

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP

ECOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA VIE, DE LA SANTE ET DE L'ENVIRONNEMENT

FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES

ANNEE : 2019

N° D'ORDRE : 201910



THESE DE DOCTORAT

Spécialité : Sciences Halieutiques et Aquacoles

Présentée par :

M. Bocar Sabaly BALDE

Dynamique des petits poissons pélagiques (*Sardinella aurita* et *Ethmalosa fimbriata*) au Sénégal dans un contexte de changement climatique : diagnostic et synthèse bioécologiques

Soutenue le 26 Avril 2019 devant le jury composé de :

<u>Président</u> :	Omar Thiom THIAW	Professeur titulaire de classe exceptionnelle, FST/UCAD
<u>Rapporteur</u> :	Werner EKAU	HDR, Chargé de Recherche, ZMT
	Modou THIAW	Maître de Recherche, ISRA/CRODT
	Youssouph DIATTA	Maître de Recherche, UCAD/IFAN
<u>Examineur</u> :	Massal FALL	Chargé de Recherche, USSEIN
<u>Directeur de thèse</u> :	Malick DIOUF	Professeur titulaire, FST/UCAD
<u>Co-Directeur de thèse</u> :	Patrice BREHMER	HDR, Chargé de Recherche, IRD/Oceans/LEMAR

UNIVERSITE CHEIKH ANTA DIOP
DOCTORAL SCHOOL LIFE SCIENCE, HEALTH AND ENVIRONMENT
FACULTY OF SCIENCE AND TECHNOLOGY

Year: 2019

ORDER NUMBER: 201910



DOCTORAL THESIS

Specialty: Fisheries and Aquaculture Sciences

Presented by:

M. Bocar Sabaly BALDE

Dynamics of small pelagic fish (*Sardinella aurita* and *Ethmalosa fimbriata*) in Senegal in a context of climate change: Bioecological diagnosis and synthesis

Defended on April 26, 2019 before the jury:

<u>President:</u>	Omar Thiom THIAW	Full Professor, FST/UCAD
<u>Rapporteur:</u>	Werner EKAU	HDR, Researcher, ZMT
	Youssouph DIATTA	Senior Lecturer, IFAN/UCAD
	Modou THIAW	Senior Lecturer, ISRA/CRODT
<u>Examiner:</u>	Massal FALL	Senior Research Fellow, USSEIN
<u>Thesis director:</u>	Malick DIOUF	Adjunct Professor, FST/UCAD
<u>Co-Director of Thesis:</u>	Patrice BREHMER	HDR, Researcher, IRD/Oceans/LEMAR

REMERCIEMENTS

Au terme de ces trois années, j'aimerais remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à ce travail et sans qui, il ne serait pas ce qu'il est.

Mes remerciements vont naturellement au Professeur de classe exceptionnelle Omar Thiom THIAW, qui malgré ces occupations n'a ménagé aucun effort et accepté de juger ce travail. Des nombreuses publications qu'il a faites ou aux auxquelles il a collaborées, je garde de lui l'image d'un scientifique pétri de savoir, passionné de sa discipline, disponible et d'une très grande ouverture d'esprit. C'est donc un très grand honneur pour moi de le compter dans mon jury de thèse. Merci infiniment, Professeur !

Je tiens à remercier chaleureusement Pr Malick DIOUF avec qui, j'ai eu le grand plaisir de travailler pendant plusieurs années. J'ai toujours tiré de votre sourire force et confiance. Veuillez recevoir alors mes remerciements les plus sincères. A travers lui, je remercie tout le personnel de l'IUPA pour ces longues années passées à leur côté, qui ont été fructueux dans tous les sens du terme.

Je souhaite également adresser à mon co-directeur de thèse, Dr Patrice BREHMER, un très grand merci pour la confiance et la liberté qu'il m'a accordée durant ces trois années de thèse. Tout en me guidant avec intelligence, rigueur et franc-parler. Il a su accepter avec philosophie et humour mes erreurs, mon ignorance et a su me prêter une oreille attentive même dans des situations hors du cadre de la thèse. Et, à travers lui, je remercie tout le personnel de l'IRD.

Je souhaite également remercier Dr Youssouf DIATTA, pour ces conseils, suggestions et encouragements. Merci de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'examiner ce travail.

Mes remerciements vont particulièrement au Dr Massal FALL, pour m'avoir accepté en tant que doctorant au sein du CRODT. Dr Massal FALL, généreux de cœur et d'esprit, a toujours accompli de la manière la plus efficace possible son rôle d'encadreur. Son expertise en pêche artisanale sénégalaise m'a été d'une grande aide. Merci pour les conseils, la confiance, le suivi, le soutien, et pour la liberté scientifique que vous m'avez toujours accordée, que ce soit dans les directions scientifiques à prendre ou pour la rédaction de ce manuscrit.

Je souhaite adresser mes remerciements à Dr Modou THIAW, qui m'a reçue plusieurs fois malgré un emploi du temps chargé pour des discussions très enrichissantes et enthousiastes. Sa riche et longue expérience des pêcheries sénégalaises et sur la dynamique des populations en font assurément un membre de jury idéal. Merci pour votre collaboration dans ce modeste travail.

Merci à Dr Werner EKAU de m'avoir accueilli au sein du ZMT (Bremen Allemagne), de m'avoir aidé et conseillé dans l'orientation de mes travaux A travers lui, je remercie tout le personnel du ZMT. VIELEN DANKE !

Au Dr Fambaye Ngom SOW et Dr Saliou FAYE, sachez que vous avez toute ma gratitude et ma reconnaissance. Et à travers eux, je remercie ma famille professionnelle du CRODT.

Je n'oublierai pas aussi mon grand de l'UGB, Dr Justin KANTOUSSAN. Vraiment, aucuns modèles ne pourraient quantifier et qualifier l'impact qu'il a eu dans ce modeste travail. Merci des conseils et j'espère continuer à en bénéficier encore longtemps.

Je remercie également tous mes collègues du CRODT/ISRA pour ce long compagnonnage.

Mes sincères remerciements à mon frère jumeau Mamadou Lamine Cissé, Pas besoin de long speech, on se dit tout par le regard. A travers lui, j'adresse mes respects à tous mes frères de l'UASZ, les Bombacaceae.

DEDICACES

A mes frères et sœur, mes parents qui m'ont toujours soutenu et surtout à ma mère Yaba qui a toujours cru en moi et fait de moi l'homme que je suis aujourd'hui.

Et par la présente, je lance le défi à ma petite princesse (dont le sourire crée à chaque fois un Tsunami de bonheurs dans mon pauvre cœur) de faire mieux que son père et INCHAALLAH, ce sera le cas.

Ce modeste travail est dédié à la mémoire de mon ami et frère ISMAILA DIOUF.

Reposes en paix ISMAILA DIOUF.

Que la terre de Touba te soit légère (Fatiha + 11 Al-Ikhlâs + Al-Qadr)

LISTE DES ACRONYMES ET ABREVIATIONS

ABF : fécondité absolue par lots
AMP: Aires Marines Protégées
ANE : Acteurs Non Etatiques
APV: Analyse Population Virtuelle
ANOVA : Analysis Of Variance (Analyse de la Variance)
AVHRR: Advanced Very High Resolution Radiometer (Radiomètre très haute résolution avancé)
AWA: Ecosystem Approach to the management of fisheries and the marine environment in West African waters (Project IRD, BMBF, CSRP)
CCLME : Canary Current Large Marine Ecosystem (Grand écosystème marin du courant des Canaries)
Chl-a : Chlorophylle a
COPACE : Comité Des Pêches Pour L'atlantique Centre-Est
CPUE : Capture par unité d'effort
CRODT : Centres de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye
CSRP : Commission Sous Régionale des Pêches
DPM : Direction des Pêches Maritimes
E : taux d'Exploitation
EBUS: Eastern Boundary Upwelling System
F: Mortalité par pêche
FAO: Food and Agricultural Organization of the United Nations
IFAN: Institut Fondamentale d'Afrique Noire
IRD: Institut de Recherche pour le Développement
ISRA : Institut Sénégalais de Recherches Agricoles
IUC : Indice d'Upwelling Côtier
IUPA : Institut Universitaire de Pêche et d'Aquaculture
Kn : facteur de condition
L₅₀: représente la taille à laquelle 50% des individus dans une population donnée atteignent la maturité sexuelle
LEMAR : Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin
LF : Longueur à la Fourche
LT : Longueur Totale
M : Mortalité naturelle
MAVA : Fondation pour la Nature
N: Nombre d'individu
NASA : National Aeronautics and Space Administration (Administration nationale de l'aéronautique et de l'espace)
NOAA : National Oceanic and Atmospheric Administration (Agence américaine d'observation océanique et atmosphérique)
NR: non rapporté
N/O : navire océanographique
OSP : Organisation Socioprofessionnelle
PA : Plan d'Aménagement
PIB : Produit Intérieur Brut
PREFACE : Enhancing PREdiction oF tropical Atlantic ClimatE and its impacts (Projet commission européenne DG Env FP7)
PUE : Prise par Unité d'Effort
SR : Sex-Ratio
SST : Sea Surface Temperature (température de surface de la mer)
ST : Senne Tournante
UE : Union Européenne
UCAD : Université Cheikh Anta Diop
UASZ : Université Assane Seck de Ziguinchor
UGB : Université Gastion Berger
USSEIN : Université du Sine Saloum El-Hâdj Ibrahima NIASS
VB : von Bertalanffy
Z : Mortalité totale
ZEE : Zone Economique Exclusive
ZIP : Zone Interdite de Pêche
ZPP : Zone de Pêche Protégée
ZMT: Leibniz Centre for Tropical Marine Research

TABLE DES MATIERES

REMERCIEMENTS.....	III
DEDICACES.....	IV
LISTE DES ACRONYMES ET ABREVIATIONS.....	V
TABLE DES MATIERES.....	VI
LISTE DES FIGURES.....	XI
LISTE DES TABLEAUX.....	XIV
RESUME.....	XV
ABSTRACT.....	XVI
INTRODUCTION GENERALE.....	1
PARTIE I :.....	5
Environnement, biologie, écologie et exploitation de <i>Sardinella aurita</i> et de <i>Ethmalosa fimbriata</i> au Sénégal.....	5
1. Le plateau continental sénégalais.....	6
1.1. Grande côte, la partie septentrionale du littoral.....	6
1.2. Petite côte, zone de nurseries des petits poissons pélagiques.....	6
1.3. Casamance ou partie méridionale.....	8
2. Biologie, écologie et exploitation de <i>Sardinella aurita</i> au Sénégal.....	9
2.1. Biologie.....	9
2.2. Distribution géographique.....	10
2.3. Exploitation halieutique.....	13
3. Biologie, écologie et exploitation de <i>Ethmalosa fimbriata</i> au Sénégal.....	16
3.1. Biologie.....	16
3.2. Distribution géographique.....	18
3.3. Exploitation halieutique.....	20
4. Autres espèces de petits poissons pélagiques exploitées au Sénégal.....	21
4.1. La Sardinelle plate (<i>Sardinella maderensis</i>) de la famille des clupéidés.....	21
4.1.1. Biologie.....	21
4.1.2. Distribution géographique.....	22
4.1.3. Exploitation halieutique.....	23
4.2. Le Chinchard (<i>Trachurus trecae</i>) de la famille des Carangidés.....	24
4.2.1. Biologie.....	24
4.2.2. Distribution géographique.....	25
4.2.3. Exploitation halieutique.....	25
4.3. Le Maqureau (<i>Scomber colias</i>) de la famille des Scombridés.....	26

