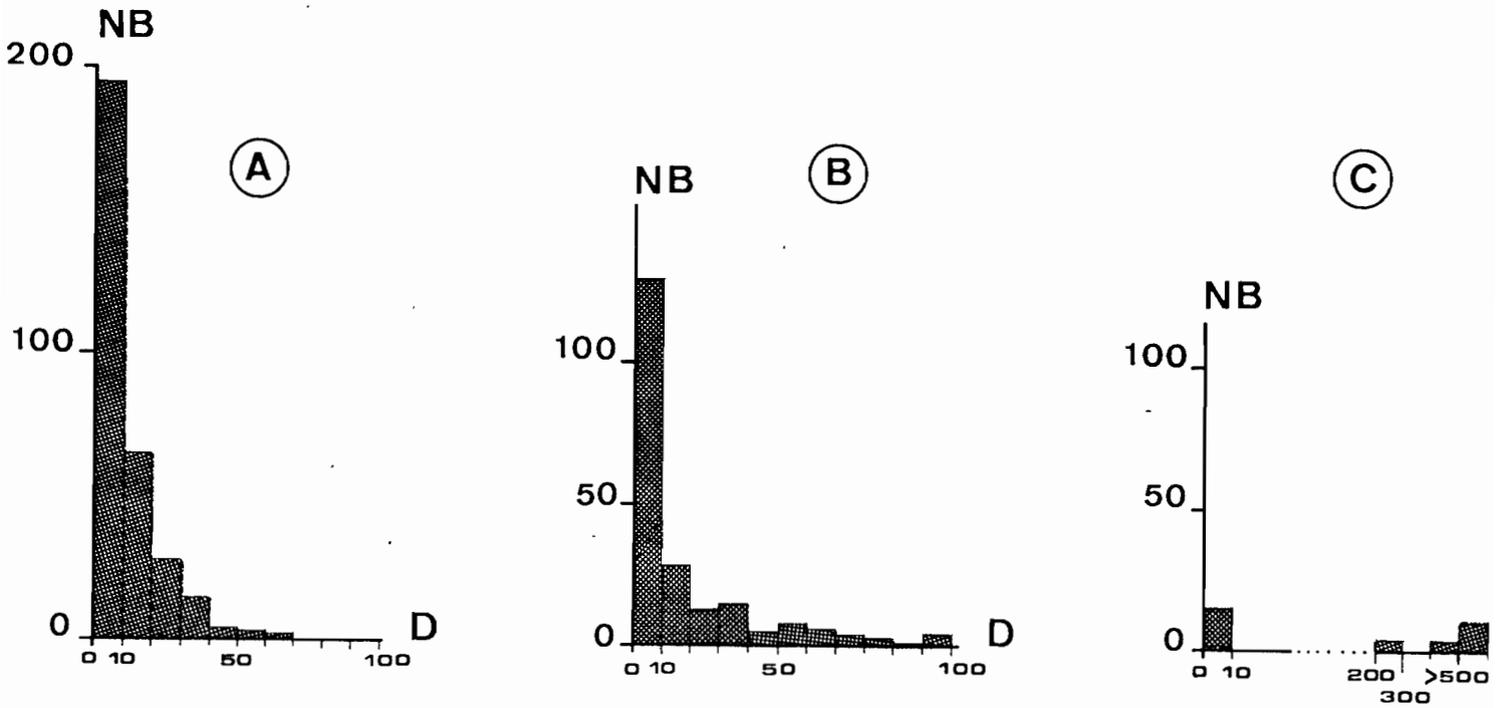


Fig. 9: Distribution de fréquence (en nombre, NB) de la durée (en année, D) des périodes d'extinction observée pour 10 simulations sur 1 000 années et selon trois hypothèses sur le recrutement minimal (R_{min}):

- (A) $R_{min} \geq 7.5 \%$ du recrutement à l'équilibre
- (B) $R_{min} \geq 5 \%$ du recrutement à l'équilibre
- (C) $R_{min} \geq 1 \%$ du recrutement à l'équilibre

(Le stock est considéré comme éteint si sa biomasse est inférieure au $1/50$ de celle d'un stock vierge).

Fig. 9: Duration (in year, D) frequencies (in number, NB) of the extinction periods observed for 10 simulations of 1 000 years and with three hypotheses on minimal recruitment (R_{min}):

- (A) $R_{min} \geq 7.5 \%$ of equilibrium recruitment
- (B) $R_{min} \geq 5 \%$ of equilibrium recruitment
- (C) $R_{min} \geq 1 \%$ of equilibrium recruitment

(The stock is considered extinct when its biomass is less than $1/50$ of the virgin stock).

2. Peut-on modéliser les phases d'extinction des stocks en utilisant les théories classiques de dynamique des populations ?

2.1 approche monospécifique:

Les approches modélisatrices en dynamique des populations marines sont la plupart du temps monospécifiques. Les raisons pratiques en sont évidentes: la complexité des interactions biologiques est peu documentée malgré la qualité des recherches faites dans ce domaine (MacCall, 1984). La construction de modèles stochastiques autorégénérants simples, combinant un modèle classique décrivant la phase recrutée (Ricker, 1958) et une relation stock-recrutement (Ricker, 1954) permet d'appréhender certaines règles de fonctionnement concernant la stabilité des stocks de poissons. Une composante aléatoire a été imposée aux recrutements pour permettre d'introduire une source de variabilité non contrôlée, telle l'action de la variabilité climatique. Laurec *et al.* (1980) ont utilisé ces techniques de simulations pour analyser la stabilité de stocks aux caractéristiques démographiques connues. Ces auteurs ont focalisé leur attention sur les risques d'effondrement des stocks, pour notre part nous étudierons plus particulièrement la dynamique de la récupération de stocks qui se sont éteints.

La nature des modèles utilisés ainsi que les caractéristiques de la simulation sont données dans l'annexe 1. Les valeurs des paramètres du modèle, choisies de façon à se rapprocher des observations faites sur les espèces sont, de même, présentées dans cette annexe.

Une simulation sur 1 000 années (fig. 8) montre l'évolution d'une population soumise à l'action de la pêche et dont la relation stock-recrutement est affectée d'une composante aléatoire. La variabilité du stock fécond et celle du recrutement impose une grande variabilité aux captures. Il apparaît qu'avec une telle simulation les périodes d'extinction (définies lorsque la biomasse du stock est inférieure au 50^{ème} de la biomasse vierge) peuvent être de l'ordre du siècle (fig. 8). Afin d'établir une distribution des fréquences de la durée des périodes d'extinction, dix simulations de ce type ont été faites. La figure 9 présente ces résultats sous plusieurs hypothèses d'un recrutement minimal (voir Annexe 1). Les longues périodes de prospérité de la pêcherie sont suivies de périodes d'extinction qui, bien que d'une durée fréquemment inférieure à la décennie peuvent atteindre le siècle, sous l'hypothèse d'un recrutement minimal toujours supérieur à 5‰ du recrutement à l'équilibre (fig. 9B). La faculté du stock à récupérer est très sensible au recrutement minimal imposé (fig. 9A à 9C). Ainsi pour des recrutements minimaux très faibles (1‰ du recrutement à l'équilibre), les phases de

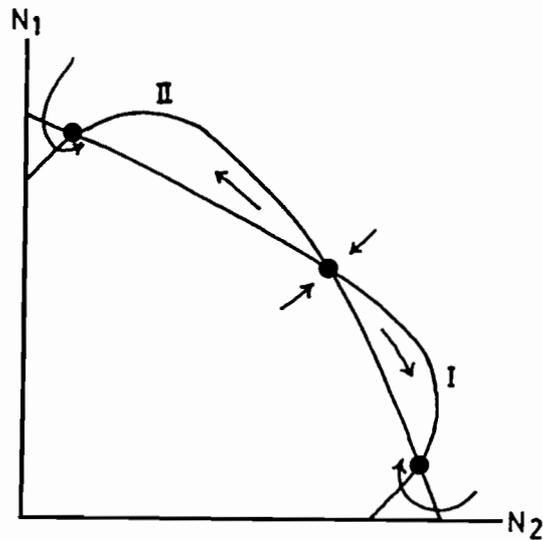


Fig. 10: Evolution de l'abondance de deux espèces compétitrices avec un modèle d'interaction non-linéaire. (les flèches indiquent la directions des mouvements et les points les états d'équilibre). (d'après Tanaka, 1983).

Fig. 10: Evolution of the abundance of two competitive species from a non-linear interaction model. (arrows indicate directions of movements and dots the equilibrium states). (after Tanaka, 1983).

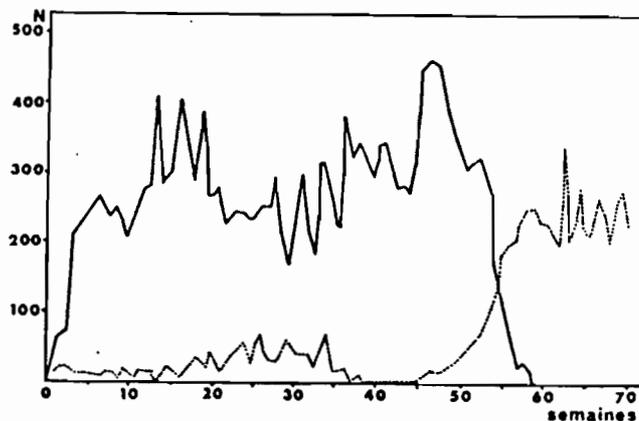


Fig. 12. Dynamique de l'évolution de deux populations compétitrices de mouches (*Musca domestica* et *Phaenicia sericata*). Le renversement de dominance qui s'établit après 45-50 semaines traduit l'intervention d'un processus sélectif (d'après Pimentel *et al.*, 1965).

Fig. 12. Dynamic evolution of two competitive populations of fly species (*Musca domestica* and *Phaenicia sericata*). The dominance inversion after 45-50 weeks indicates that a selective process is involved (after Pimentel *et al.*, 1965).

recouvrement sont très longues (fig. 9C).

On peut donc rendre compte avec une simulation stochastique autorégénérante de phases d'extinction d'une durée très largement supérieure à la durée de vie de l'espèce.

2.2 approche plurispécifique:

Les modèles d'interaction entre espèces peuvent aussi rendre compte de l'alternance d'espèces compétitrices et du maintien d'une espèce à un faible niveau de biomasse (Shirakihara et Tanaka, 1978; Tanaka, 1983). En effet plusieurs états d'équilibre théoriques apparaissent dans le cas d'interactions plurispécifiques non linéaires (fig. 10).

Même si l'on pense que la compétition est un fait réel dans les populations animales, sa mise en évidence et surtout la nature des interactions biologiques reste délicate à définir (Mayr, 1974, Iles, 1980, Daan, 1980). Les biomasses des stocks de certaines espèces semblent apparemment s'être développées après l'effondrement de la sardine du Japon, de la sardine du Pacifique et de l'anchois du Pérou et du Chili: il s'agit respectivement du maquereau (*Scomber japonicus*) (Tanaka, 1983), de l'anchois (*Engraulis mordax*) (Lasker et MacCall, 1983) et de la sardine (*Sardinops sagax*) et du chinchard (*Trachurus murphyi*) (Jordan, 1983; Yañez et al., 1986). Si l'interprétation de ces exemples présentés sur la figure 11 est sujet à de nombreuses controverses, la compétition interspécifique demeure une hypothèse importante généralement retenue lorsque l'on aborde les écosystèmes pélagiques.

2.3 Discussion: le besoin de nouvelles hypothèses ?

La modélisation en suivant une approche monospécifique ou prenant en compte la compétition entre espèces peut rendre compte de la dynamique naturelle de ces populations et des phases successives de prospérité et d'effondrement des stocks. Cela a quelque chose de rassurant pour l'esprit: on peut, avec des hypothèses simples, reproduire la dynamique de ces stocks.