4.3.1.	Biologie.....	26
1.1.1.	Distribution géographique.....	27
1.1.2.	Exploitation halieutique.....	27
4.4.	Le Mulet (<i>Mugil spp.</i>) de la famille des mugilidés.....	28
4.4.1.	Biologie.....	28
4.4.2.	Distribution géographique.....	30
4.4.3.	Exploitation halieutique.....	30
4.5.	Le Tassergal (<i>Pomatomus saltator</i>) de la famille des Pomatomidés.....	30
4.5.1.	Biologie.....	30
4.5.2.	Distribution géographique.....	31
4.5.3.	Exploitation halieutique.....	31
5.	Mesures de gestion des pêcheries de petits poissons pélagiques au Sénégal.....	32
6.	Conclusion.....	34
6.1.	Conditions hydrographiques des eaux maritimes.....	34
6.2.	Bio-écologie et exploitation de <i>Sardinella aurita</i>	35
6.3.	<i>Ethmalosa fimbriata</i> , une espèce peu connue mais fortement exploitée.....	36
6.4.	Nécessité de prendre des mesures de gestion.....	36
PARTIE II :		38
Evaluation de l'impact de la pêche sur la dynamique des populations de <i>Sardinella aurita</i> et de <i>Ethmalosa fimbriata</i>		38
Introduction.....		39
1.	Bases de données utilisées.....	39
1.2.	Origine des données de <i>Sardinella aurita</i>	39
1.2.1.	Données biologiques.....	39
1.2.2.	Données de captures.....	40
1.2.	Origine des données de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	40
1.2.1.	Données biologiques.....	40
1.2.2.	Données de captures.....	40
2.	Principes de base de l'approche structurelle.....	40
2.1.	Estimation des paramètres de croissance et de la mortalité naturelle.....	40
2.2.	Modèle de simulation.....	42
2.3.	Analyse des cohortes (« VPA » en anglais).....	43
2.4.	Analyse statistique.....	44
3.	Résultats.....	45
3.1.	Dynamique de <i>Sardinella aurita</i>	45
3.1.1.	Variation du recrutement et des captures de <i>Sardinella aurita</i>	45

3.1.2.	Variation de la biomasse de <i>Sardinella aurita</i>	45
3.1.3.	Variation de la mortalité par pêche de <i>Sardinella aurita</i>	46
3.1.4.	Exploitation annuelle de <i>Sardinella aurita</i>	48
3.2.	Dynamique de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	49
3.2.1.	Variation du recrutement et des captures de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	49
3.2.2.	Variation de la biomasse de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	50
3.2.3.	Variation de la mortalité par pêche de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	51
3.2.4.	Exploitation annuelle de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	53
4.	Discussion et conclusion.....	54
4.1.	Modélisation de la cohorte et mortalité par pêche	54
4.2.	Diagnostic des pêcheries de <i>Sardinella aurita</i> et <i>Ethmalosa fimbriata</i>	55
Partie III :	59
Impact des changements environnementaux sur des paramètres biologiques clefs de <i>Sardinella aurita</i> et <i>Ethmalosa fimbriata</i>		59
Introduction		60
1.	Base de données utilisées	60
1.1.	Sources et natures des données de <i>Sardinella aurita</i>	60
1.1.1.	Données biologiques de <i>Sardinella aurita</i>	60
1.1.2.	Données de captures de <i>Sardinella aurita</i>	62
1.2.	Sources et natures des données pour <i>Ethmalosa fimbriata</i> au Sénégal	63
1.2.1.	Données biologiques pour <i>Ethmalosa fimbriata</i>	63
1.2.2.	Données de captures pour <i>Ethmalosa fimbriata</i>	63
1.3.	Données environnementales	63
2.	Méthodologies utilisées.....	64
2.1.	Estimation de paramètres biologiques clefs de <i>Sardinella aurita</i>	64
2.2.	Estimation de la fécondité potentielle de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	66
2.3.	Modèles intégrant les effets de l'environnement marin	67
3.	Résultats.....	69
3.1.	Variabilité des paramètres biologiques de <i>Sardinella aurita</i> sous l'effet de l'environnement.....	69
3.1.1.	Spectre de taille et relation taille-poids.....	69
3.1.2.	Variabilité temporelle du facteur de condition de <i>Sardinella aurita</i> et des paramètres environnementaux	71
3.1.3.	Paramètres de croissance de <i>Sardinella aurita</i>	73
3.1.4.	Maturité sexuelle de <i>Sardinella aurita</i>	76
3.2.	Variabilité des paramètres biologiques de <i>Ethmalosa fimbriata</i> dans un environnement d'Upwelling	79

3.2.1.	Paramètres environnementaux.....	79
3.2.2.	Paramètres de croissance et relation taille-poids de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	80
3.2.3.	Maturité sexuelle de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	80
3.2.4.	Relation taille-fécondité de la population de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	81
3.2.5.	Variabilité saisonnière et annuelle de la fécondité de la population de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	
3.2.6.	Effets des paramètres environnementaux sur la fécondité de la population de <i>Ethmalosa fimbriata</i>	82
4.	Discussion et conclusion.....	84
4.1.	Stratégie de croissance de <i>Sardinella aurita</i>	84
4.2.	Stratégie de reproduction de <i>Sardinella aurita</i>	85
4.3.	Relation taille-fécondité <i>Ethmalosa fimbriata</i>	89
4.4.	Relation environnement-fécondité chez <i>Ethmalosa fimbriata</i>	89
CONCLUSION GENERALE		94
1.	Rappels du contexte et des objectifs de la thèse	95
2.	Principaux résultats obtenus	95
3.	Aménagement et gestion des pêcheries de <i>Sardinella aurita</i> et <i>Ethmalosa fimbriata</i>	97
4.	Limites de l'étude.....	100
5.	Perspectives	102
RÉFÉRENCES.....		103
ANNEXES.....		124
Annexe 1 : Résultats supplémentaires sur la biologie de <i>Sardinella aurita</i>		125
Comparaison de plusieurs courbes de croissance de <i>Sardinella aurita</i>		125
Distribution de fréquences de taille de <i>Sardinella aurita</i>		126
Relations taille-poids de <i>Sardinella aurita</i>		128
Tailles de première maturité sexuelle pour <i>Sardinella aurita</i>		129
Poids moyens annuels de <i>Sardinella aurita</i>		130
Annexe 2 : Contributions scientifiques sous forme d'articles publié et / soumis.....		131
Annexe 3 : Liste des Publications et communications de l'auteur.....		151
Articles scientifiques et rapports		151
Présentations réalisées en conférences internationales		152
Présentations Orales en conférences internationales		152
Posters présentés en conférences internationales.....		152
Annexe 4 : Certificats de participation aux conférences internationales		153
Annexe 5 : Participation aux Conférences/ Séminaires / Ateliers		157

Annexe 6 : autres réalisations au cours de la thèse : Voyages d'études, campagne en mer etc.	158
Voyages d'études.....	158
Campagne Scientifique à la mer.....	158
Enseignement	158
Co-encadrement Mémoire Master	158
Enquêtes de terrain	158

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Carte de la zone d'étude avec la localisation des sites d'échantillonnage correspondant aux principaux ports de débarquement le long de la côte sénégalaise. La Grande côte comprend Saint-Louis, Kayar et Yoff ; la Petite côte comprend Hann, Mbour et Joal et la Casamance (Kafountine). Source Balde <i>et al.</i> (2018).....	8
Figure 2: <i>Sardinella aurita</i> ou sardinelle ronde nom vernaculaire Yabóy mërèg en wolof, de la famille des clupéidés, largement consommée par la population sénégalaise (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).....	10
Figure 3: Distribution géographique de <i>Sardinella aurita</i> . Les couleurs de l'aire de répartition indiquent le degré d'adaptation de l'habitat qui peut être interprété comme des probabilités d'occurrence. (https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular , consulté le 31/05/2018).....	11
Figure 4: Schéma migratoire de <i>Sardinella aurita</i> en Afrique de l'Ouest, reflétant les caractéristiques et la saisonnalité hydrographique régionale i.e. la saisonnalité de l'upwelling avec une alternance annuelle d'eau chaude (en période d'hivernage) et froide (saison d'upwelling) (Boëly <i>et al.</i> 1982a adaptée par Zeeberg <i>et al.</i> 2008).	12
Figure 5: Captures annuelles (en tonnes) de <i>Sardinella aurita</i> par la pêche artisanale réparties par principaux sites de débarquement (voir Figure 1) au Sénégal de 1975 à 2011 (Source CRODT adaptée par Thiaw <i>et al.</i> 2017).	14
Figure 6: Total des captures (en tonnes) de la sardinelle ronde (<i>Sardinella aurita</i> , bande noire) et le nombre de sorties de pêche (ligne avec points) de 1981 à 2011 (Source CRODT adaptée par Thiaw <i>et al.</i> 2017).....	14
Figure 7: Variation du nombre de sorties de pêche utilisant les sennes coulissantes (courbe avec croix) et les filets maillants encerclant (courbe avec points) entre 1981 et 2010 au Sénégal sur les principaux sites de débarquements (Source CRODT adaptée par Thiaw <i>et al.</i> 2017).	15
Figure 8: Photographie de <i>Ethmalosa fimbriata</i> (Bowdich, 1825), nom vernaculaire Cobo en wolof, de la famille des clupéidés, largement consommée au Sud du Sénégal (Petite côte et Casamance) (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).	17
Figure 9: Localisation de <i>Ethmalosa fimbriata</i> à travers le monde. Les couleurs de l'aire de répartition indiquent le degré d'adaptation de l'habitat qui peut être interprété comme des probabilités d'occurrence. (https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular , consulté le 31/05/2018).....	19
Figure 10: Total des captures (en tonnes) de <i>Ethmalosa fimbriata</i> (en noir) et nombre de sorties de pêche (ligne avec cercle) entre 1981 et 2011 (Source CRODT adaptée par Baldé <i>et al.</i> 2018).	20
Figure 11: Débarquement annuel de <i>Ethmalosa fimbriata</i> le long de la côte sud du Sénégal (2004 à 2013). Senneurs (gris), filets maillants encerclant (beige), autres engins (ligne noire), y compris filets maillants de surface, ligne palangre glacière, filets maillants de fond, ligne simple non motorisé, filets maillants dérivants, sennes de plage et trémails (Source CRODT adaptée par Baldé <i>et al.</i> 2018).	21
Figure 12: Photographie de <i>Sardinella maderensis</i> , nom vernaculaire Yaboy tass en wolof, de la famille des clupéidés, largement consommée par la population sénégalaise (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).....	22
Figure 13: Localisation de <i>Sardinella maderensis</i> à travers le monde. Les couleurs de l'aire de répartition indiquent le degré d'adaptation de l'habitat qui peut être interprété comme des probabilités d'occurrence. (https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular , consulté le 31/05/2018).	23