Pour les biologistes la raison d'être de ces longues périodes d'extinction suivies de rapides récupérations de stocks soulèvent des problèmes: pourquoi ces stocks restent-ils éteints durant de longues périodes et pourquoi se reconstituent ils parfois très rapidement ?. Deux facteurs ont été identifiés comme pouvant jouer conjointement ou non un rôle important pour comprendre la dynamique de ces systèmes: l'effet de la variabilité du recrutement et celui de la compétition interspécifique. Il est classiquement admis que la variabilité climatique joue un rôle important sur le recrutement de ces espèces

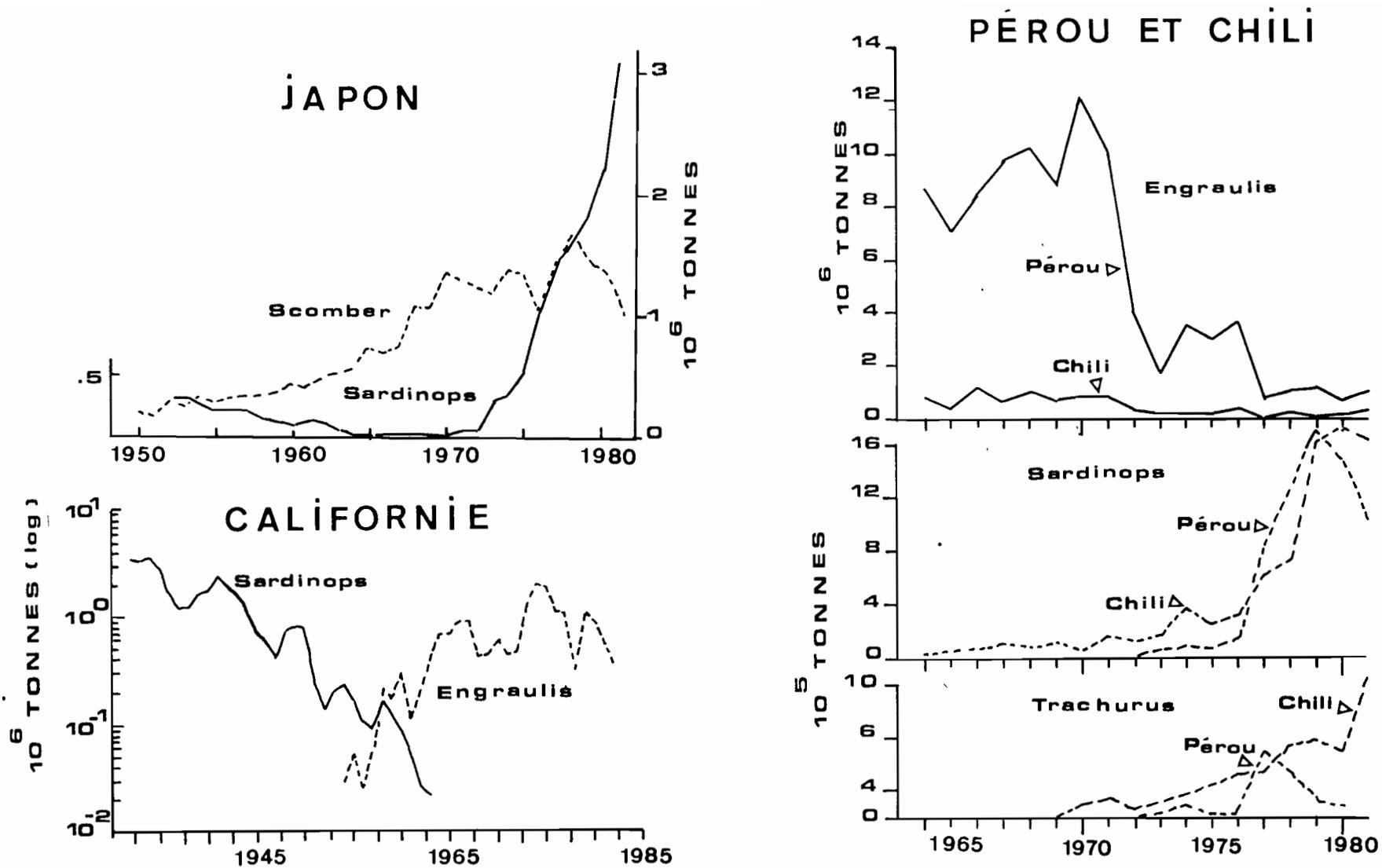


Fig. 11. Evolution des captures de sardines et de l'anchois (ligne continue) ainsi que celle des espèces compétitrices associées (ligne brisée) au Japon (d'après Tanaka, 1983), en Californie (d'après MacCall, 1983) et au Pérou et Chili (d'après Jordan, 1983).

Fig. 11. Evolution of sardine and anchovy catches (solid line) and associated competitive species (dashed line) in Japan (after Tanaka, 1983), in California (after MacCall, 1983) and in Peru and Chile (after Jordan, 1983).

(Blaxter et Hunter, 1982). Durant les longues périodes d'extinction les biomasses amoindries ont vraisemblablement subi des conditions climatiques qui leur étaient parfois favorables cependant il n'y a pas eu de reconstitutions des stocks éteints. L'étude des fluctuations climatiques appréhendées par certains paramètres précis ou les quelques éléments disponibles relatifs aux espèces compétitrices n'ont pas apporté d'interprétation satisfaisante. Il n'y a pas d'indices climatiques ou biologiques qui, pris individuellement, peuvent apporter une réponse claire à ces interrogations. La question reste donc en suspens: comment un niveau de biomasse très faible peut-il être maintenu durant une longue période et quels sont les mécanismes qui peuvent induire un recrutement important à un bas niveau du stock?.

Devant les difficultés que présentait l'interprétation des fluctuations des ressources pélagiques, plusieurs auteurs (Kawasaki, 1983; Shannon et al., 1984) ont tenté de comparer la dynamique d'un certain nombre de stocks dans différentes zones. Constatant des fluctuations synchrones de certains stocks, ils ont tenté de trouver des facteurs explicatifs communs. En l'état actuel des connaissances il demeure difficile d'identifier des grands cycles climatiques mondiaux susceptibles d'affecter la dynamique à long terme de ces stocks. De plus une sérieuse limitation existe à ce type d'approche car les variations d'abondance des espèces vivant dans un même écosystème sont généralement d'amplitudes et de fréquences indépendantes (Trodec et al., 1980). En effet il apparaît raisonnable de penser que les stratégies de vie de ces espèces étant différentes, les facteurs responsables des fluctuations d'abondance le sont aussi.

Les mécanismes qui entretiennent les périodes d'extinction ainsi que ceux qui permettent à des stocks de recouvrer une certaine prospérité ont besoin d'être mieux compris. La dynamique de ces stocks de petits poissons pélagiques n'est vraisemblablement pas régie par un mécanisme simple mais par un ensemble de mécanismes subtils et agissant de façon différente selon le niveau d'abondance du stock. Dans le paragraphe qui suit nous proposons de discuter la dynamique de ces stocks en reprenant certains arguments avancés en biologie évolutive.

3. Pressions sélectives et nouveautés évolutives : une hypothèse pour interpréter le recouvrement de certains stocks.

(a) Sévérité de la compétition inter-spécifique pour les bas niveaux des stocks et ses implications.

Haldane (1932) soulignait que lorsque deux espèces sont en compétition et que l'une devient rare, elles subissent des pressions sélectives dissymétriques: l'espèce dominée a des contacts interspécifiques alors que l'espèce abondante a des contacts essentiellement intraspécifiques. On peut ainsi penser que la réaction des stocks est différente selon le niveau relatif de leur abondance. Lorsque le stock est prospère les contacts sont principalement intraspécifiques, la pression sélective due à la compétition est lâche; lorsque le stock est très réduit les contacts sont interspécifiques et la pression sélective forte.

Il est particulièrement difficile de relever et mettre en évidence de telles subtilités dans le milieu marin et il faut nous reporter aux travaux expérimentaux terrestres de Moore (1952) ou de Pimentel *et al.* (1965) pour connaître les implications de tels phénomènes au niveau des populations. Ces auteurs ont réuni dans un même milieu deux espèces compétitrices de mouches dont une compétitivement supérieure, devenue par conséquent beaucoup plus abondante en début d'expérience (fig. 12). Au bout d'un certain temps se produit un renversement de dominance compétitive qui aboutit à l'élimination de l'espèce la plus abondante (fig. 12). D'après ces auteurs un tel renversement d'équilibre traduit l'intervention d'un processus sélectif et confirme la réalité d'une microévolution. Il y aurait donc eu une modification dans le comportement de la population dominée ce qui lui aurait permis de devenir à son tour compétitivement supérieure. Mayr (1974) qualifie ces modifications de nouveautés évolutives c'est à dire comme étant "n'importe quelle structure ou propriété nouvellement acquise qui permet d'assurer une nouvelle fonction, laquelle, à son tour, ouvrira une nouvelle zone adaptative". Des changements de comportement même subtils peuvent en effet avoir des conséquences importantes sur la survie des individus et peuvent permettre l'expansion d'une population (Mayr, 1981).

La compétition interspécifique des stocks étudiés avec d'autres stocks de poissons pélagiques a été illustrée précédemment. Lors des phases d'extinction des principales espèces exploitées il y a eut accroissement de la biomasse d'autres espèces compétitrices. La sévérité de la compétition lors de ces bas niveaux de stocks est par conséquent vraisemblable. Mais les espèces pélagiques côtières sont-elles aptes à présenter de telles nouveautés au sein de leur population, en d'autres termes possèdent-elles un fort potentiel adaptatif ?

(b) Potentiel adaptatif des espèces pélagiques côtières

Deux caractéristiques essentielles peuvent conférer aux populations de poissons pélagiques un fort potentiel adaptatif: le potentiel biotique et la plasticité démographique.

Les espèces pélagiques possèdent des potentiels biotiques importants, chaque femelle peut pondre plusieurs milliers ou millions d'oeufs et ceci plusieurs fois durant l'année alors que le renouvellement de la population ne nécessite la survie que de deux individus. La disponibilité d'une grande quantité de variation génétique non utilisée à chaque génération représente un grand avantage sélectif (Mayr, 1981). L'environnement physique et biologique fluctuent beaucoup dans le milieu pélagique, il est donc impossible de prédire la combinaison particulière de gènes qui sera la plus avantageuse dans la génération suivante. Dans ces circonstances la probabilité est alors élevée pour que certains génotypes soient optimaux dans des circonstances nouvelles (Mayr, 1981). Ainsi ces espèces seraient capables de subir un ajustement rapide au changement de l'environnement ou d'adopter un nouveau mode de vie, sous certaines conditions que nous préciserons dans le paragraphe suivant.

La plasticité d'un caractère, c'est à dire non pas sa valeur moyenne mais sa variance, est aussi une réponse adaptative très importante (Levins, 1968, Barbault et Blandin, 1980). Ainsi les mécanismes adaptatifs pourraient faire intervenir l'évolution d'un caractère ou la canalisation de la variabilité de ce caractère (Stearns, 1980). Stearns (1982) définit deux types de plasticité: la plasticité continue et la plasticité discrète. La plasticité continue est définie comme étant la réponse permanente de caractères individuels à des variables environnementales (telles la température, la salinité,...); la plasticité discrète, appelée "developmental switches" par Levins (1968), constitue la production d'individus présentant des formes alternatives parfois mieux adaptées et qui peuvent s'exprimer au sein d'une population. La différence entre les deux peut paraître conceptuelle car il n'est pas actuellement possible de comprendre leur incidence respective en biologie évolutive.

(c) Expression de nouveautés évolutives et taille de la population

Un autre facteur essentiel à la compréhension de ces mécanismes évolutifs est la taille de la population. Ces nouveautés évolutives ne peuvent apparaître que dans des populations à faible effectif (voir par exemple Mayr (1960)). Une façon intuitive de présenter ce résultat est

de considérer que lorsqu'un pool de gènes est très grand, la fixation et la conservation d'une nouveauté évolutive est rendue difficile du fait de sa dilution dans la population, le changement évolutif se fait lentement. L'expression d'une nouveauté évolutive serait donc favorisée par des populations réduites, telles les populations qui se sont effondrées.

(d) Impact de la variabilité climatique et taille de la population

Nous venons de discuter de pressions sélectives et de nouveautés évolutives qui peuvent apparaître chez certaines populations aux effectifs réduits. Les travaux de Skud (1982, 1983) apportent quelques réflexions complémentaires quant au comportement possible de ces populations vis à vis des facteurs climatiques. Cet auteur montre que la réaction du stock vis à vis des facteurs climatiques peut-être inversée en cas de dominance. L'abondance de l'espèce étant alors contrôlée par l'abondance de l'espèce dominante, la réponse aux facteurs climatiques apparaît moindre et peut alors changer. Bien que les raisons d'être de telles inversions restent méconnues, Skud (1982, 1983) montre ainsi que le recrutement de la sardine de Californie et la salinité sont positivement corrélés lorsque l'espèce est abondante alors que ces mêmes variables sont corrélées négativement lorsque celle-ci est devenue rare dans le milieu. La relation entre abondance et température s'inverse également. Les exemples de stocks dont la dynamique présente une relation avec certains facteurs climatiques, relation qui disparaît par la suite sont fréquents. Ceci n'implique donc pas forcément leur non-validité, mais peut-être une relation entre facteurs biologiques et climatiques variable.

L'ensemble de ces résultats et réflexions montrent que la réponse des populations aux pressions sélectives interspécifiques et environnementales sont différentes selon l'état des stocks. Les populations ayant atteint un bas niveau de biomasse sont soumises à de fortes pressions sélectives; dans ces conditions des nouveautés évolutives peuvent s'exprimer. Ford (1975) a montré que celles-ci peuvent apparaître très rapidement au sein d'une population rendant l'échelle des processus écologiques et évolutionnistes comparables. La sélection naturelle peut ainsi se mêler aux mécanismes de régulation des populations (Krebs, 1978). Nous proposons, en reprenant les arguments qui viennent d'être exposés, d'interpréter les longues périodes d'extinction et leur caractère attractif comme le fruit de pressions sélectives fortes et le moindre impact des fluctuations climatiques. Quel que soit le niveau d'abondance du stock effondré sa reconstitution est possible, des exemples

concrets l'ont montré. L'impact du climat sur cette reconstitution, c'est à dire sur le succès du recrutement n'a pas pu être clairement mis en évidence. Ceci nous amène naturellement à penser qu'il pourrait exister une relation nouvelle entre la population et son environnement. Cette reconstitution pourrait être alors le fruit de nouveautés évolutives, c'est à dire d'une stratégie de vie adoptée par l'espèce dans un nouveau contexte de pressions sélectives interspécifiques et environnementales.

DISCUSSION

Les exemples d'apparitions et de disparitions sporadiques de stocks sont fréquents (Dajoz, 1974; Cushing, 1982) et les raisons avancées pour expliquer de tels bouleversements sont variées. La récupération des stocks qui ont connu un effondrement n'est vraisemblablement pas régie par des mécanismes simples. Nous ne prétendons donc pas expliciter le mécanisme responsable de ces processus mais seulement analyser des exemples de récupération de stocks pélagiques côtiers en reprenant les concepts développés en biologie évolutive. Cette approche nous paraît être complémentaire à l'approche classiquement faite pour aborder la dynamique de ces populations, en ce qu'elle ne pose pas les mêmes questions. Les dynamiciens des populations s'intéressent aux causes immédiates alors que les biologistes de l'évolution étudient les causes ultimes: ils veulent répondre aux " pourquoi évolutif " et non aux "comment". De plus la dynamique des populations étudie l'action de l'environnement sur les stocks, c'est une étude quantitative, alors que la biologie évolutive envisage leurs réactions, c'est une étude qualitative. Les voies tracées par les travaux récents sur les adaptations évolutives physiologiques (Eastman et DeVries, 1987) paraissent à ce titre prometteuses quant à l'avenir des recherches en biologie évolutive marine.

"Evolution moves slowly and biologists are impatient" ironise Stearns (1977). Si la validité des théories évolutionnistes est difficilement testable, il n'en demeure pas moins qu'elles peuvent cependant contribuer à une perception nouvelle du fonctionnement passé des populations exploitées et de leur avenir (Barbault, 1984).

ANNEXE 1

Pour une réflexion approfondie sur la construction de tels modèles on se reportera à l'article de Laurec et al. (1980). Les outils utilisés dans la construction de ce modèle sont ceux de la dynamique des populations marines exploitées (Cf. par exemple Laurec et Le Guen, 1981).

L'ensemble des calculs est fait sur une base annuelle (indice i) pour NB classes d'âge. L'évolution du nombre d'individus d'une classe d'âge donnée (noté N_i) à la classe d'âge suivante (N_{i+1}) dépend du taux de mortalité naturelle (M_i) et du taux de mortalité par pêche (F_i) et suit le modèle exponentiel :

$$N_{i+1} = N_i e^{-(F_i + M_i)} \quad (1)$$

L'évolution en poids de la cohorte est obtenue en multipliant le nombre d'individus (N_i) par le poids moyen (W_i). La biomasse du stock (B) est donnée par:

$$B = \sum_{i=1, NB} N_i * W_i \quad (2)$$

La biomasse féconde des différentes classes d'âge est obtenue en multipliant la fécondité individuelle (F_{cri}) par le nombre d'individus (N_i) et leur poids moyen (W_i). La fécondité totale du stock (S) est donnée par:

$$S = \sum_{i=1, NB} N_i * W_i * F_{cri} \quad (3)$$

Le recrutement annuel (R) est calculé à partir d'une courbe stock fécond-recrutement de Ricker:

$$R = a S e^{-bS} \quad (4)$$

L'importante variabilité naturelle du recrutement liée principalement aux fluctuations climatiques est introduite en multipliant ce recrutement par une composante aléatoire. Un facteur aléatoire (ra) qui suit un loi log-normale de moyenne égale à 1 est utilisé. Pour tenir compte de la forte variabilité du recrutement observée pour de faible niveau d'abondance, l'écart-type est une fonction de la biomasse féconde et égal à $a+b/S$. La figure 1 présente la forme de la courbe stock-recrutement utilisée et la variabilité aléatoire associée à chaque niveau de biomasse féconde.

L'effort de pêche (f) a été considéré comme constant. Cependant afin de rendre compte d'une diminution de la mortalité par pêche (F) lorsque la biomasse a atteint un très bas niveau, la capturabilité (Q) est décrite selon une fonction de cette biomasse:

$$Q = 1 - 0.01 * BV / B \quad (5)$$

avec:

.BV =Biomasse du stock vierge (stock non exploité et à l'équilibre)

. B = Biomasse du stock exploité

La figure 2 illustre l'évolution de Q en fonction de la biomasse du stock selon l'équation (5). La capturabilité du stock ne décroît réellement que pour de très bas niveaux du stock. Cette évolution permet de traduire le fait d'un abandon de la pêche lorsque le stock s'éteint.

Fig. 1: Relation stock-recrutement dérivée de la courbe de Ricker. Ligne continue = moyenne, ligne tiretée = médiane, ligne pointillée = quantiles 25 %, petit pointillé = Quantiles 16 %.

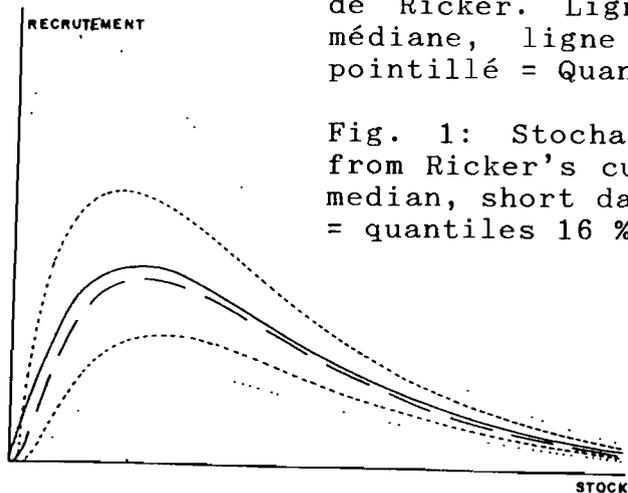


Fig. 1: Stochastic stock-recruitment relation derived from Ricker's curve. Solid line = average, dashed line = median, short dashed line = quantiles 25 %, dotted lines = quantiles 16 %..

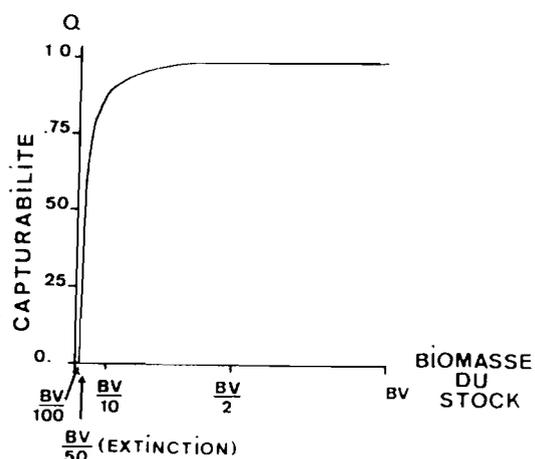


Fig. 2: Evolution de la capturabilité du stock en fonction de sa biomasse.

Fig. 2: Evolution of the capturability as a function of stock biomass.

Les captures totales (C) sont données par:

$$C = Q * f * B = F * B \quad (6)$$

avec: Q capturabilité
f effort de pêche
B biomasse du stock exploité

Les valeurs des paramètres de ce modèle de simulation ont été choisies de façon à se rapprocher le plus possible d'un cas concret. L'espèce théorique retenue vit 5 années et les caractéristiques démographiques ainsi que celles du schéma d'exploitation sont les suivantes:

Mortalité naturelle :	M = 1.0
Effort de pêche :	f = 1000
coefficients de la relation stock recrutement :	a = 0.45 β = 0.0025
coefficients de la relation a+b/S :	a = 1.0 b = 15.0

La simulation est faite en calculant chaque année, le recrutement -équation (4)- à partir de la biomasse du stock fécond de l'année précédente (3). Ce recrutement est multiplié par un facteur aléatoire ra. La biomasse totale du stock pour l'année en cours est déduite à partir de (1) et (2). et les captures sont calculées à partir de (6).

Les valeurs des coefficients par âge utilisées dans le modèle de simulation sont données dans le tableau ci-dessous:

.
. Age	. 1	. 2	. 3	. 4	. 5	.
.
.
. Poids	. 5	. 40	. 80	. 120	. 140	.
.
.
. Fécondité. . relative	0	. 0.5	. 0.5	. 0.5	. 0.5	.

Au temps $t = 0$, le stock est à l'équilibre. Nous avons supposé qu'il y avait extinction lorsque la valeur de la biomasse du stock était inférieure au 1/50^{ème} de la biomasse vierge. Une contrainte a été fixée pour

rendre cette simulation plus proche de la réalité: une valeur minimale faible a été fixée pour le recrutement. Des recrutements minimaux égaux à 7.5, 5 et 1% du recrutement à l'équilibre (obtenu sans introduire de facteur aléatoire) ont été envisagés pour étudier la sensibilité des résultats. Cette contrainte permet de ne pas éteindre totalement un stock dont la biomasse est devenue extrêmement faible.