Figure 14: Total des captures (en tonnes) de plates (<i>Sardinella maderensis</i> , en noir) et nombre de sorties de pêche (ligne avec point) entre 1981 et 2011 (Source CRODT adaptée par Thiaw <i>et al.</i> 2017).	24
Figure 15: <i>Trachurus trecae</i> nom vernaculaire Dyay en wolof (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).	25
Figure 16: <i>Scomber colias</i> , nom vernaculaire Ouo en wolof (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).	26
Figure 17: <i>Scomber japonicus</i> nom vernaculaire Wayang en Wolof (http://www.fishbase.org , consulté le 01/06/2018)	27
Figure 18: <i>Mugil cephalus</i> , nom vernaculaire Guiss en wolof (http://www.fishbase.org , consulté le 01/06/2018)	29
Figure 19: <i>Mugil capurrii</i> , nom vernaculaire Deem en wolof (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).	29
Figure 20: <i>Mugil bananensis</i> , nom vernaculaire baniakh en wolof (https://www.fishbase.org , consulté le 01/06/2018)	30
Figure 21: <i>Pomatomus saltator</i> , nom vernaculaire Ngott en wolof (https://www.fishbase.org , consulté le 01/06/2018)	31
Figure 22: Tendances linéaires du recrutement trimestriel (ligne pointillée) et des captures (trait plein) de <i>Sardinella aurita</i> de 1996 à 2013 le long de la côte du Sénégal.	45
Figure 23: Variations de la biomasse de <i>Sardinella aurita</i> de 1996 à 2013 le long de la côte du Sénégal sur la base d'une analyse des cohortes (VPA) réalisée avec la base de données du CRODT (la ligne continue représente la tendance linéaire).	46
Figure 24: Mortalité par pêche de <i>Sardinella aurita</i> , par âge (en mois), sur quatre saisons (janvier-mars (ligne continue), avril-juin (ligne pointillée avec carré), juillet-septembre (ligne pointillée) et octobre-décembre (ligne pointillée avec X)). Données moyennes sur une période de 17 ans (1996 à 2013) pour les poissons capturés le long de la côte du Sénégal.	47
Figure 25: Mortalité moyenne par pêche mensuelle de <i>Sardinella aurita</i> (1996 à 2013) le long de la côte du Sénégal, basée sur des estimations obtenues avec un modèle d'analyse de population virtuelle.	47
Figure 26: Développement de la biomasse inexploitée (ligne pointillée) et de la biomasse exploitée (trait plein) de <i>Sardinella aurita</i> . t_{opt} = âge au sommet de la biomasse de la cohorte inexploitée.	48
Figure 27: Isoplèthes du (a) rendement et (b) biomasse par recrue pour <i>Sardinella aurita</i> (2014-2015). Mortalité par pêche (F), âge à l'entrée dans la pêcherie le long de la côte du Sénégal (n = 32 346).	49
Figure 28: Tendances linéaires du recrutement trimestriel (ligne pointillée) et des captures (trait plein) de <i>Ethmalosa fimbriata</i> capturé de 1996 à 2013 le long de la côte sud du Sénégal.	50
Figure 29: Variations de la biomasse de <i>Ethmalosa fimbriata</i> de 1996 à 2013 le long de la côte sud du Sénégal la ligne continue représente la tendance linéaire).	51
Figure 30: Mortalité par pêche de <i>Ethmalosa fimbriata</i> (analyse de cohorte), selon l'âge (en mois), sur quatre saisons [janvier-mars (ligne continue), avril-juin (ligne pointillée avec carré), juillet-septembre (ligne pointillée) et octobre-décembre (ligne pointillée avec X)]. Données moyennes sur une période de 17 ans (1996 à 2013) pour les poissons capturés au large de la côte sud du Sénégal.	52
Figure 31: Mortalité par pêche moyenne mensuelle de <i>Ethmalosa fimbriata</i> (1996 à 2013) le long de la côte sud du Sénégal, basée sur des estimations obtenues avec un modèle d'analyse des cohortes.	52

Figure 32: Développement de la biomasse inexploitée (ligne pointillée) et de la biomasse exploitée (trait plein) de <i>Ethmalosa fimbriata</i> t_{opt} = âge au sommet de la biomasse de la cohorte inexploitée.	53
Figure 33: : Isoplèthes du (a) rendement et (b) biomasse par recrue pour <i>Ethmalosa fimbriata</i> (2014-2015). Mortalité par pêche (F), âge à l'entrée dans la pêcherie le long de la côte sud du Sénégal (n = 28 500).	54
Figure 34: Distribution des fréquences de tailles pour <i>Sardinella aurita</i> capturée au large de la côte sénégalaise de juillet 2013 à juin 2014. Trois modes existent dans les données de fréquence : un pour le stock de poissons situé au large de la côte nord (noir) (32 cm, n = 10 109) et deux pour ceux au large de la côte sud (gris) (13 et 24 cm, n = 22 237).	70
Figure 35: Relations taille-poids pour <i>Sardinella aurita</i> capturé au large des côtes du Sénégal (données : 1995 à 2011, n = 4397). La ligne noire est la courbe de régression exponentielle ajustée à toutes les mesures.	70
Figure 36: Facteur de condition (Kn) chez <i>Sardinella aurita</i> (ligne noire), normalisées aux composantes environnementales saisonnières dans les eaux côtières du Sénégal (1995 à 2011): température de la surface de la mer à la côte (SST, ligne pointillée) (Modis AVHRR) et Indice d'Upwelling Côtier (CUI, ligne grise). (a) Données mensuelles et (b) moyennes annuelles.	72
Figure 37: Facteur de condition (Kn) de <i>Sardinella aurita</i> en fonction de l'indice d'upwelling côtier (CUI) entre 1995 et 2011.	72
Figure 38: Parcelle auximétrique (double logarithme des paramètres K et L_{∞}) pour les populations de <i>Sardinella aurita</i> pour quatre zones côtières. Les données de cette étude au Sénégal (carré) et celle de la littérature en Atlantique Centre-Est (cercles), mer Méditerranée (triangles) et Atlantique Centre-Ouest (signes +). Abréviations : L_{∞} = longueur asymptotique, en cm et K = coefficient de croissance par année.	74
Figure 39: Stades mensuels de maturité sexuelle (<i>sensu</i> Fontana (1969)) pour <i>Sardinella aurita</i> au large du Sénégal (1995 à 2011). (a) femelles (n = 2 131) et (b) mâle (n = 2 266).	77
Figure 40: Indice gonado-somatique (IGS) de <i>Sardinella aurita</i> dans les eaux côtières du Sénégal (1995 à 2011). (a) femelle (n = 2 131) et (b) mâle (n = 2 266). Les moyennes sont représentées par la ligne horizontale à l'intérieur des boîtes à moustaches. Les erreurs standard sont représentées par des cercles.	78
Figure 41: Composantes saisonnières normalisées des changements environnementaux le long de la Petite côte du Sénégal de 2004 à 2012 : (a) données mensuelles et (b) annuelles. Température de surface de la mer à la côte (SST : trait plein avec diamant), Chlorophylle-a (Chl-a: ligne pointillée avec cercles), et Indice de l'upwelling côtier (CUI: ligne pointillée avec astérisque).	80
Figure 42: Fécondité de population estimée de <i>Ethmalosa fimbriata</i> en fonction de la longueur de la femelle pour la période d'étude 2004-2012. Les courbes sont des fonctions polynomiales de second ordre.	81
Figure 43: Variation de la fécondité de la population de <i>Ethmalosa fimbriata</i> (2004-2012): (a) données mensuelles et (b) données annuelles.	82
Figure 44 : Fécondité de la population (PF) de <i>Ethmalosa fimbriata</i> de 2004 à 2012 en fonction des conditions environnementales (a) Température de surface de la mer (SST) et (b) Indice d'Upwelling Côtier (CUI). Les lignes pleines (en bleu) représentent les estimations les mieux adaptées ; les régions grisées représentent les intervalles de confiance.	83

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Evolution de la réglementation sur les mailles (en mm) des engins de pêche de 1976 à 2015 (Ndao et Bonnin 2016).....	32
Tableau 2: Brève description des stades de maturité sexuelle de <i>Sardinella aurita</i> utilisés dans cette étude selon Fontana (1969).....	62
Tableau 3: Paramètres de croissance et mortalité naturelle de <i>Sardinella aurita</i> estimés au Sénégal (étude actuelle et revue historique) et de l'Atlantique Centre-Est et Ouest ainsi que de la Méditerranée. Les paramètres de croissance ont été estimés selon trois méthodes différentes, à savoir, échelle, otolithes ou fréquences de taille comme dans la présente étude (taille exprimée en cm). LT : longueur totale, LF: longueur de la fourche, L_{∞} : valeur L_t lorsque le taux de croissance est nul; K: coefficient de croissance, t_0 : le temps "t" lorsque la longueur du poisson est zéro, ϕ' : indice de performance de croissance, M: mortalité naturelle, t_{max} : la longévité de l'espèce. NR : non rapporté.....	75
Tableau 4: Proportion de <i>Sardinella aurita</i> mâle et femelle aux différents stades de maturité sexuelle (voir tableau 2) au Sénégal (données : 1995 à 2011). χ^2 : test du Chi-carré; +: < 0,05. .	76
Tableau 5: Paramètres de reproduction dans l'Atlantique Centre-Ouest (Brésil et Venezuela), en Méditerranée (Grèce, Croatie et Tunisie) et dans l'Atlantique Centre-Est (Sénégal et Mauritanie) pour <i>Sardinella aurita</i> . LT : Longueur totale (cm); LF: Longueur de la fourche (cm); N: Nombre d'individu; SR (%): Sex-Ratio; L_{50} (cm) représente la taille à laquelle 50% des individus dans une population donnée atteignent la maturité; «a» et «b»: coefficient allométrique; (*) Période de reproduction NR: non rapporté.....	87

RESUME

Le succès du recrutement de populations de petits poissons pélagiques dans les zones d'upwelling est sous l'influence de variations de leurs fécondités et à des fluctuations spatiales et temporelles des conditions environnementales comme la température de la mer et la disponibilité de proies. En Afrique de l'ouest et au Sénégal en particulier, l'absence de réponses spécifiques adaptative face aux changements climatiques, aura un effet majeur sur la sécurité alimentaire. C'est parti de ce constat que la présente thèse s'est fixé pour objectif d'évaluer l'exploitation des petits pélagiques au Sénégal dans un contexte environnemental variable sur base saisonnière et annuelle. Les résultats obtenus montrent que la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) et l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*) sont en état de surexploitations. On reporte une réduction des performances de croissances pour la sardinelle ronde et l'ethmalose, ainsi que une diminution de la taille maximale en un peu plus de 60 ans (entre 1950 et 2013) de 20 % et 18 % respectivement pour la sardinelle ronde et l'ethmalose. En outre, la variabilité saisonnière du recrutement et de la biomasse de ces deux espèces montre respectivement pour la sardinelle ronde et l'ethmalose des tendances à la hausse et à la baisse des débarquements entre 1996 et 2013. La sardinelle ronde étant une espèce partagée à plusieurs pays de la sous-région, une gestion intergouvernementale reste la meilleure option pour la durabilité de son exploitation. En revanche, pour l'ethmalose, plus sédentaire et répartie en plusieurs stocks et méta population dans la sous-région, les indicateurs usuels, comme la biomasse par recrue et le rendement par recrue, demeurent pertinents en matière d'aide à leur gestion nationale. Nos travaux soulignent l'importance de l'impact de la variabilité de l'environnementale sur les performances de croissance et de reproduction des petits pélagiques dans les systèmes d'upwelling de bord est. La plasticité phénotypique de la sardinelle ronde et de l'ethmalose leur permet de s'adapter à leur environnement en synchronisant leur reproduction à des épisodes d'upwelling combinée à une température de surface de l'eau de mer relativement élevée. Les changements climatiques ont potentiellement un effet majeur sur la répartition et l'abondance des petits pélagiques en raison de leurs influences sur le recrutement. En conséquence, les espèces de petits pélagiques vivant dans les régions d'upwelling semblent avoir développé des mécanismes pour faire face à la variabilité environnementale, tels que les tactiques opportunistes de reproduction, l'amélioration de leur performance de croissance ou l'augmentation de leur production d'œufs en suivant les attributs plus prévisibles du système que sont les cycles saisonniers. Pour une meilleure compréhension des processus en cours dans le système d'upwelling du Sénégal-mauritanien nous plaidons pour une collaboration scientifique sous régionale accrue, qui peine à se mettre concrètement en place, et une réflexion sur des concepts d'agro-écologie à appliquer aux pêcheries ouest africaines.