REMERCIEMENTS

Nos plus vifs remerciements vont à F. Laloe pour son aide appréciable qu'il nous a apportée pour écrire le programme de simulation en GENSTAT (logiciel statistique).

BIBLIOGRAPHIE

- Barbault, R. et P. Blandin. 1980. La notion de stratégie adaptative: sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques; In Barbault, R., Blandin, P. et J.A. Meyer (eds.). Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives. Maloine, Paris: 1-27.
- Blaxter, J.H.S. and J.R.. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. Adv.mar.Biol. Academic Press, London and New-York. Vol.20: 1-223.
- Colinvaux P. 1982. Les manèges de la vie: cycles et ruses de la nature. Seuil, Paris, 251p.
- Cushing, D.H. 1971. The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. J. Cons. int. Explor. Mer. 33: 340-362.
- Cushing, D.H. 1982. Climate and fisheries. Academic Press. 373 p.
- Daan, N. 1980. A review of replacement of depleted stocks by other species and the mechanisms underlying such replacement. In: Saville A. (ed.) . The assessment and management of pelagic fish stocks. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 1 77: 405-421.
- Dajoz, R. 1974. Dynamique des populations. Masson. Paris. Collection d'écologie, 6: 301p.
- De Vries, T.J. and W.G. Pearcy. 1982. Fish debris in sediments of the upwelling zone off central Peru: a late Quaternary record. Deep-Sea Res. 29, 87-109.
- Eastman J. et DeVries A. 1987. L'adaptation des poissons de l'Antartique. Pour la Science. Janvier 1987: 32-39.
- Flueck J.A. and T.J. Brown. 1987. A new approach to identification and prediction of "El Niño" events. Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter. January, 2-4.
- Ford, E.B. 1975. Ecological Genetics, 4th ed. Chapman & Hall, London.
- Haldane, J.B.S. 1932. The causes of evolution. Longmans.
- Hayasi, S. 1983. Some explanation for changes in abundances of major neritic-pelagic stocks in the northwestern Pacific Ocean. 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, FIRM/R 291 (2): 37- 55.
- Iles, T.D. 1980. Environmental pressure and intra- and inter- year-class competition as determinants of year-

class size. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer, 177: 315-331.

Jacob, F. 1981. Le jeu des possibles. Fayard. Paris.

Jordan, R.S., 1983. Variabilidad de los recursos pelagicos en el Pacifico sudeste. 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, FIRM/R 291 (2): 113-129.

Kawasaki, T. 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers ?. Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. 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, Vol. 3: 1065-1080.

Kawai, T. and Isibasi K. 1983. Change in abundance and species composition of neritic pelagic fish stocks in connection with larval mortality caused by cannibalism and predatory loss by carnivorous plankton. 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, Vol. 3: 1081-1111.

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.

Kondô K. 1987. Relationships between long term fluctuations in the Japanese Sardine (*Sardinops melanostictus*) and oceanographic conditions. International Symposium on long term changes in Marine Fish Populations. 18-21 November 1986, Vigo.

Krebs, C.J. 1978. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. Harper International Edition. Second edition. 678p.

Lasker, R. 1985. What limits clupeoid production ?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol.4: 31-38.

Lasker, R. and A. MacCall. 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California. In: Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982; General Symposia. Canadian National Committee Scientific Committee on Oceanic Research. Ottawa. Ont: 110-117.

Laurec, A. et J.C. Le Guen. 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Rapp. Scien. et Tech. CNEXO. n°45.

Laurec, A., Fonteneau, A. and C. Champagnat. 1980. A study of the stability of some stocks described by self-regenerating stochastic models. Rapp. P.-v. Réun. int.

Explor. Mer, 177: 423- 438.

Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton: Princeton University Press.

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, Vol. 2: 101-112.

MacCall, A. 1984. Changes in the biomass of the California current ecosystem. Paper presented et the AAAS Symposium on variability and management of large Marine Ecosystems, May 28-29, New-York.

Mais, K. 1982. Cruise report 82-X-6. Assessment of commercial fisheries resources. California Dept. Fish and Game. Marine resources Region, Long Beach, California.

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 3: 667-791.

Mayr, E. 1960. The emergence of evolutionary novelties. in S. Tax (ed.). Evolution after Darwin, Univ. of Chicago Press, Chicago.

Mayr, E. 1974. Populations, espèces et évolution. Hermann. Edition française. 496p.

Mayr, E. 1981. La biologie de l'évolution. Hermann. Edition française. 175p.

Moore, J.A. 1952. Competition between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. II. The improvement of competitive ability through selection, Proc. Nat. Acad. Sc., Washington, 38: 813- 817.

Murphy, G. 1966. Population biology of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*). Proc. Calif. Acad. Sci. 4th Ser. 34 (1): 1- 84.

Nakai, Z. 1949. Why cannot the sardine be caught ?. Suisan Kikan, 2: 92-101.

Nakai, Z. 1962. Studies relevant to mechanisms underlying the fluctuation in the catch of the Japanese sardine, *Sardinops melanosticta*. Japan J. Ichth. 9 (1-6): 1-115.

Pimentel, D., Feinberg, E.H., Wood, P.W. et J.T. Hayes. 1965. Selection, spatial distribution, and the coexistence of competing fly species. Amer. Nat., 99: 97-

109.

Ricker, W.E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish Res. Board Can.*, 11: 559-623.

Ricker, W.E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish Res. Board Can.* 119- 300.

Serra, R.B. 1987. Impact of the 1982-83 ENSO on the Southeastern Pacific fisheries, with an emphasis on Chilean fisheries. In Glantz M., Katz R. et M. Krenz (eds.). The societal impacts associated with the 1982-83 worldwide climate anomalies. Workshop on the Economic and Societal Impacts Associated with the 1982-83 worldwide Climate Anomalies, 11-13 November 1985, Laguno, Switzerland: 24-29.

Shannon, L.V., Crawford, R.J.M. and D.C. Duffy. 1984. Pelagic fisheries and warm events: a comparative study. *South African Journal of Science*. Vol. 80: 51-60.

Shirakihara, K. and S. Tanaka. 1978. Two fish species competition model with nonlinear interactions and equilibrium catches. *Res. Popul. Ecol.* 20: 123-140.

Skud, B.E. 1982. Dominance in fishes: the relation between environment and abundance. *Science*, Vol. 216:144-149.

Skud, B.E. 1983. Interactions of pelagic fishes and the relation between environmental factors and abundance. 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, Vol. 3: 1133-1140.

Soutar, A. and 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.

Soutar, A. and J.D. Isaacs. 1974. Abundance of pelagic fish during th 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the Californias. *Fish. Bull. (U.S.)* 72: 257-273.

Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-171.

Stearns, S.C. 1980. A new view of life-history evolution. *Oikos*, 35: 266-281.

Stearns, S.C. 1982. The role of development in the evolution of life histories. In J.T. Bonner. *Evolution and development*. Dahlem Konferenzen. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

- Tanaka, S. 1983. Variation of pelagic fish stocks in waters around Japan. 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, Vol. 2: 17-36.
- Troadec, J.P., Clark, W.G. and Gulland J.A. 1980. A review of some pelagic fish stocks in other areas. Rapp. P.-v Réun. Cons. int. Explor. Mer, 177: 252-277.
- Tsuboi, M. 1984. Marine resources trends of purse seines- as main aims of sardine and mackerel fishery-, economical structure of purse seine fishery-, Progress Report of synthesis investigations of the Japanese Fisheries, Project in 1983. Issued from Dai-Nihon Suisankai, March 1984.
- Uda, M. 1952 On the relation between the variation of the important fisheries conditions and the oceanographical conditions in the adjacent waters of Japan. J. Tokyo Univ. Fish. 38: 363- 389.
- Watanabe, T. 1981. Survival of japanese sardine at early stages of life. Izvestija TINRO (105): 92-107.
- Watanabe, T. 1983. Stock assessment of common mackerel and Japanese sardine along the Pacific coast of Japan by spawning survey. 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, Vol. 2: 57-81.
- Yamanaka H. 1984. The relationship between El Niño episodes and fish migration and yields in the Western Pacific. Tropical Ocean- Atmosphere Newsletter. May, 2-4.
- Yañez E. R., Barbieri M.A. et A. Oscar Barra. 1986. Evaluacion de los principales recursos pelagicos explotados en la zona norte de Chile entre 1957 y 1985. Escuela de ciencias del mar, UCV, Valparaiso, 183-194.
- Zuta, S., Tsukayama, I. and R. Villanueva. 1983. El ambiente marino y las fluctuaciones de las principales poblaciones pelagicas de la costa peruana. 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, Vol. 2: 179-253.

**3.3. NATURAL SELECTION
AND CATASTROPHE-TYPE REGULATION
IN PELAGIC FISH STOCKS.**

NATURAL SELECTION
AND CATASTROPHE-TYPE REGULATION
IN PELAGIC FISH STOCKS

Ph. CURY

Chercheur ORSTOM
CRODT/ISRA
B.P. 2241
DAKAR
SENEGAL

ABSTRACT

The temporary extinction of coastal pelagic marine fish stocks during unpredictable time periods is a natural phenomenon. For these short life cycle species (life span of 4 to 8 years) the appearance of quick and sustained recoveries after time periods of decades to centuries is not rare. It is difficult to identify the underlying mechanisms of these long term fluctuations when using major changes in climate or in fishery exploitation. Considering evolutionary aspects, we hypothesize that the long periods of low biomass levels are the result of strong interspecific selective pressures with only minor impacts resulting from climatic fluctuations. The recovery of depleted biomasses would be the result of an adaptive process (micro-evolution). A model using catastrophe theory is proposed to illustrate the long term regulation of these ecological systems. Catastrophe-type regulation is interpreted as an evolutionary drive. From an evolutionary point of view, temporary extinctions could appear as a regulatory process of the population adaptability to the environment.

Key-words: pelagic fish stock, long term changes, evolution.

Temporary extinction of stocks as a natural and unpredictable phenomenon

Three of the most important pelagic stocks in the world are unfortunately well known for their instability : the Japanese sardine (*Sardinops melanosticta*), the Pacific sardine (*Sardinops sagax*) and the Peruvian and Chilian anchoveta (*Engraulis ringens*). Recent fishery statistics (1,2,3), old literature (4), as well as paleoecological studies (5,6) show some evidence of dramatic population fluctuations in the immediate and remote past. Thus temporary extinctions of these short life cycle species (life span of 4 to 8 years) may last for decades or centuries.

Even though some authors (7,8) suggest that large scale environmental phenomena may influence fish stock dynamics, these large fluctuations exhibit no obvious patterns (9) and their relations to variations in climate or fishery exploitation rates are often questionable when analyzing long term changes (10,11,12). Thus the temporary extinction of pelagic stocks appears to be a natural and unpredictable phenomenon.

The underlying mechanisms that could lead to a better understanding of these long term changes in fish stocks are far from being identified, probably because of the complexity of the interactions between the environment and the stocks. The theories of natural regulation of stock size are not mutually exclusive, and a synthesis of several approaches may be most useful (13). Most studies of change in fish stock abundance have analyzed the quantitative impact of extrinsic factors (11) but some changes in abundance are also the result of changes in the ecological adaptability of the species (14). The purpose of this article is to study this last point, that is the qualitative aspects of fish stock changes from an evolutionary point of view.

Interspecific competition at low stock level and its implications

When two species compete and one becomes rare, it suffers dissymmetrical selective pressures (15). The dominated species has primarily interspecific contacts while the dominant species has essentially only intraspecific contacts. Thus the severity of interspecific competition would depend on fish stock size.

It is particularly difficult to analyze and show

such subtleties in marine ecology. We have to refer to experimental research in terrestrial ecology (16,17) to understand the possible evolutionary implications of competition on population changes. The experiments referred to in (16,17) were as follows: two competitive species of flies, of which one is more efficient and thus rapidly becomes more abundant at the beginning of the experiment, were placed together in an experimental cage. After several generations a competitive inversion may lead to the elimination of the more abundant species. This new equilibrium reflects the intervention of a selective process and confirms the reality of microevolution. There would thus be a modification in the behavior of the dominated species, becoming competitively superior within a few generations.

These evolutionary changes are structures or newly adopted properties which allow a new function and consequently permit the opening of a new adaptive zone (18). Subtle developmental mechanisms may have important consequences on individual survival and may lead to the expansion of a population.

The stock biomass of competitive species increased after the recent collapses of the Japanese sardine, Pacific sardine and Peruvian and Chilean anchoveta. Respectively the mackerel (*Scomber japonicus*) (19), the anchoveta (*Engraulis mordax*) (20) and the sardine (*Sardinops sagax*) and the horse mackerel (*Trachurus murphyi*) (21) have all increased stock biomass. Consequently the interspecific competition is probably severe for the depleted stocks. Are the coastal pelagic species able to exhibit evolutionary changes within their population? In other words, do they have a high adaptive potential?

Adaptive potential of pelagic species

Two essential characteristics may confer a strong adaptive potential to the pelagic fish populations: biotic potential and demographic plasticity.

Pelagic species have a high biotic potential. Every female is able to lay thousands or millions of eggs several times during one year, even though the survival of only two eggs are necessary to maintain the population. The large amount of genetic variations not used in each generation represents an important selective advantage (22). Physical and biological environments fluctuate considerably in the pelagic ecosystem. It is also difficult to predict the particular combination of genes which will be of interest for the next generation. Under these circumstances the probability for certain genotypes to exhibit more optimal fitness under new conditions is high. The species would be able to adapt to

a rapid environmental change or to a new way of life.

The plasticity of a trait, that is not its mean value but its variance, is also a major adaptive response (23,24). Thus the adaptive mechanisms could be the result of the intervention of the evolution of a trait or the canalization of the variability of this trait (25). Two types of plasticity can be defined (26): continuous and discrete plasticity. Continuous plasticity corresponds to gradual responses to environmental changes, while discrete plasticity, also called developmental switches (23), would produce individuals with alternative characteristics that are sometimes better adapted.

Evolutionary changes and size of the population

Another important factor which is essential to the understanding of the evolutionary mechanism is the population size. These evolutionary changes occur only in small size populations (27). An intuitive approach is to consider that with a large gene pool, the fixation and conservation of evolutionary changes is difficult because of dilution in the population. Abundant populations are inert from an evolutionary point of view (22). The occurrence of an evolutionary change would be favored within small size populations, as in the case of the depleted stocks.

Climatic impact and size of the population

The responses of stocks to climatic changes have been studied by Skud (28) who considered competition with other species. This author shows that the reaction of the stocks to environmental changes may vary with the inversion of dominance. Stock abundance is then controlled by the abundance of the dominant species. The response to environmental factors is weakened. The thesis that climatic factors affect the abundance of a species but do not govern its absolute population density has also been supported (28).

Selective pressures and evolutionary changes

as a possible mechanism for recovery

These biological and evolutionary considerations show that the response of a population to environmental and interspecific selective pressures vary with the stock level. Evolutionary changes of depleted stocks under strong selective pressures, may occur. They can appear very rapidly within a population (29), which permits

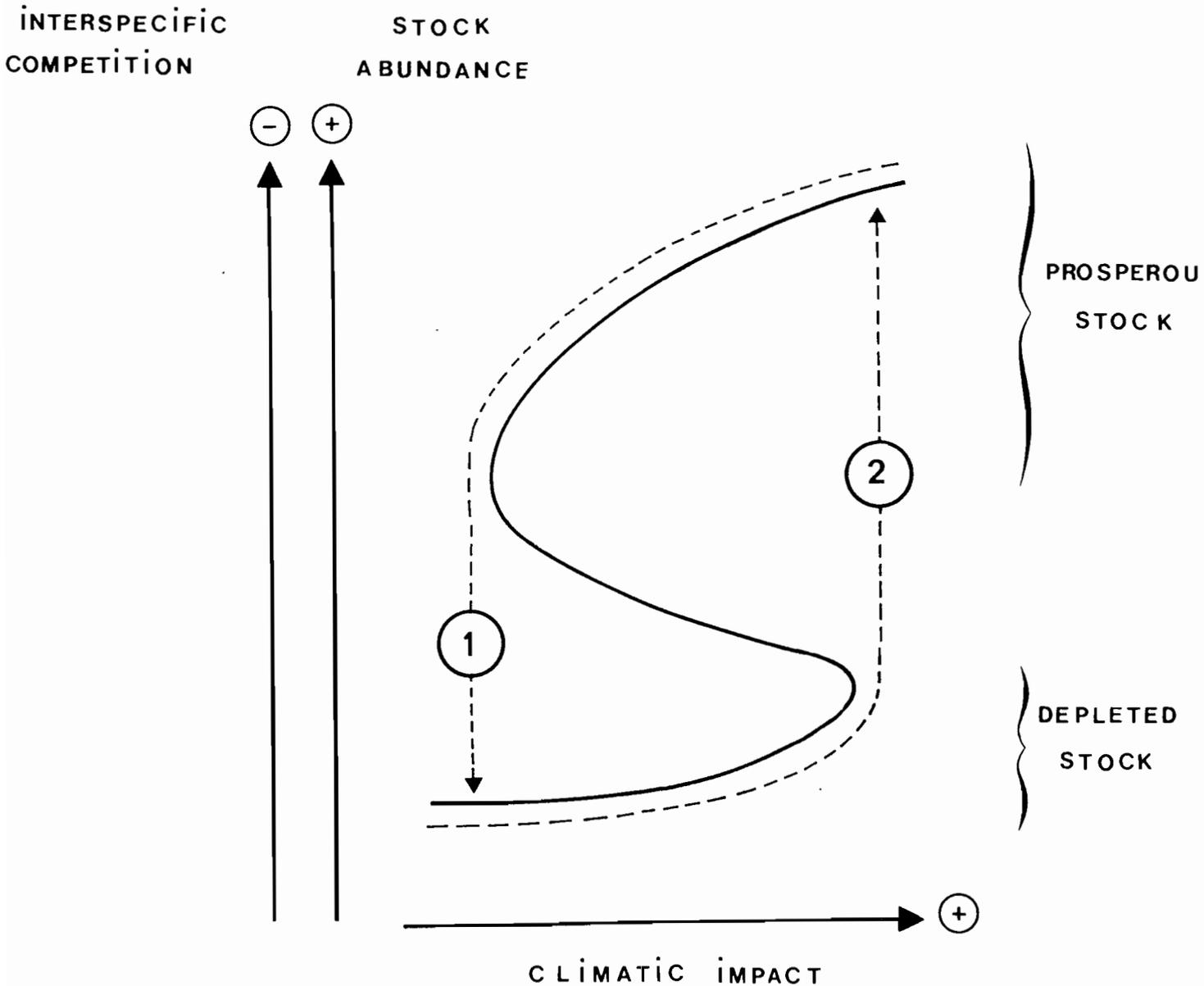


Figure 1: The catastrophe type regulation of fish stock abundance can be expressed with a one dimensional section of a cusp catastrophe. The dashed line represents the possible way on the theoretical topology (solid line). The severity of interspecific competition is correlated with stock abundance, it is weak for a prosperous stock and strong when the stock is depleted (Y-axis). The stock collapses when its level is too low under unfavorable climatic impact (way 1). The stock is able to recover to a prosperous level under favorable climatic conditions, when evolutionary changes occur under strong selective pressures (interspecific competition) (way 2).

observation on an ecological time scale.

We support the thesis that a low biomass level of lengthy duration would be due to strong interspecific competitive pressures and in a minor way, due to climatic changes. The recovery would be the result of an adaptive process (evolutionary novelties). This implies that after recovery there would be a new relationship between the population and its environment, that is a new adaptive strategy adopted by the species under different interspecific and environmental selective pressures.

To model discontinuous changes in natural phenomena, the topological theory of dynamical systems (30), now known as the catastrophe theory (31), has been developed. A model using a one-dimensional section of a cusp catastrophe is proposed to illustrate the regulation of these pelagic ecological systems (Fig. 1). It allows a representation of the discontinuities that exist between stock abundance and environment by investigating a bistable phenomenon which displays hysteresis. Thus for a prosperous stock, interspecific competition is weak and there is a strong climatic impact on stock size. The collapse appears for a weakened stock (jump phenomena on way 1 on Fig. 1). Interspecific competition is strong for a depleted stock which fluctuates only slightly under climatic fluctuations. Furthermore evolutionary changes that may appear under strong selective pressures allow recovery to a prosperous stock level (jump phenomena on way 2 on Fig. 1).

Discussion: catastrophe-type regulation as an evolutionary drive

Selection upon individual organisms is the locus of evolutionary change in the reductionist claim, an expanded hierarchical theory of Darwin's vision-direction of evolution by selection at higher-level has been discussed and represents an expansion of Darwin's evolutionary theory (32). Natural selection could also act on population level. Thus we can imagine that temporary extinctions could represent a process of renewal population adaptability to the environment. During depleted phases, natural selection could restore populations adaptability by readjusting, reorientating and diversifying the populations intrinsic parameters. Temporary extinction could also be a natural factor permitting a periodic "genetic revolution".

The adaptationist and the mechanist points of view represent the two major approaches to understanding long

term changes (26). They are not mutually exclusive but overlap and together they can contribute to a better comprehension of long term regulation in fish stocks. Natural populations are moulded by changing environment (33).

Evolutionary changes may occur rapidly in a depleted stock, so that the evolutionary time-scale approaches the ecological time-scale. Natural selection may thus impinge upon natural regulation. Thus following some authors (14,34), we caution the ecologist who might be tempted to seriously consider theoretical models of populations, depending on oversimplified abstractions of static animals or simple interactions between climate and stock size, when analyzing long term changes in fish stocks.

REFERENCES AND NOTES

- (1) K. Kondô. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer., 177, (1980).
- (2) A. MacCall. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (2), (1983).
- (3) S. Zuta, I. Tsukayama and R. Villanueva. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (2), (1983).
- (4) M. Tsuboi. Progress Report of synthesis investigations of the Japanese Fisheries, Project in 1983. Issued from Dai-Nihon Suisankai, (1984).
- (5) A. Soutar and J.D. Isaacs. Fish. Bull. (U.S.), 72, (1974).
- (6) T.J. De Vries and W.G. Pearcy. Deep-Sea Res. 29, (1982).
- (7) T. Kawasaki, In: G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (3), (1983).
- (8) L.V. Shannon, R.J.M. Crawford and D.C. Duffy. South African Journal of Science. (80), (1984).
- (9) H. Steele and E.W. Henderson. Science, 224, (1984).
- (10) T. Watanabe. In: G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (2), (1983).
- (11) D.H. Cushing. Academic Press. (1982), p. 373.
- (12) T. Kawai and K. Isibasi. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (3), (1983).
- (13) C.J. Krebs. Harper International Edition. Second edition. (1978), p. 678.
- (14) H.G. Andrewartha and L.C. Birch. The University of Chicago Press, Ltd., London. (1954), p.782.
- (15) J.B.S. Haldane. Longmans, (1932).
- (16) J.A. Moore. Proc. Nat. Acad. Sc., Washington, 38, (1952).
- (17) D. Pimentel, E.H. Feinberg, P.W. Wood and J.T. Hayes. Amer. Nat., 99, (1965).
- (18) E. Mayr. Hermann. Edition française. (1974), p. 496.
- (19) S. Tanaka. In: G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (2), (1983).
- (20) R. Lasker and A. MacCall. In: Proceedings of the

Joint Oceanographic Assembly 1982; General Symposia. Canadian National Committee Scientific Committee on Oceanic Research. Ottawa. Ont: 110-117. (1983).