Mots clés : Dynamique des populations, aménagement des pêcheries, Sardinelles, Ethmalose, Modèle additif généralisé, Pêcherie, Recrutement, Upwelling, Sénégal.

ABSTRACT

Successful recruitment of small pelagic fish populations into upwelling areas is subject to variations in fecundity and spatial and temporal fluctuations in environmental conditions such as temperature and food availability. In West Africa and Senegal in particular, the lack of adaptive responses to climate change can impact food security. Based on this observation, this work aims to evaluate the exploitation of small pelagic in Senegal in a variable environmental context and at a seasonal and annual basis. The results show that round sardinella (*Sardinella aurita*) and bonga shad (*Ethmalosa fimbriata*) are biologically overexploited. We postpone a decrease in growth performance for round sardinella and bonga shad, as well as a decrease in their maximum size over 60 years (between 1950 and 2013) of 20% and 18% for round sardinella and bonga shad, respectively. In addition, the seasonal variability in recruitment and biomass of round sardinella and bonga shad show upward and downward trends in landings between 1996 and 2013, respectively. In one hand, as round sardinella is a shared stock by several countries in the sub-region, intergovernmental management remains the best option for the sustainability of its exploitation. On the other hand, for bonga shad, which is more sedentary and distributed among several stocks and meta-population in the sub-regions, the usual indicators, such as biomass per recruit and yield per recruit, remain relevant in terms of support for their national management. This work highlights the importance of the impact of environmental variability on the growth and reproduction performance of small pelagic in an east border upwelling system. The phenotypic plasticity of round sardinella and bonga shad allows them efficient adaptation to their environment by synchronizing their reproduction during upwelling event combined at a relatively high sea surface temperature. Climate changes potentially have a major effect on the distribution and abundance of small pelagic fish because of their influence on their recruitment. As a result, small pelagic species living in upwelling regions appear to have developed mechanisms to cope with environmental variability, such as opportunistic breeding tactics, improving their growth performance or increasing their egg production by following the more predictable system attributes of seasonal cycles. For a better understanding of the processes underway in Senegalo-Mauritanian upwelling system, we are advocating for increased sub-regional scientific collaboration that is still struggling to put into practice and a reflection on agro-ecology concepts to apply to West African fisheries.

Keywords: Population Dynamics, Sardinella, Bonga shad, Fishery, Generalized additive model, Recruitment, Upwelling, Senegal.

INTRODUCTION GENERALE

Les zones côtières abritent 40 % de la population mondiale et prennent en charge une grande partie de sa production alimentaire et de ses besoins urbains, industriels, de transport et de loisirs, tout en fournissant des services écosystémiques d'une importance souvent vitale (Gowing *et al.* 2006). En Afrique de l'Ouest, les ressources pélagiques côtières, les plus importantes de toutes, ont une caractéristique commune : elles sont situées dans des zones d'upwelling. Les upwellings côtiers sont l'une des caractéristiques les plus frappantes de l'océanographie de la région. Qu'elles soient permanentes ou saisonnières, celles-ci affectent profondément les structures physiques et biologiques des écosystèmes et sont à l'origine de la productivité biologique élevée de ces régions côtières (Roy 1992). Les petits poissons pélagiques qui habitent ces systèmes l'ouest de l'Afrique sont sensibles à la variabilité à grande échelle du système climatique océan-atmosphère qui affecte les écosystèmes marins en restructurant les communautés marines et les relations trophiques (Matsuura 1999).

La plasticité des petites pélagiques dans leur croissance, leur survie et d'autres caractéristiques du cycle de vie est essentielle à leur adaptabilité aux changements environnementaux et fait d'eux des espèces indicatrices appropriées de l'impact du changement climatique sur les écosystèmes marins (Deme *et al.* 2012; Armstrong *et al.* 2013). Ils ont la capacité de s'adapter à un écosystème marin dynamique (Matsuura 1999). Ainsi, on peut s'attendre à un succès maximal de reproduction lorsque la période de reproduction correspond à des conditions de fenêtre environnementale optimale (OEW) (Roy *et al.* 1989; Diankha *et al.* 2018), c'est-à-dire des températures favorables au développement optimal des premiers stades de vie et/ou au bon endroit pour garantir le succès alimentaire des larves (Cushing 1982; Cury et Fontana 1988; Butler *et al.* 1993). La taille ou l'état du poisson peut aussi fortement affecter le succès reproducteur des parents. Par exemple, la fécondité des femelles augmente avec leur taille (Peck *et al.* 2013). Il a été démontré que la reproduction de la sardine (*Sardinops sagax*) et de l'anchois californiens (*Engraulis mordax*) est fortement corrélée avec l'âge au moment de la reproduction, la disponibilité de la nourriture et la température (MacCall 2009). Les anchois du sud de la Californie (*Engraulis mordax*) ont connu une diminution de leur taille à la première maturité sexuelle en réponse à des régimes climatiques caractérisés par une baisse de la température de l'eau (MacCall 2009). Parrish *et al.* (1986) ont constaté que les femelles de 4 ans d'*Engraulis mordax* en Californie produisent 50 fois plus d'œufs que celles d'un an. Ainsi, il est important d'approfondir notre connaissance sur les adaptations des petits pélagiques aux modifications de l'environnement, d'estimer les impacts de ces changements sur les écosystèmes et de développer des instruments (indicateurs fiables et durables) et des modèles permettant d'évaluer et de prédire l'évolution des stocks et des écosystèmes dans des contextes divers dont celui de la surexploitation combinée au changement climatique. Les dynamiques d'exploitation dépendent

de l'environnement physique et de la variabilité de l'environnement socio-économique, de l'effort et des techniques de pêche (Laë 2000).

En effet, les petits poissons pélagiques représentent en Afrique du Nord-Ouest (Sénégal, Mauritanie et banc saharien), la principale ressource marine exploitée par les pêcheries artisanales. Les débarquements au large de cette côte varient entre 600 000 et 1 400 000 tonnes/an. Au Sénégal, leur pêche constitue de loin la principale activité de la pêche artisanale, puisqu'elle contribue à hauteur d'environ 70 % au tonnage total des captures débarquées par les pirogues au Sénégal (environ 350 000 tonnes en 2010) (Ndiaye et Kébé 2017). Ils constituent également la principale ressource pour les activités de transformation traditionnelle (séchage, fumage, fermentation, salage, etc.) et jouent un rôle essentiel dans le régime alimentaire de la population sénégalaise (Bâ *et al.* 2017). Par ailleurs, le secteur de la pêche artisanale fournit environ 60 000 emplois directs et contribue, directement et indirectement, à assurer un revenu à environ 600 000 personnes, soit un sénégalais actif dans la pêche sur six (Greenpeace 2012; Anonyme 2016). Il est considérée comme une alternative à la pêche industrielle, en particulier lorsque l'on considère son importance alimentaire, sociale et économique, voire culturelle, dans les pays en développement. En effet, comprenant plus de deux tiers du total des débarquements, la pêche artisanale au Sénégal représente le plus grand secteur de la pêche maritime au cours des quatre dernières décennies (Thiao 2012). Elle est pratiquée par plusieurs communautés de pêcheurs utilisant plus d'une vingtaine de techniques de pêche suivant des stratégies qui varient saisonnièrement en fonction de facteurs biologiques et socio-économiques. Le parc piroguier sénégalais est de loin le plus important de la sous-région ouest africaine (y compris le Nigéria et le Ghana). En 2005, le nombre d'unités de pêche s'élevait à 13 903, alors que le dernier recensement de 2015 faisait état de 18 284 unités de pêche, motorisées à plus de 90% (Anonyme 2016). Le dynamisme de la pêche artisanale réside dans sa capacité à s'adapter en permanence aux modifications du contexte de l'activité (disponibilité qualitative et quantitative de la ressource, conditions économiques du moment en référence aux possibilités d'écoulement des produits et les niveaux de rémunération des marchés) (Binet *et al.* 2012). Cette forte réactivité des artisans pêcheurs est liée, entre autres, à leurs bonnes connaissances du comportement des ressources halieutiques mais aussi à leurs grandes capacités organisationnelles face à un environnement institutionnel changeant et d'appropriation de nouvelles techniques pour exploiter de nouvelles ressources (Binet *et al.* 2012). Ces dynamiques se sont traduites par l'adoption de stratégies et tactiques de pêche relevant de plusieurs éléments : migrations, report d'effort de pêche, gestion du risque économique, décapitalisation, intégration verticale de la filière pêche, développement d'autres activités non-halieutiques génératrices de revenus (Binet *et al.* 2010).

En effet, les techniques de pêche ont évolué, et la pirogue sénégalaise considérée comme un bateau traditionnel, a connu une véritable évolution à l'échelle historique sous l'effet d'une

dynamique technologique endogène répondant aux multiples usages attendus (Kébé 1994). On arrive alors au constat que les statistiques de pêche sont difficilement maîtrisables en raison du nombre important de points de débarquement en pêche artisanale, de la difficulté d'obtention de données détaillées sur les captures et l'effort de pêche. Les conséquences économiques des changements posent ainsi la question de la viabilité économique à moyen et long terme des systèmes d'exploitation, qui dépend de la variabilité des ressources exploitées (Blanchard et Thebaud 2009). Dans ce contexte, la principale préoccupation des scientifiques et des gestionnaires des pêches au cours des dernières années a été d'essayer d'éviter la surpêche, sans que le terme de surexploitation (biologique, écologique, économique, etc.) soit vraiment bien expliqué (Laë 2000). Or, pour gérer cette ressource de façon durable, il faut pouvoir évaluer la variabilité dans le temps et dans l'espace de ces ressources et évaluer le niveau d'exploitation. Ces résultats permettront d'estimer le potentiel de ces ressources afin d'identifier les mesures de gestion les plus appropriées face aux attentes des décideurs et des acteurs.