(21) R.S. Jordan. In G.D. Sharp and J. Csirke (eds.). FAO Fish Rep., 291, (2), (1983).

(22) E. Mayr. Hermann. Edition française. (1981), p.175.

(23) R. Levins. Princeton: Princeton University Press. (1968).

(24) R. Barbault and P. Blandin. In: R. Barbault, P. Blandin et J.A. Meyer (eds). Maloine . Paris. (1980).

(25) S.C. Stearns. Oikos, 35, (1980).

(26) S.C. Stearns. In: J.T. Bonner. Evolution and development. Dahlem Konferenzen. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. (1982).

(27) E. Mayr. In S. Tax (ed.). Univ. of Chicago Press, Chicago. (1960).

(28) B.E. Skud. Science, (216), (1984).

(29) E.B. Ford. 4th ed. Chapman & Hall, London, (1975).

(30) R. Thom. Benjamin, New-York, (1972).

(31) E.C. Zeeman. Addison-Wesley. Reading, Massachusetts, (1977).

(32) S.J. Gould. Science. Vol. 216, 23 April (1982).

(33) R.M. Peterman, W.C. Clark and C.S. Holling. In: R.M. Anderson, B.D. Turner and L.R. Taylor. Blacwell Scientific Publications. Londres: 321-341. (1979).

(34) L.C. Birch and P.R. Ehrlich. Nature, 214, April 22, (1967).

(35) I express my gratitude to F. Laloë for his stimulating ideas and V. Fonteneau for the translation into English.

CONCLUSION GENERALE

**MODELISATION, COMPREHENSION
ET PREDICTIONS**

CONCLUSION GENERALE :

MODELISATION, COMPREHENSION ET PREDICTIONS

"Placage et modèle totalitaire", la virulence du titre de l'article de Danchin (1979) traduit un malaise et une coupure avec les paradigmes et les concepts utilisés en modélisation. Dans un violent réquisitoire contre la tentation platonicienne qui semble encore hanter la science moderne, cet auteur s'en prend aux modèles qui prétendent épuiser la réalité. Il met en cause cette tentation éternelle des modèles (et des modélisateurs!) qui prétendent expliquer le monde par une vérité en identifiant le discours à la réalité. Il souligne à juste titre que la réalité ne doit pas s'adapter au modèle mais plutôt l'inverse: cela peut paraître trivial mais l'évolution de nombreuses écoles de pensée en biologie montre le contraire. Redonner une jeunesse nouvelle à des modèles caducs semble être les objectifs de recherche de nombreux scientifiques, Stearns (1977) ironise à propos de cet "empirisme faustien" qui amène la pensée à se figer. Ce n'est pas la validité intrinsèque des modèles qui est remise en cause mais plutôt l'idée qu'il y a un point de vue absolu: la réalité n'est pas monolithique. Les modèles sont des instruments d'intelligibilité et non imitation des phénomènes (Bachelard, 1979).

Les modèles de la dynamique des populations sont à ce titre totalitaires. Leur utilisation a régi et régit encore la compréhension des systèmes complexes que sont les stocks de poissons marins exploités. Avec l'irruption des statistiques de pêche il y a environ une cinquantaine d'années, les études quantitatives ont régné sur la dynamique des populations jusqu'à faire disparaître les aspects qualitatifs. Les modèles élaborés ont été établis pour analyser la dynamique de certains écosystèmes et ont ensuite été plaqués sur d'autres biotopes. L'histoire des ajustements des relations stocks-recrutement, pour ne citer que celle-là, illustre parfaitement comment les données doivent suivre un modèle. Les données récoltées "devaient" correspondre à ce modèle qui n'a cessé d'être appliqué en dynamique des populations: certains ajustements n'ont guère de sens. Afin d'éviter toute polémique stérile, il faut reconnaître que ces modèles ont permis une formulation valable de certains mécanismes

de la dynamique des populations, tout en revêtant un caractère quelque peu limitatif du raisonnement et des prémisses de base. Le monde scientifique et des pêches pourraient fonctionner ainsi. Cependant si l'on établissait un bilan exhaustif des prédictions de l'évolution des stocks pélagiques côtiers ainsi que celui des aménagements qui ont eu quelque utilité, il est fort à parier que celui-ci serait amère. La confrontation avec les faits est souvent inconfortable si l'on reconnaît que les modèles ne sont pas corrects et que le fonctionnement du système est mal compris. Cela a aussi quelque chose de merveilleux dans le sens où les faits résistent à la théorie. "On ne fait pas dire tout ce qu'on veut à la nature, et c'est parce que la science n'est pas un monologue, parce que l'"objet" interrogé ne manque pas de moyens pour démentir l'hypothèse la plus plausible ou la plus séduisante, bref, parce que le jeu est risqué, qu'il est source d'émotions rares et intenses" (Prigogine et Stengers, 1979). Le caractère réfutable de la recherche la rend créatrice. Ces critiques formulées à propos de la modélisation par de nombreux chercheurs et épistémologues ne sont donc pas négatives. Elles créent le désir de volontés nouvelles, de nouvelles alternatives empruntant d'autres sources de compréhension. Les analyses des biologistes des populations seront de plus en plus contraintes à se défaire d'une attitude trop cartésienne qui consiste à expliciter un phénomène à l'aide d'une seule cause, d'un seul modèle. Pour nombre de chercheurs la pensée scientifique et les voies nouvelles en matière de modélisation ne sont pas liées à un acharnement sur certaines classes de modèles anciens qui ont fait leur preuve, c'est aux intersections entre disciplines, à la convergence de différentes voies d'approches, au décroisement disciplinaire que l'on peut ressusciter des problèmes que l'on croyait réglés (Prigogine et Stengers, 1979).

La dynamique des populations "classique" néglige le plus souvent l'effet des variations environnementales sur les stocks exploités. De ce fait l'intérêt des modèles de dynamique des populations (modèles globaux ou analytiques) pour les stocks de petits pélagiques côtiers est souvent limité. La modélisation des relations pêche-climat est restée et reste peu développée malgré l'importance qui lui est reconnue. Des données disparates et disponibles sur des échelles de temps trop courtes, une mauvaise formulation des problèmes, une absence de réflexion sur la nature des interactions et sur les moyens d'analyse sont autant de freins au développement des études pêche-climat.

Nous avons voulu montré dans ce travail que différentes approches en statistiques, en modélisation et en écologie ou en biologie évolutive apportaient une certaine compréhension à l'impact climatique sur la

dynamique des stocks. Différentes approches modélisatrices empiriques ont été tentées en considérant:

- . des variables physiques pouvant *a priori* jouer un rôle sur la dynamique du système;

- . des strates spatio-temporelles permettant de définir une correspondance entre phénomènes biologique et physique;

- . la nature des relations dynamique des populations-environnement sur des bases physiques et biologiques;

- . certains aspects qualitatifs des populations notamment les stratégies adaptatives des espèces;

- . des outils d'analyse à mettre en oeuvre pour appréhender ces relations.

Ces méthodes d'investigation nous ont permis, à différentes échelles spatio-temporelles, d'aborder certains aspects qualitatifs, trop souvent négligés en dynamique des populations, et quantitatifs de la dynamique des relations pêche-climat en se fondant sur les concepts de l'approche théorique faite en introduction. Qu'avons-nous appris à l'aide d'une telle démarche et en utilisant de tels modèles ?

Le court terme :

fonctions descriptives et processus spatio-temporels

Avec une échelle de temps fine, de l'ordre de la semaine ou de la quinzaine, on s'intéresse plus particulièrement à la disponibilité du poisson c'est à dire de sa présence dans une zone de pêche. C'est essentiellement par le jeu des déplacements horizontaux et verticaux, des concentrations, que le poisson est rendu disponible. La liaison pêche-climat apparaît *a priori* de façon simple: l'individu recherche dans le milieu certaines conditions (trophiques, hydrologiques, ou de reproduction) qui lui conviennent. Il se déplacerait à la recherche de ces conditions favorables. Les enrichissements locaux, si l'on retient ce facteur comme important pour la dynamique à court terme, ne sont pas instantanés: il existe un temps de réponse propre au développement de chacun des niveaux trophiques. Si l'on utilise des variables environnementales pour caractériser la dynamique trophique du système il est nécessaire d'intégrer dans l'analyse les temps de réponse de ces niveaux intermédiaires: une analyse en terme de processus s'avère indispensable pour traiter les aspects temporels. Un autre type de difficulté intervient lorsque la dimension spatiale fait partie intégrante de la dynamique du système. En effet nombre d'événements font que les

distributions locales ne sont pas une fonction simple et directe du biotope et de ses ressources: inertie des réponses, interaction avec d'autres espèces etc... (Blondel, 1986). Les distributions locales ne sont pas indépendantes des conditions environnementales qui peuvent exister dans des zones géographiquement proches. Les fluctuations de disponibilité dépendent d'autres événements que de la seule dynamique de l'environnement dans une zone donnée. La connectivité spatiale et les temps de réponse des systèmes biologiques rendent la démarche en terme de processus indispensable.

L'analyse multivariée des séries temporelles a été l'outil utilisé pour tenter de comprendre spatio-temporellement ces fluctuations à court terme. L'intérêt d'une telle méthode statistique est de pouvoir tenir compte d'une certaine "mémoire" contenue dans les séries chronologiques. On peut ainsi rendre partiellement compte du fait que la disponibilité du poisson peut être due à des événements biologiques ou climatiques éloignés temporellement et spatialement. Cette technique permet d'identifier empiriquement certaines séquences climatiques ou biologiques expliquant une partie de la variabilité contenue dans les séries à expliquer. La notion de cause unique ponctuelle est ainsi abandonnée et nous avons remplacé les notions de corrélations par celles de fonction. Cette relation fonctionnelle pluraliste semble mieux rendre compte du raisonnement en terme de processus que nous nous sommes attachés à développer dans l'introduction. Elle est en cela plus dynamique que la démarche consistant à comparer, à un instant donné, la disponibilité du poisson aux données climatiques concomitantes, pratique courante dans ce type d'étude. Cette notion de fonction introduit une différence fondamentale entre une simple corrélation causale et l'approche en terme de processus (que l'on décrit par une fonction) dans le sens où il existe plusieurs scénarios pouvant induire une réponse identique du système. Ce raisonnement s'avère a priori plus satisfaisant pour justifier le fait que des disponibilités identiques peuvent être observées pour des situations climatiques différentes. Les fonctions statistiques utilisées nous ont permis d'identifier grâce aux modèles autorégressifs certains processus temporels et spatiaux responsables des fluctuations de disponibilité.

L'interprétation des résultats montre qu'un des facteurs importants pour les déplacements à court terme serait d'ordre trophique et lié à la dynamique des upwellings. Les temps de réponse à un enrichissement local et temporaire ont pu être ainsi quantifiés et des voies de recherche avancées.

La nature généralement non-linéaire de l'impact des fluctuations climatiques sur la dynamique des stocks a été soulignée en introduction. La linéarité n'est pas de règle dans le monde du vivant: les systèmes réagissent

différemment suivant les situations rencontrées. La nature non-linéaire des interactions pêche-climat à court terme a pu être abordée grâce à l'utilisation des transformations optimales dans les régressions multiples. Cette technique statistique dont l'utilisation en dynamique des populations marine est nouvelle, s'avère être d'un grand intérêt pour ce type d'étude. Elle revêt un caractère heuristique en permettant de connaître les domaines de validité des modèles linéaires et les valeurs des paramètres pour lesquelles on observe des discontinuités.

Le moyen terme :

non-linéarité, discontinuité et suboptimalité
des interactions

Les fluctuations interannuelles du recrutement et de l'abondance des stocks ont constitué un deuxième niveau d'étude de la dynamique des relations entre les fluctuations climatiques et la dynamique des stocks.