Ainsi, l'objectif général de ce travail est de déterminer la variation de l'exploitation des petits poissons pélagiques (ex. *Sardinella aurita* et de *Ethmalosa fimbriata*) au Sénégal dans le contexte du changement climatique. Les questions scientifiques de ce travail sont directement liées au développement durable de la pêche à savoir :

- Quel est l'impact de l'évolution de l'exploitation sur les pêcheries des petits poissons pélagiques?
- Quel est l'effet des paramètres environnementaux sur les paramètres biologiques clefs des petits poissons pélagiques?

Les résultats attendus au terme de ce travail sont d'améliorer les connaissances actuelles sur l'état des ressources pélagiques, leur tendance démographique et leur niveau d'exploitation, ainsi que les impacts des changements climatiques et de la pression de pêche sur les paramètres biologiques clefs des petits pélagiques.

PARTIE I :

**Environnement, biologie, écologie et exploitation de
Sardinella aurita et de *Ethmalosa fimbriata* au Sénégal**

1. Le plateau continental sénégalais

Le Sénégal s'étend sur 196 722 km² entre 12° et 17° de latitude nord, et entre 11° et 18° de longitude ouest. Son plateau continental, compris entre le rivage et l'isobathe 200 m, est peu accidenté et couvre une superficie de bibliographique, 600 km², inégalement répartis selon la profondeur : 15 % entre 0 – 10 m, 49 % entre 10 – 50 m et 36 % entre 50 – 200 m (Domain 1977). A la hauteur du Cap-Vert (Dakar), le plateau se réduit fortement et l'isobathe 200 m ne se situe plus qu'à 5 miles nautiques de la côte et au sud du pays, tandis qu'à quelques dizaines de kilomètres plus au nord, la fosse de Kayar l'entaille profondément. Ces deux obstacles, bien que franchissables par les espèces pélagiques, sont responsables de certaines particularités hydroclimatiques et écologiques dans la région. La zone économique exclusive (ZEE) de 180 895 km² est marquée par une zone estuarienne constituée des trois zones deltaïques des fleuves Sénégal, Sine Saloum et Casamance. Le littoral sénégalais est caractérisé par de grandes agglomérations urbaines (Saint-Louis, Dakar, Mbour, Joal, etc.) et une multitude de villages (Kayar, notamment) abritant en majorité des communautés de pêcheurs. La côte sénégalaise, longue de 718 km, peut être découpée en trois entités géographiques : la Grande Côte, la Petite Côte et la Casamance (Figure 1).

1.1. Grande côte, la partie septentrionale du littoral

La grande côte (Figure 1) s'étend de Saint-Louis (16°04 N) au nord à la pointe des Almadies (14°36 N). Elle est caractérisée par la présence de fortes houles, d'une suite de dunes et de cordons littoraux dont le plus important est la langue de Barbarie. Une importante vasière, située de part et d'autre de l'embouchure du fleuve Sénégal (15°15 N – 16°30 N), est entre 20 et 80 m de profondeur. Cette zone abrite des eaux froides et salées dès le mois d'octobre qui couvrent la totalité du plateau continental en janvier. En effet, les apports du fleuve Sénégal constituent des limites pour une courte période et forment, ainsi, une mince couche superficielle dessalée n'atteignant pas le fond. Ceci est lié à l'action, sur le plateau continental étendu et peu profond, d'une pluviométrie plus faible dans la zone Nord par rapport à la Casamance en zone sud. On y observe la présence d'un important canyon à Kayar (15°00 N). Les fonds meubles (sable, vase, mélange des deux) y dominent, les fonds rocheux qui sont situés à l'intérieur des 6 milles. La Grande Côte concentre des centres de pêches très importants telles que Saint-Louis, Fass Boye, Mboro, Lompoul, Yoff et surtout Kayar en rapport avec les conditions écologiques présentes et une forte présence des communautés de pêcheurs traditionnels comme les guet-ndariens (Thiaw *et al.* 2017).

1.2. Petite côte, zone de nurseries des petits poissons pélagiques

La Petite côte (14° 36 N à 13° 36 N ; Figure 1) présente une grande richesse géomorphologique et de biodiversité : cordons et flèches sableuses, falaises, baies, lagunes et estuaires à

mangrove (estuaire du Saloum, système laguno-estuarien de la Somone). Sur le plan sédimentaire, elle se caractérise par des fonds marins sableux (Somone) et mélangé à de la vase et un relief plat. On y rencontre des eaux tropicales chaudes et salées circulant de mai à juillet sous l'influence des flux de mousson. Les vents du nord et du sud-est (vitesse 7 m.s^{-1}) prédominent pendant la saison sèche froide de novembre à mai sur la Petite Côte alors que pendant la saison des pluies de juin à octobre, les vents proviennent principalement de l'ouest et du sud-ouest avec une réduction de la vitesse des vents (de 5 m.s^{-1}) (Diara 1999). Ces vents engendrent différents phénomènes (par exemple marées, houles, courants, Upwelling) qui sont responsables des variations du niveau de la mer (Niang-Diop 1995). La variabilité saisonnière du forçage du vent est le principal moteur de la variabilité saisonnière de la chlorophylle en surface. La petite côte abrite une cellule d'upwelling saisonnière qui régit les fluctuations de température ambiante dans la région (Faye *et al.* 2015). En raison de la topographie de la plate-forme, les alizés du nord induisent une forte formation de noyau d'upwelling en forme de langue en hiver / printemps Conjuguée à la lumière du soleil, l'eau souterraine riche en nutriments et en éléments nutritifs favorise la production de phytoplancton (Auger *et al.* 2016). Celui-ci est à la base de la chaîne alimentaire dans tous les écosystèmes océaniques et sert de source de nourriture pour les niveaux trophiques supérieurs où sont logés les petits poissons pélagiques.

L'estuaire du Sine Saloum ($13^{\circ} 55' - 14^{\circ} 10'$ Nord et $16^{\circ} 00' - 16^{\circ} 80'$ Ouest ; Figure 1) situé dans la Petite côte a été référé à la catégorie des estuaires au fonctionnement inversé en 1967 (Pagès et Citeau 1990). Elle concentre une importante avifaune, en particulier des oiseaux aquatiques surtout pendant l'hiver. Sa superficie est d'environ 800 km^2 d'eau libre et comprend trois branches principales du nord au sud : le Saloum, le Diomboss et le Bandiala. On trouve au Sud-Ouest du système du Sine Saloum, un réseau dense de petites criques d'eau de mer nommées localement «bolongs» et recouverts de mangroves (Vidy 2000; Simier *et al.* 2004). Dans l'estuaire du Sine Saloum, on observe, une variation de la température de l'eau avec des valeurs maximales d'environ 32°C entre juin et octobre et des valeurs plus faibles entre 21 et 22°C de décembre à février (Guèye *et al.* 2012). Cette variation a un effet sur la salinité du milieu. En effet, pendant la saison froide (novembre-juin), qui correspond à la saison sèche sur le continent, la salinité de l'eau à la surface de l'océan atteint $36-36,5 \text{ ‰}$. En revanche, pendant la saison chaude (juillet-octobre), la salinité de l'eau chute à $35-35,5 \text{ ‰}$ sous l'impact de l'eau des rivières (Gac et Kane 1986). La saison sèche, qui dure de huit à dix mois, est caractérisée par des températures de l'air et des valeurs d'évaporation maximales en mars et avril et par l'eau de mer qui pénètre dans le delta du Saloum et provoque une salinisation intense. Cette intrusion entraîne une augmentation de la salinité jusqu'à $80-100 \text{ ‰}$ (Pagès et Citeau 1990). L'estuaire du Sine Saloum se caractérise également par la présence de nombreux petits poissons de par son rôle de nourricerie et de protection contre les prédateurs (Sloterdijk *et al.* 2017).

1.3. Casamance ou partie méridionale

La Casamance ($13^{\circ} 04' N$ et $12^{\circ} 20' N$) ou zone sud est située entre les frontières de la Gambie et de la Guinée Bissau. Le plateau continental y atteint sa largeur maximale, soit près de 54 miles et les fonds rocheux sont situés au large, essentiellement sur le rebord du plateau. Son estuaire est en fait une ria qui coule sur 250 km à l'intérieur du continent (Sakho 2011). Il reçoit des apports d'eau douce uniquement pendant la saison des pluies qui ne dure que 5 mois, de juin à octobre. Le climat se caractérise essentiellement par l'alternance d'une saison humide de juillet à octobre et d'une saison sèche pendant laquelle les températures les plus élevées sont enregistrées entre avril et juin avec des valeurs moyennes mensuelles entre 24 et $29^{\circ} C$ (Thiam et Singh 2002). Pendant la saison sèche, d'octobre à mai, les nombreux petits cours d'eau qui forment la rivière Casamance sont souvent secs. La baisse des précipitations sur le bassin du fleuve Casamance et l'augmentation de la température ont entraîné un déficit d'écoulement et une intrusion saline (Savenije et Pagès 1992; Thiam et Singh 2002).

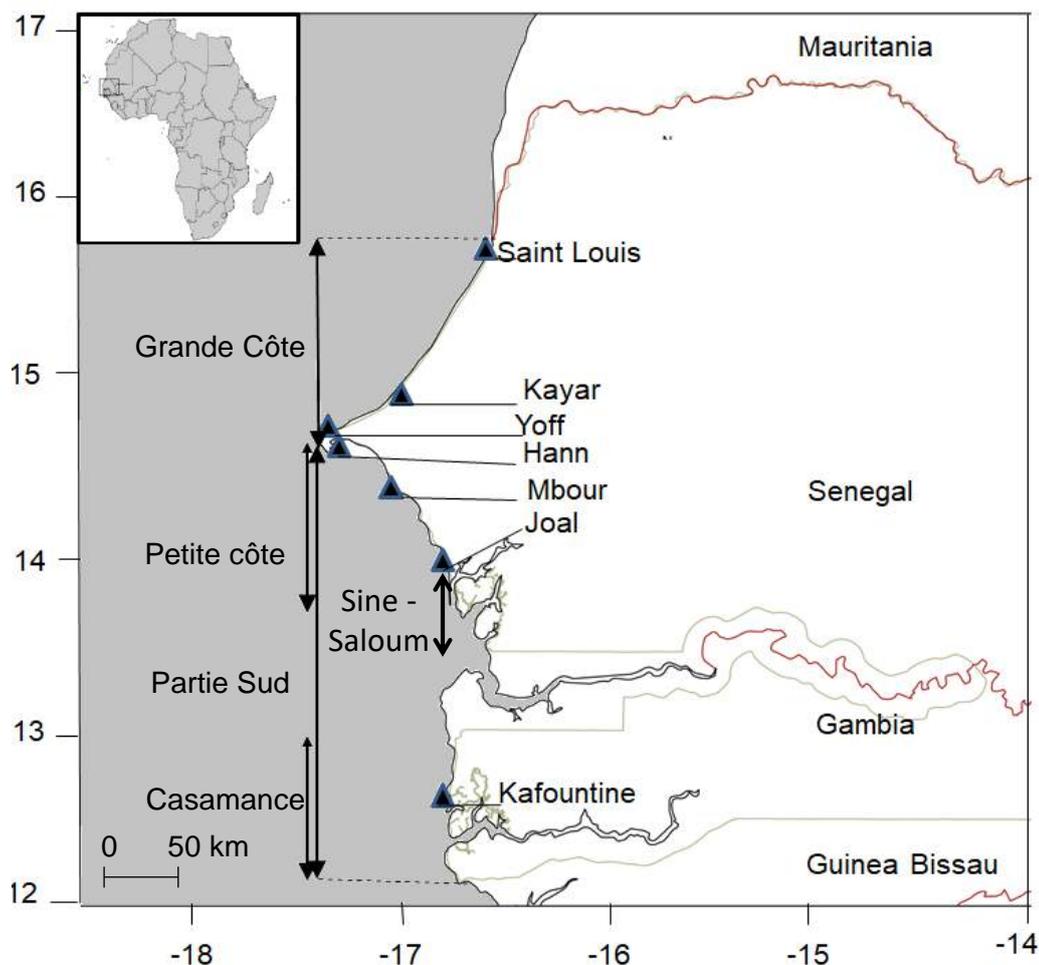


Figure 1 : Carte de la zone d'étude avec la localisation des sites d'échantillonnage correspondant aux principaux ports de débarquement le long de la côte sénégalaise. La Grande côte comprend Saint-Louis, Kayar et Yoff ; la Petite côte comprend Hann, Mbour et Joal et la Casamance (Kafountine). Source Balde *et al.* (2018).

2. Biologie, écologie et exploitation de *Sardinella aurita* au Sénégal

2.1. Biologie

La reproduction de *S. aurita* (Figure 2) présente plusieurs maxima de ponte (Boëly *et al.* 1982a) séparés par des périodes de repos plus ou moins marquées, et une forte variabilité interannuelle liée aux conditions climatiques dans les eaux côtières sénégalaises (Fréon 1988). La première période de reproduction s'étend de mai à juillet dans des eaux de température comprise entre 22 et 25 °C et de salinité entre 35,5 et 36,5 ‰, tandis que la seconde se déroule en octobre-novembre, dans des eaux de température entre 28 et 29 °C et de salinité relativement basse (34,5 à 35,0 ‰) (Conand 1977b; Boëly 1982a; Cury et Roy 1989). Les jeunes reproducteurs ne se joignent aux individus sexuellement matures plus âgés qu'à la fin de la première période de reproduction entre mai et juillet. Ils sont, en revanche, les seuls à assurer la deuxième ponte qui a lieu d'octobre à novembre, les adultes étant absents du Sénégal. La première reproduction a lieu entre 12 - 20 cm de longueur à la fourche (LF) selon les localités (Ben-Tuvia 1960). La ponte est fractionnée pour un même individu et la fécondité relative est très élevée (466 œufs/g), (Fréon 1988). La taille à la première maturité sexuelle des femelles (L_{50}) est entre 18,5 cm et 20 cm LF et le sex-ratio est voisin de 1 (Conand 1977b; Fréon 1988; Goudiaby *et al.* 2008). Les œufs de *S. aurita* sont pélagiques et de diamètre comprise entre 1 et 2 mm (Ben-Tuvia 1960). Ils éclosent après environ 24 heures (Conand 1977b), donnant des larves qui grandissent très rapidement et atteignent 3 cm au bout d'un mois avant d'être ramenées à la côte. Selon Fréon (1988), on peut distinguer trois catégories en fonction de la taille des poissons: (a) les individus de moins de 18 cm qui sont des juvéniles; (b) les individus de 18 à 25 cm, les jeunes reproducteurs; et (c) les individus d'une taille supérieure à 25 cm, les adultes en fait. *Sardinella aurita* est planctonophage et a un régime alimentaire mixte. Jeune, elle se nourrit de phytoplancton et passe, ensuite, à une alimentation zooplanctonophage à base de copépodes et d'euphausiacés. Cependant, la proportion des différents composants de l'alimentation dépendrait plus de la composition planctonique du milieu que de l'espèce ou de l'âge des prédateurs concernés (comportement trophique opportuniste) (Medina-Gaertner 1985).



Figure 2: *Sardinella aurita* ou sardinelle ronde nom vernaculaire Yabóy mërèg en wolof, de la famille des clupéidés, largement consommée par la population sénégalaise (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).

2.2. Distribution géographique

L'espèce *S. aurita* (Valenciennes, 1847), vit dans les régions tropicales et subtropicales de l'Atlantique-Est et se trouve en grande concentration le long de la côte ouest de l'Afrique dans trois zones principales (Roy *et al.* 1989): entre le sud marocain (Sahara occidental) et Guinée (26 ° -10 °N), la Côte d'Ivoire et le Ghana (7 ° - 5 °N) et plus au sud entre le Gabon et le sud de l'Angola (0 ° -18 °S) (Figure 3) (Froese et Pauly 2016). *Sardinella aurita* est également présent dans l'océan Atlantique occidental, de Cape Cod (États-Unis) à l'Argentine, y compris les Antilles et le golfe du Mexique (Smith 1997; Anderson Jr 2001; Felder 2009). Il habite également la mer Méditerranée (Figure 3) (Koukouras 2010; Galil *et al.* 2011; Boltachev et Karpova 2014). Dans toutes les régions, l'espèce évolue préférentiellement dans les plateaux continentaux où elle préfère les eaux salées (> 35 ‰) et les températures chaudes (<24 °C) (Fréon 1988). Elle est rencontrée près de la surface des eaux littorales jusqu'à 350 m de profondeur au-delà du plateau continental.

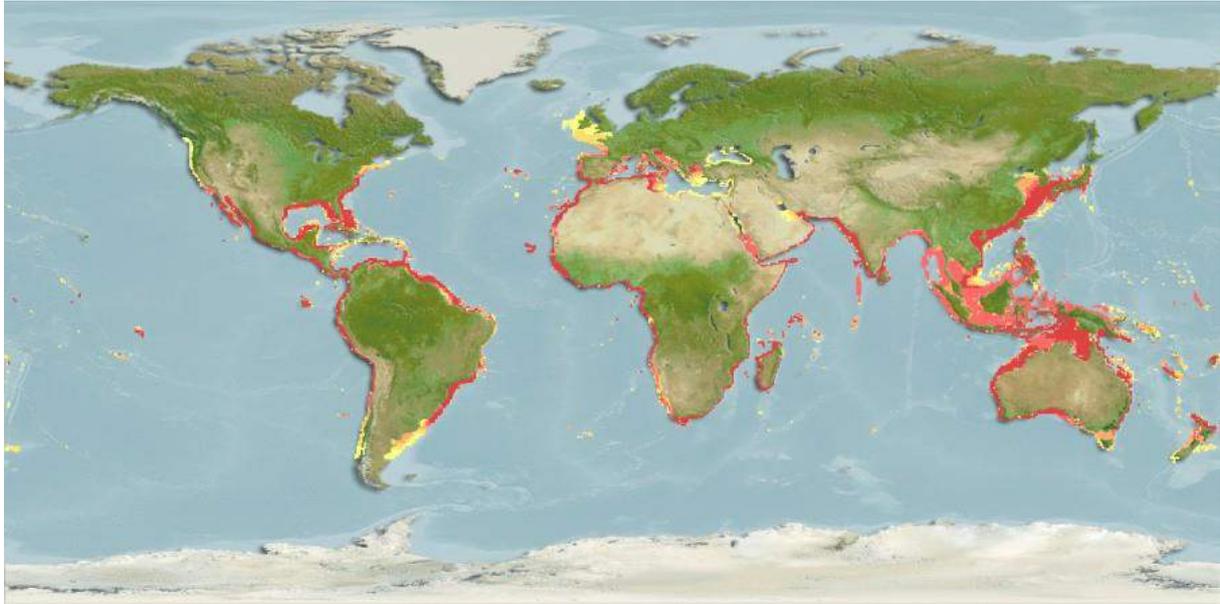


Figure 3: Distribution géographique de *Sardinella aurita*. Les couleurs de l'aire de répartition indiquent le degré d'adaptation de l'habitat qui peut être interprété comme des probabilités d'occurrence. (https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular, consulté le 31/05/2018)

Sardinella aurita est une espèce grégaire, dont les individus se déplacent en bancs en effectuant des migrations saisonnières (Boëly *et al.* 1982b). La Figure 4 illustre des déplacements migratoires du stock de l'Afrique de l'ouest liés à la température de l'eau et à la richesse en plancton (Whitehead 1985). En effet, les populations de *S. aurita* du nord-ouest africain se déplacent parallèlement aux côtes à la recherche des zones de convergence à proximité des upwellings (Boëly *et al.* 1982b). Ces remontées d'eaux froides apportent des sels minéraux qui permettent le développement du phytoplancton puis du zooplancton servant de nourriture à *S. aurita*.

Sardinella aurita effectue des migrations entre la Mauritanie et le Sénégal (Boëly et Fréon 1979; Garcia 1986) suivant deux phases (Figure 4). Durant la première phase, il se produit un large déplacement des adultes entre la Guinée-Bissau et la partie nord de la Mauritanie. Les adultes de taille supérieure à 25 cm longueur totale arrivent dans les eaux sénégalaises, repoussés par le refroidissement des eaux, en décembre et janvier (période d'Upwelling) et se concentrent entre la presqu'île du Cap-Vert (Dakar) et la Guinée-Bissau jusqu'en avril. Avec le réchauffement des eaux en mai, ces adultes colonisent le plateau continental et entament, en se reproduisant, leur déplacement vers le nord. Les jeunes, au terme de leur première année, se joignent à ce mouvement tout en se reproduisant pour la première fois (longueur totale de 20 cm). Durant la deuxième phase, les individus (adultes et jeunes) atteignent la partie nord de la ZEE mauritanienne où ils séjournent entre 20 °N et le Cap Barbas (22°N 30') jusqu'aux mois

d'octobre-novembre qui marquent le début de refroidissement des eaux et le début du mouvement inverse vers le sud.