L'étude du recrutement nous a conduit à considérer deux facteurs comme pouvant être importants pour son succès: l'intensité des enrichissements et l'importance des turbulences. A l'aide de modèles empiriques non-linéaires une fenêtre environnementale optimale a été mise en évidence et a pu être calibrée. L'existence de deux facteurs limitants pour le succès du recrutement met l'accent sur le fait que des facteurs de nature différentes peuvent contrôler la dynamique du recrutement: un facteur d'ordre trophique (intensité des upwellings) et un facteur d'ordre physique (turbulence). Il est vraisemblable que cette fenêtre environnementale correspond à des niveaux d'enrichissement trophique qui ne sont pas potentiellement les plus importants et qu'inversement les turbulences ne sont pas les plus favorables à une meilleure survie larvaire (une stabilité plus grande du milieu serait plus favorable). Considérés séparément ces deux facteurs sont très certainement suboptimaux pour la survie larvaire. Le caractère discontinu de l'impact du climat sur le recrutement est aujourd'hui conforté par les résultats de nombreux auteurs. Il est maintenant reconnu qu'il existe certaines phases sensibles pour la survie des individus: ce sont les "phases critiques" des jeunes stades larvaires. Nous nous sommes attachés à comparer notre échelle spatiale et temporelle d'intégration des phénomènes physiques avec celle, beaucoup plus réduite, d'expériences ponctuelles menées dans d'autres études afin de donner une certaine cohérence à l'ensemble des travaux faits sur le recrutement.

Trop souvent naît l'inquiétude et souvent la réfutation de la validité de relations différentes entre

des facteurs physiques et biologiques trouvées lors d'études réalisées dans différents milieux. La relation entre succès du recrutement et intensité de l'upwelling peut être dans certains écosystèmes :

- corrélée positivement (cas des zones d'upwelling non générées par les vents ou des zones où l'intensité des vents est toujours inférieure à 5-6 m/s.);

- corrélée négativement (cas des zones d'upwelling au sens d'Ekman et où les vents sont toujours supérieurs à 5-6 m/s.);

- en forme de dôme (cas de zones où l'upwelling possède les caractéristiques précédentes).

La comparaison de la dynamique du recrutement dans différents écosystèmes colonisés par des espèces semblables permet d'une part d'apprécier la reproductibilité de certains mécanismes, d'autre part de comparer l'impact d'événements de nature et d'amplitude différentes. L'intérêt d'une démarche synoptique permet de mieux comprendre la nature des relations et ainsi de valider certains modèles plus généraux.

D'une année sur l'autre l'abondance du stock est plus ou moins importante et la pêche sera donc plus ou moins bonne. Que le poisson soit abondant une année est essentiellement dû au fait d'un bon recrutement dans la pêcherie, d'un fort taux de survie et d'une bonne croissance des individus. La difficulté de modéliser l'abondance du stock d'adultes résulte ici dans le choix de mesures environnementales représentatives permettant de caractériser, la plupart du temps, un niveau d'enrichissement du milieu. La notion de capacité biotique variable selon l'intensité des upwellings saisonniers a été le concept écologique clé de cette modélisation. Ainsi pour des upwellings au sens d'Ekman (générés par les vents) un indice permettant de caractériser l'intensité des upwellings peut être calculé à partir des vents: c'est le cas par exemple du Pérou, de la Californie, du Maroc, de la Mauritanie ou du Sénégal. En Côte d'Ivoire - Ghana, au Congo, la dynamique des upwellings est d'une autre nature: ils sont générés par des ondes internes transocéaniques. La variabilité de la tension des vents n'est pas dans ce cas un bon descripteur pour caractériser la dynamique de l'upwelling, il vaut mieux utiliser les températures de surface à la côte. On peut ainsi créer, à partir des mesures de vents ou de températures des indices d'upwelling annuels, calculés à partir d'anomalies par rapport à un cycle moyen annuel durant la période d'upwelling.

Les modèles non linéaires utilisés pour analyser les fluctuations d'abondance interannuelles des poissons pélagiques sont issus de la dynamique des populations classiques (modèles globaux). L'introduction de variables

environnementales dans les modèles globaux a permis de considérer deux facteurs comme responsables des niveaux d'abondance observés: les prélèvements dûs à la pêche et l'effet des enrichissements des upwellings. La calibration de ce type de modèle nous a permis de mieux comprendre l'importance des effets climatiques sur le niveau d'abondance des petits poissons pélagiques de Côte d'Ivoire. La réussite de la pêche une année est fonction de son activité (effort de pêche) mais aussi des conditions qui ont prévalu durant l'année de la pêche et l'année précédente, c'est à dire sur le recrutement ainsi que sur la survie et la croissance des individus.

Le long terme: biologie évolutive et modèles qualitatifs

Des espèces jumelles peuvent réagir apparemment de façon semblable aux fluctuations climatiques saisonnières ou interannuelles mais ne pas posséder les mêmes stratégies démographiques. Ces stratégies, fruit de pressions sélectives passées et présentes, représentent les solutions adoptées par l'espèce pour survivre dans un milieu. Comprendre la nature des solutions de survie adoptées par les espèces et leur relation avec le milieu introduit donc un degré de compréhension supplémentaire à la dynamique de population de ces espèces. Les deux sardinelles des côtes ouest-africaines n'ont pas les mêmes stratégies adaptatives, une des deux espèces prend plus de "risques" pour exploiter la variabilité du milieu. De fait elle développe de plus grosses biomasses mais est d'un point de vue démographique plus instable. Cette description qualitative a l'avantage de montrer que des espèces proches et vivants dans le même milieu n'ont pas la même dynamique des populations du fait de leur stratégie dans le milieu. La dynamique qualitative comparée des espèces permet ainsi de mieux comprendre certains aspects de la dynamique quantitative.

Les stratégies adaptatives des espèces sont différentes mais peuvent-elles se transformer au cours du temps ?. C'est le second aspect qualitatif des populations auquel nous nous sommes intéressé. Les exemples de bouleversements écologiques avec apparition ou disparition d'une espèce sont fréquents et importants pour les pêcheries. Ce sont très souvent de véritables "catastrophes écologiques" qui peuvent perturber toute la dynamique d'un écosystème. Comment appréhender de telles fluctuations sur le long terme c'est à dire sur des échelles de temps de l'ordre de décades ou de siècles. Une première approche est de considérer les grands changements climatiques qui ont eu lieu dans la zone d'étude et qui sont parfois importants. La confrontation de ces profondes variations climatiques avec les modifications à long terme des populations de poissons ne sont pas souvent reliées. En analysant les séries

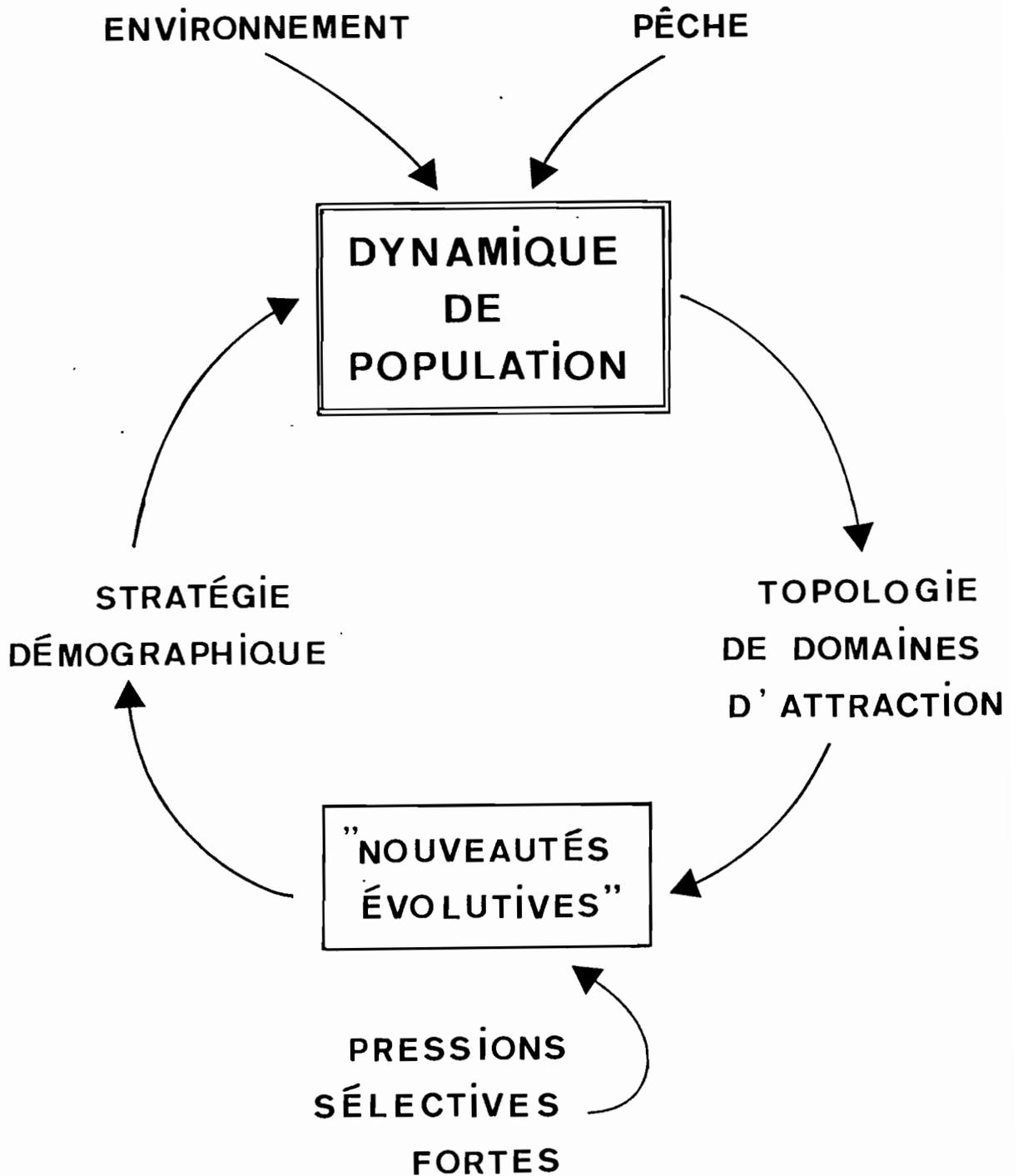


Fig. 1: Dynamique des populations et extinctions temporaires des systèmes pélagiques côtiers sur le long terme (voire texte).

chronologiques disponibles sur le long terme nous en sommes venu à la conclusion qu'il est difficile d'identifier des facteurs climatiques simples susceptibles d'expliquer les changements à long terme des populations. Des arguments nous ont amené à penser que la dynamique de ces populations n'étaient pas sous le contrôle des mêmes facteurs lorsqu'elles étaient abondantes ou effondrées. Les approches statistiques sont souvent inadaptées car trop d'événements sont potentiellement rendus possible en terme de causalité. La modélisation à partir d'un modèle stochastique autorégénérant a permis d'explorer le comportement à long

terme d'une population possédant certaines règles de base démographiques simples. Les résultats d'une telle modélisation peuvent rendre compte du caractère "catastrophique" de la régulation des populations mais ne permettent pas de comprendre les causes biologiques d'un recouvrement de stock (si ce n'est qu'il y a eu, à un moment donné, de très bons recrutements pour une biomasse parentale faible).

Les extinctions temporaires semblent faire partie de l'histoire naturelle de ces populations. Pourquoi certaines espèces disparaissent sporadiquement d'un milieu et réapparaissent-elles parfois très longtemps après ? La mort d'un individu est la fin d'une structure adaptative qui avait une certaine raison d'être à un moment donnée, elle est remplacée par un nouvel individu qui possède d'autres potentialités génétiques. Ce schéma aurait-il une quelconque validité à un niveau supérieur: celui d'un groupe ou d'une population?. Existerait-il une stratégie à long terme des populations de poissons pélagiques ?.

Le caractère adaptatif et changeant d'une population existe. Si les aspects génétiques du polymorphisme adaptatif peuvent être étudiés expérimentalement le caractère adaptatif d'une population, c'est à dire la modification de la valeur de ces paramètres démographiques en fonction du milieu, n'est pas facile à démontrer. Nous avons émis l'hypothèse qu'à une échelle de temps écologique observable (longues séries temporelles sur plusieurs dizaines d'années) des changements qualitatifs, que nous avons appelé "nouveauautés évolutives", peuvent apparaître dans une population et avoir des répercussions sur l'abondance de l'espèce. La réorganisation génétique des populations effondrées conduit à faire comme hypothèse que l'extinction serait un agent majeur de la régulation des populations. La sélection naturelle se mettrait en oeuvre pour restaurer l'adaptation des populations au milieu; on peut imaginer, comme Legay et Debouzie (1985) à un véritable effet fondateur périodique qui recentre, réoriente les populations et les diversifie.

A long terme, les fluctuations d'abondance observées sont le fruit de l'évolution de la stratégie

démographique développée par l'espèce en relation avec le milieu. A une approche écologique se superpose une approche évolutionniste lorsque la strate temporelle retenue devient beaucoup plus importante que la durée de vie des espèces. On serait alors en présence d'un système où la dynamique à court et moyen termes des populations est sous le contrôle principalement des fluctuations de l'environnement et de la pêche. Les populations peuvent s'effondrer lorsque le système bascule vers des domaines d'attraction, par exemple dans une cuvette représentée sur la topologie des paramètres de la figure 1 de l'introduction. Le système est alors soumis à des pressions sélectives fortes, des nouveautés évolutives peuvent apparaître et déterminer des stratégies démographiques nouvelles. Ces nouvelles stratégies modifient la dynamique des populations et les relations avec l'environnement. Ces mécanismes de régulation de la dynamique des populations sont illustrés sur la figure 1.

Même si l'approche que nous avons faite reste très spéculative, il apparaît capital, comme le souligne Meyer (1982), "d'étudier s'il existe des stratégies adaptatives propres aux populations, aux communautés et aux écosystèmes si l'on espère, d'une part, comprendre comment et pourquoi la structure et le fonctionnement de tels systèmes dépendent de leur passé et conditionnent leur avenir et, d'autre part, modéliser cette structure et ce fonctionnement autrement que sous une forme mécaniste fixe".

A propos des prédictions:

sensibilité des stocks aux fluctuations climatiques et aménagement

La signification des variables physiques et des variables biologiques et leurs relations ont été discutées tout au long de ce travail il ressort qu'il semble exister une grande sensibilité des stocks de petits pélagiques côtiers aux fluctuations environnementales. Il est par conséquent intéressant de se pencher sur les prédictions possibles de ces fluctuations naturelles des ressources aux différentes échelles de temps que nous avons envisagées et de mesurer leur intérêt pour l'aménagement des pêcheries. De quelle manière ces modèles peuvent-ils servir à l'aménagement des pêcheries ?

Entre le besoin de prédire ce qui va arriver ou ce qui risque d'arriver il y a deux mondes: celui du secteur de la pêche et celui des chercheurs. Le secteur des pêches a besoin de savoir, il doit prendre des décisions; le monde scientifique cherche à comprendre. Au mieux le chercheur pourra fournir une prédiction avec un intervalle de confiance, ou des probabilités associées à

une décision, reste donc à savoir si ces prédictions peuvent présenter un intérêt, un outil de décision plus performant que le savoir empirique du décideur.

La modélisation de l'impact des fluctuations climatiques sur la disponibilité à court terme du poisson peut posséder, en plus de l'aspect explicatif qu'il revêt, un caractère prédictif. Ce type de prédiction a cependant une certaine limitation pratique pour les petits pélagiques côtiers car souvent les pêcheurs sont capables à court terme d'intégrer beaucoup plus d'informations que ce type de modèle et peuvent de ce fait prédire relativement bien les variations de disponibilité. Il n'y a pas, à l'heure actuelle, d'aide à la pêche pour ces pêcheries utilisant ce type de modèles. De plus il est certain que cela nécessiterait une grosse infrastructure (collecte et transmission des données en temps réel).

La modélisation des fluctuations interannuelles permet d'intégrer des informations relativement éloignées dans le temps et qui sont, la plupart du temps mal mémorisées par le pêcheur. On peut, à l'aide de ces modèles faire des prédictions sur le niveau de capture pour l'année à venir, ce qui peut apporter une information précieuse pour les gestionnaires des pêches. Ainsi ce type de modèle a pu servir pour annoncer en 1987 un effondrement du stock ivoiro-ghanéen de S. aurita pour 1988 (qui se révèle exact).

La modélisation des fluctuations à long terme a pu montrer qu'il était presque impossible de savoir combien de temps un stock pouvait rester effondré et quels seraient les mécanismes de récupération de ce stock. Les niveaux d'abondance des stocks sur le long terme ne peuvent être prédits, cela ne doit pas nous décourager pour autant. En terme d'aménagement cela doit permettre de souscrire au fait qu'il faut absolument éviter aux stocks de s'effondrer car il devient alors presque impossible de savoir quand ce stock se reconstituera.

Les apports de cette étude

Les apports que nous avons fait à l'étude des relations entre la dynamique des stocks de poissons pélagiques côtiers et les fluctuations environnementales se situent au niveau de l'application de certaines méthodes statistiques en dynamique des populations marines, à l'approche en biologie évolutive que nous avons faite et à certains résultats écologiques qui ont pu être obtenus.

L'analyse multivariée des séries temporelles reste

une technique statistique assez peu employée malgré l'intérêt qu'elle présente en biologie des pêches et dont nous avons présenté l'utilité pour étudier certains processus dynamiques sur le court terme.

Les transformations optimales dans les régressions multiples est un outil qui, récemment développé en physique, nous apparaît comme extrêmement puissant pour détecter les non-linéarités et les discontinuités qui peuvent exister dans un jeu de données biologiques. Elles nous ont permis, à plusieurs reprises de mieux comprendre la nature des relations pouvant exister entre certains paramètres climatiques et la dynamique des stocks

La reformulation mathématique de certains modèles développés en dynamique des populations marines exploitées, comme l'introduction de variables climatiques dans les modèles globaux a permis de mieux appréhender la dynamique interannuelle de l'abondance des espèces pélagiques en relation avec les fluctuations de l'enrichissement du milieu: ils constituent un intéressant prolongement des modèles globaux.

L'approche en biologie évolutive développée dans le dernier paragraphe est, elle aussi, peu utilisée en écologie marine, contrairement au milieu terrestre. L'étude des stratégies démographiques comparées ou l'interprétation des extinctions temporaires de certains stocks ne peuvent être comprises que si l'on intègre dans ce type d'analyse l'étude des causes évolutives. Les aspects quantitatifs ne peuvent, à notre avis, être correctement appréhendés que si l'on ne néglige pas la compréhension des aspects qualitatifs, trop souvent délaissés dans les études de dynamique des populations marines.

Les résultats biologiques obtenus ont montré, à divers niveaux, la sensibilité des stocks aux fluctuations climatiques. De nombreuses hypothèses ont été faites et parfois, grâce à une approche comparative, celles-ci ont été consolidées. Des relations entre la dynamique des upwellings et la disponibilité du poisson sur le court terme, l'abondance interannuelle du recrutement et des captures ont pu ainsi être modélisés et apparemment mieux comprises.

Les approches développées ont été la plupart du temps empiriques, voire analogiques. Elles présentent donc d'énormes incertitudes quant à leur démarche et quant aux résultats qui en découlent. Nous espérons cependant qu'elles peuvent contribuer à proposer de nouvelles voies de recherche pour ce type d'étude.

**Conclusion: vers des modèles dynamiques
en biologie des pêches**

Le temps, fil conducteur de cette étude, a permis de constater que les fluctuations à court, moyen et long termes étaient en grande partie sous la dépendance de facteurs environnementaux mais que les mécanismes qui intervenaient à chacune de ces échelles étaient différents. Il n'y a vraisemblablement rien de commun entre une approche à court terme, à moyen terme ou à long terme: la compréhension de l'une ne nous renseigne pas sur celle de l'autre, cela est clairement apparu au cours des différents travaux sur les variations de disponibilité, d'abondance interannuelle ou les changements à long terme des populations. Etant donné un modèle microtemporel ou spatial valide, ce modèle ne détermine pas de manière unique le passage à un modèle macro sans l'intermédiaire de règles de passage. Ceci semble le cas idéal, car certains auteurs prétendent que même en connaissant ces règles, l'inférence est difficile (Mayr 1982). Pour chaque strate spatio-temporelle nous avons tenté de développer ou d'appliquer certains outils, en suivant les concepts théoriques énoncés dans l'introduction, afin de mieux comprendre la dynamique des relations dynamique des stocks-environnement.

Il reste à faire un gros effort théorique et méthodologique pour pouvoir comprendre la dynamique des systèmes complexes et leur adaptabilité. On peut espérer que l'exubérance du vivant ne sera plus seulement appréhendé au moyen de modèles issus de la physique et caractéristique de ce qui est appelé l'"inanimé", mais à l'aide de modèles élaborés dans le souci de bâtir un formalisme qui soit adapté au vivant. Il est fort possible que les prochaines années verront fleurir nombre de nouveaux bouleversements théoriques et une multitude de techniques d'étude intégrant des perspectives et des questions nouvelles qui vont renouveler nos perceptions écologiques.

Breiman et Friedman (1985) soulignaient que les solutions suboptimales (dans le cas des transformations optimales dans les régressions multiples) sont à la fois une bonne et une mauvaise chose. Une mauvaise parce qu'elles introduisent une instabilité dans les estimations. Une bonne parce que celui qui analyse les données a le choix entre plusieurs solutions souvent proches statistiquement mais pas biologiquement. Les solutions adoptées par un système complexe aux problèmes de la vie ne sont jamais uniques et souvent suboptimales, les modélisateurs s'intéressent souvent plus à la nature des modèles et portent beaucoup moins d'attention à ce que la nature nous révèle. Les remarques de Breiman et Friedman nous paraissent à ce titre exemplaires et font part d'une profonde remise en cause de leur propre outil de travail.

Bibliographie de la conclusion

Bachelard, S. 1979. Quelques aspects historiques des notions de modèles et de justifications des modèles. In P. Delattre et M. Thellier (eds.). *Elaboration et justification des modèles. Applications en biologie. Recherches Interdisciplinaires, tome 1.* Maloine, Paris:9-19.

Blondel, J. 1986. *Biogéographie évolutive.* Masson, Paris, collection d'écologie, 20. 221p.

Breiman, L. et J.H. Friedman, 1985. Rejoinder. *Amer. Stat. Assoc. Vol. 80, 391: 614-619.*

Danchin, A. 1979. Placage et modèles totalitaires. In P. Delattre et M. Thellier (eds.). *Elaboration et justification des modèles. Applications en biologie. Recherches Interdisciplinaires, tome 1.* Maloine, Paris: 38-56.

Legay, J.M. et D. Debouzie, 1985. *Introduction à une biologie des populations.* Masson, Paris. 149p.

Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance.* Belknap Press of Harvard University Press. 974p.

Meyer J.A. 1982. Les modèles de simulation de la dynamique du plancton: nature, utilisation et limites. In R. Pourriot, J. Capblancq, P. Champ et J.A. Meyer (eds.). *Ecologie du plancton des eaux continentales.* Masson, Paris. Collection d'écologie N° 16: 147-193.

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

Stearns, S.C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 145-171.