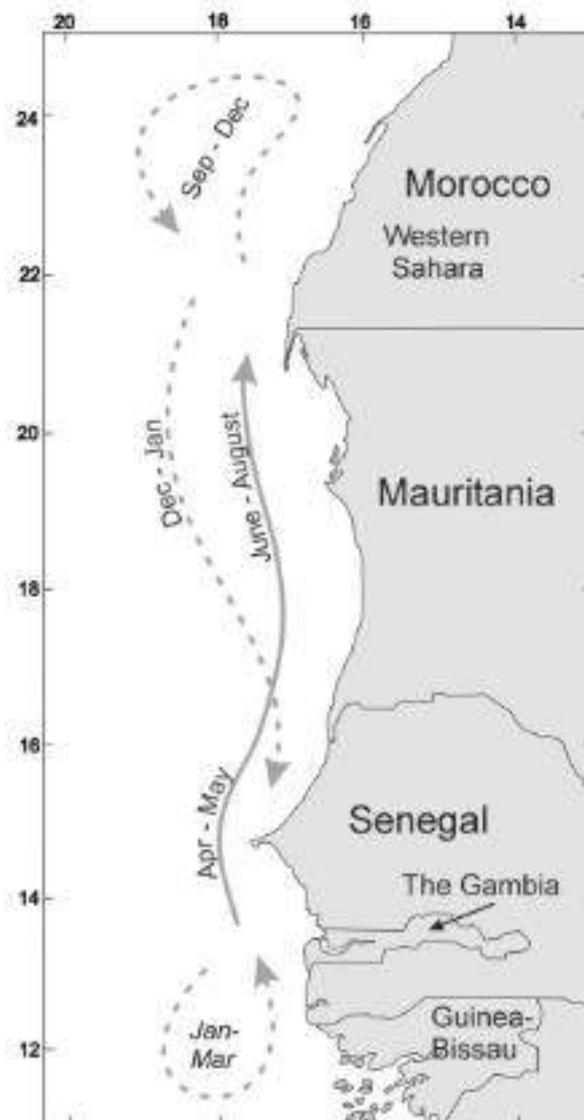


Figure 4: Schéma migratoire de *Sardinella aurita* en Afrique de l'Ouest, reflétant les caractéristiques et la saisonnalité hydrographique régionale i.e. la saisonnalité de l'upwelling avec une alternance annuelle d'eau chaude (en période d'hivernage) et froide (saison d'upwelling) (Boëly *et al.* 1982a adaptée par Zeeberg *et al.* 2008).

Deux nurseries principales pour cette espèce ont été clairement identifiées par Boëly (Boëly 1982a). L'une en Mauritanie, au sud du Cap Blanc (20° 47 N), l'autre au Sénégal, au sud de la presqu'île du Cap-Vert (Dakar), le long de la Petite côte (14° 36 N à 13° 36 N ; Figure 4). L'habitat de *S. aurita* serait plus favorable dans le Nord et attire, ainsi, les plus grands individus (Fréon 1988). En effet, on peut supposer qu'ils sont capables de détecter des variations de température, et qu'ils peuvent suivre la qualité de la masse d'eau (nutritive, calorifique) qui leur convient (Chikhi 1995). La présence de juvéniles et de jeunes reproducteurs dans la partie sud

du Sénégal est liée à la présence d'une zone de nurserie, à savoir la Petite côte (Tiedemann et Brehmer 2017). Nous supposons que la surface du plateau continental (plus large sur le Sud que sur le Nord) joue un rôle important dans la distribution géographique de *S. aurita*, même si les petits pélagiques peuvent être concentrés sur les eaux peu profondes entre 0 et 20 m (Brehmer *et al.* 2006). D'après Maigret (1972), les concentrations en profondeur de *S. aurita* ont lieu entre 30 et 70 m d'octobre à janvier. Elles sont plus irrégulièrement en avril et mai et même jusqu'en juillet. Aucune détection n'a été enregistrée au-delà des fonds de 200 m (Brehmer *et al.* 2006).

2.3. Exploitation halieutique

La pêche artisanale sénégalaise fournit l'essentiel des débarquements totaux de *S. aurita*. Elle utilise deux engins de pêche principaux pour cibler la sardinelle ; la senne coulissante ou senne tournante (ST) et le filet maillant encerclant (FME). La senne coulissante est utilisée à la fois dans les zones de pêche localisées au niveau de la côte nord et celle du sud du Sénégal. L'unité de pêche est composée de deux pirogues : une petite pirogue (12 -15 m) portant le filet et une grande pirogue (20 m) au bord de laquelle le poisson est chargé (Thiao 2012). La longueur de la senne coulissante a augmenté passant de 200 à 400 m au cours de ces vingt dernières années (Deme *et al.* 2012). Le filet maillant encerclant est utilisé par 533 unités de pêche tout au long de la côte sénégalaise, dont 66% (353 unités) opéraient dans la zone de Saloum. Les localités de Mbour et de Joal (Figure 1) étaient les sites de débarquements de *S. aurita* les plus importants jusqu'en 2003 (Figure 3). Ces deux localités avaient déjà connu une augmentation spectaculaire des débarquements dans les années 1980. Les débarquements de chaque site sont passés de moins de 10 000 t / an à environ 40 000 t / an. Cependant, après 2004, les débarquements les plus importants de *S. aurita* sont enregistrés à Saint-Louis (figure 5) tandis que ceux notés à Kayar (au nord de Dakar) ont également augmenté de manière concomitante. De grandes variations interannuelles du nombre d'unités de pêche sont notées dans la pêcherie de ST. Le nombre d'unités a, en effet, fluctué entre 40 et 500 entre 1997 et 2010 (Thiao 2012). Et depuis lors ?

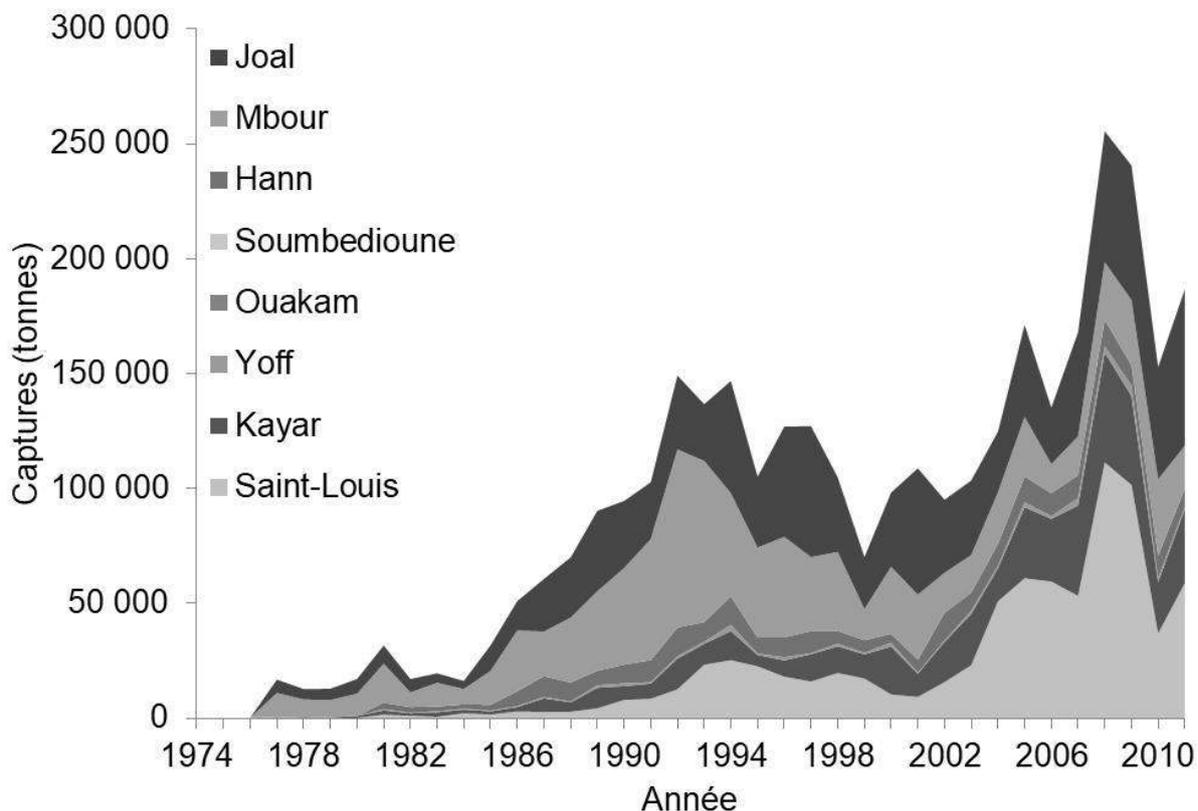


Figure 5: Captures annuelles (en tonnes) de *Sardinella aurita* par la pêche artisanale réparties par principaux sites de débarquement (voir Figure 1) au Sénégal de 1975 à 2011 (Source CRODT adaptée par Thiaw *et al.* 2017).

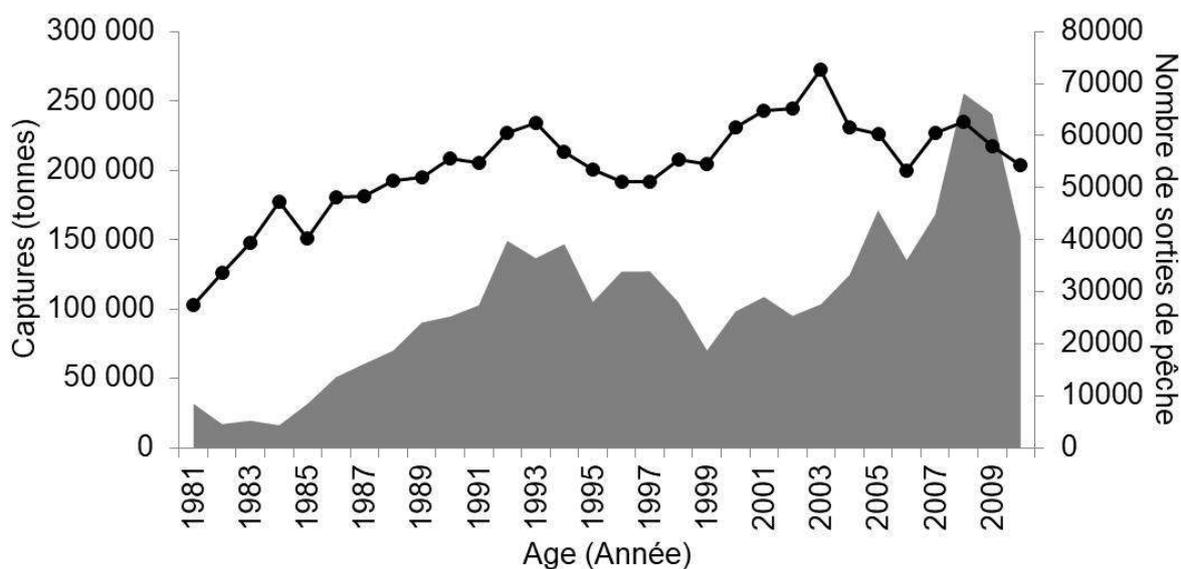


Figure 6: Total des captures (en tonnes) de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*, bande noire) et le nombre de sorties de pêche (ligne avec points) de 1981 à 2011 (Source CRODT adaptée par Thiaw *et al.* 2017).

L'effort de pêche a varié de manière importante au cours des 30 dernières années (Figure 6). Durant la période allant de 1981 à 1993, le nombre de sorties annuelles a augmenté sensiblement, passant de 27 000 à 64 000. De 1993 à 2008, l'effort de pêche est resté assez stable, tournant autour de 60 000 sorties/an. La même tendance a été observée dans le cas des FME, mais l'effort de pêche à la ST était plus important (Figure 7). Au cours des années 2008 et 2010, le nombre de sorties de pêche a baissé, certainement à cause d'une augmentation dans l'effort de pêche en Mauritanie (Thiao 2012).

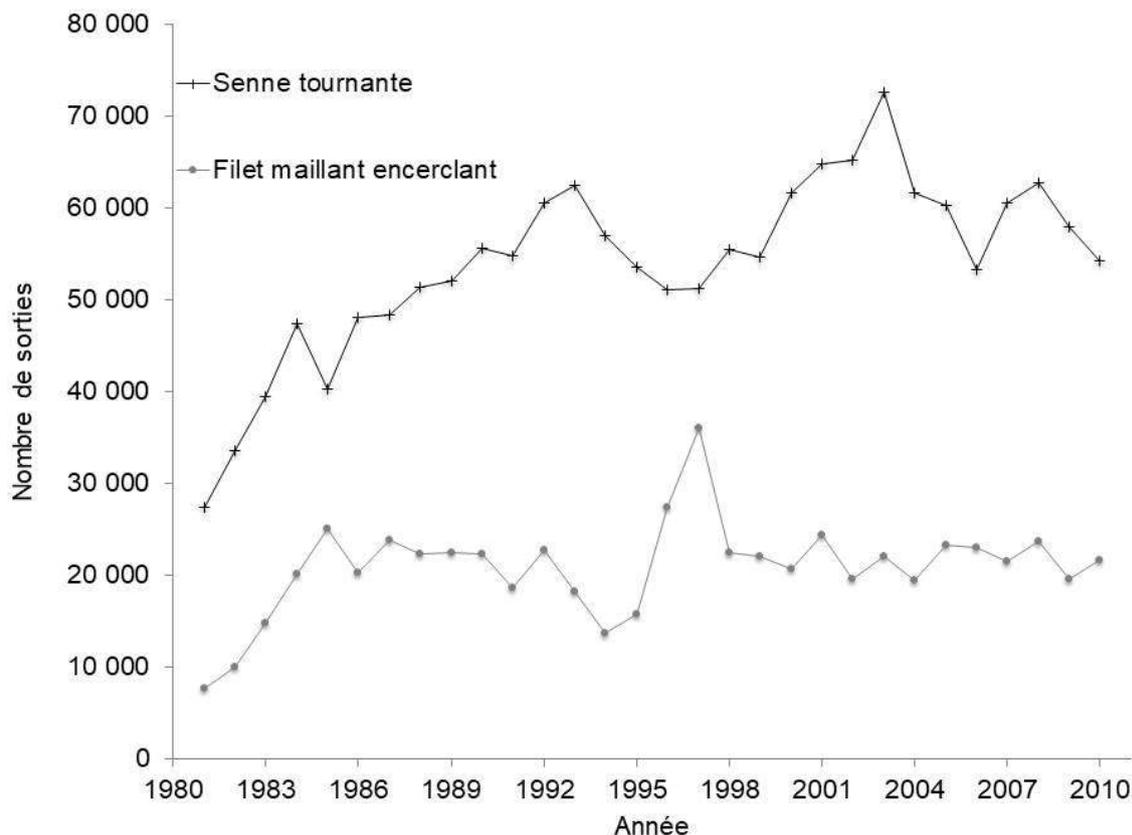


Figure 7: Variation du nombre de sorties de pêche utilisant les sennes coulissantes (courbe avec croix) et les filets maillants encerclant (courbe avec points) entre 1981 et 2010 au Sénégal sur les principaux sites de débarquements (Source CRODT adaptée par Thiaw *et al.* 2017).

Le Sénégal est le pays qui a le nombre le plus élevé de captures de sardinelles dans la sous-région. Au cours de ces dernières années, celui-ci a souvent dépassé 300 000 tonnes (Figure 6). Les captures de *S. aurita* comprennent à la fois des poissons adultes et juvéniles. Les adultes sont surtout pêchés entre les mois de novembre et mars, au moment où le stock régional est concentré au Sénégal. A partir du mois d'avril, les adultes migrent vers le nord et la pêcherie se retourne vers les groupes d'âge les plus jeunes pour lesquels le Sénégal est une importante zone de nurserie (Corten *et al.* 2012). La flottille industrielle quant à elle, est constituée de petits senneurs semi-industriels, de grands chalutiers et de senneurs industriels étrangers. La flotte

industrielle nationale ciblant la sardinelle est constituée d'un nombre limité de "sardiniers" opérant depuis Dakar. Cette flottille a commencé au début des années 1960 avec 7 à 10 unités de pêche, mais au fil des ans, elle a régulièrement diminué et seulement 1 ou 2 unités de pêche étaient actives ces dernières années pour diverses raisons : pannes récurrentes, raréfaction de la ressource, etc. En 2011, le gouvernement du Sénégal a accordé des licences à 20 chalutiers russes pour pêcher des petits pélagiques. Ces navires ont pêché un total de 7 000 tonnes de sardinelles ronde et plate. Ces licences n'ont pas été renouvelées en 2012. L'effort de pêche industrielle montre également une tendance à la baisse avec de très faibles niveaux d'effort ces dernières années. Avec le départ des navires russes en 2013, le nombre total (bateaux nationaux et étrangers) de bateaux de pêche actifs ciblant la sardinelle n'a pas dépassé six bateaux par an (Thiaw *et al.* 2017).

Les captures par unité d'effort (CPUE) de *S. aurita* ont sensiblement augmenté entre 1984 et 1992 ; cela est certainement dû à l'introduction d'engins de pêche plus efficaces et de pirogues plus puissantes. De 1997 à 2003, les CPUE ont décliné, ce qui reflète la pénurie de poisson durant cette période (Thiaw *et al.* 2017). A partir de 2004, les CPUE ont également augmenté. Cela était certainement dû à l'ouverture de la zone mauritanienne aux pirogues sénégalaises opérant à partir de Saint-Louis (Corten *et al.* 2012).

La majeure partie des captures débarquées par la flotte artisanale est utilisée pour la consommation humaine. Certains poissons sont achetés tout frais pour la consommation directe ou sont transportés par des camions frigorifiques vers l'intérieur du pays. Cependant, une bonne partie de la capture est transformée artisanalement, fumée ou séchée surtout (Deme *et al.* 2012). Les captures débarquées par les navires industriels sont utilisées pour la conserverie (Corten *et al.* 2012) et par l'industrie minotière (farines de poissons) en constante augmentation au Maroc, au Sénégal et en Mauritanie (Corten *et al.* 2017).

3. Biologie, écologie et exploitation de *Ethmalosa fimbriata* au Sénégal

3.1. Biologie

D'un point de vue morphologique, les sexes sont séparés chez l'éthmalose ou alose Bonga *E. fimbriata* (Figure 8) et il n'existe pas de caractère extérieur apparent de dimorphisme sexuel (Albaret 1999). Les relations taille-poids selon les sexes n'ont pas mis en évidence de différence significative (Gerlotto 1979). La sex-ratio, exprimée en proportion de mâles par rapport aux femelles, est en général égal à 50 % (Charles-Dominique et Albaret 2003). Certaines études révèlent cependant, des proportions de mâles nettement inférieures à celles des femelles, en particulier dans le fleuve Gambie (Figure 1), dans la lagune Ebrié en Côte d'Ivoire et au Nigeria (Charles-Dominique 1982; Panfili *et al.* 2004). Le poids des gonades atteint chez les femelles des

valeurs maximales de 4 à 6 % du poids total du corps en période de reproduction (Charles-Dominique et Albaret 2003). Il est inférieur chez les mâles.



Figure 8: Photographie de *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825), nom vernaculaire Cobo en wolof, de la famille des clupéidés, largement consommée au Sud du Sénégal (Petite côte et Casamance) (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).

La première maturité sexuelle et la reproduction se produisent toujours pendant l'écophase intermédiaire dans des environnements où la variabilité est plus élevée. Il existe, vraisemblablement, une croissance différentielle suivant les sexes chez *E. fimbriata*. Les tailles moyennes à l'intérieur d'échantillons homogènes sont en règle générale inférieures de 0,5 à 1 cm chez les mâles par rapport aux femelles (Charles-Dominique et Albaret 2003). Selon Wague et Mbodj (2002) pour une même espèce habitant des milieux différents, la croissance et la taille de première maturité sexuelle peuvent être très différentes. La taille à la première maturité sexuelle est très variable pour l'espèce, allant de 8,3 à 18,5 cm selon les zones. En effet, *E. fimbriata* réagit à la pollution (Albaret et Charles-Dominique 1982; Charles-Dominique et Albaret 2003; Guyonnet *et al.* 2003) et à la surpêche (Laë 1997) avec une réduction de sa taille de première maturité sexuelle.

La localisation de l'aire de ponte et la durée de la reproduction d'*E. fimbriata* sont souvent délicates à préciser comme c'est souvent le cas chez les clupéidés et la plupart des auteurs n'excluent pas une reproduction plus ou moins continue (Panfili *et al.* 2004, 2006). *Ethmalosa fimbriata* se reproduit essentiellement en lagune et en estuaire, mais une reproduction en mer serait possible chez cette espèce (Charles-Dominique 1982). Au niveau du Sine Saloum (Figure 1), l'activité sexuelle s'étale généralement de janvier à septembre avec des pics de ponte de mars à août, avec deux poussées en mai et en juin, dans des eaux de salinité 3,5-35 ‰ et de

température 22-31 °C (Panfili *et al.* 2004; Döring *et al.* 2017). Les larves sont plus abondantes dans les eaux du fleuve dont la salinité oscille entre 5 et 10 ‰. La plage de tolérance à la salinité est plus large pour la maturation que pour la ponte et le développement larvaire. Les deux derniers se produisent dans une fenêtre environnementale plus étroite, à l'exclusion de l'eau douce et des salinités très élevées. En résumé, *E. fimbriata* se reproduit dans des eaux de salinité très variable, comprise entre 3,5 et 38 ‰. La température ne semble jouer un rôle limitant, qu'en deçà d'une valeur de 22 °C (Charles-Dominique et Albaret 2003). Une telle euryhalinité (et dans une moindre mesure eurythermie) de la reproduction fait figure d'exception chez les poissons, pour lesquels les conditions hydrologiques sont, en règle générale, très strictes au moment de la reproduction, même pour les espèces euryhalines ou eurythermes. Une telle adaptation aux conditions extrêmes du milieu est peut-être un facteur de résilience important pour *E. fimbriata*. La taille maximale de l'espèce a été enregistrée par Postel (1950) dans l'estuaire du Sine-Saloum (longueur totale = 47 cm, FL = 38,5 cm, poids = 1,150 kg).

3.2. Distribution géographique

L'aloose Bonga, *E. fimbriata*, est une espèce tropicale dépendante de l'estuaire, distribuée de la Mauritanie à l'Angola (Charles-Dominique 1982) et est le clupéidé le plus répandu dans les eaux saumâtres des estuaires côtiers ouest-africains (Charles-Dominique 1982). *Ethmalosa fimbriata* est une espèce euryhaline qui fréquente les zones littorales, en général proches de l'embouchure des grands fleuves, pouvant passer une partie ou toute sa vie dans les eaux mixohalines intérieures (fleuves, estuaires, deltas, lagunes). Elle pénètre saisonnièrement loin à l'intérieur des terres, remontant notamment les fleuves Sénégal et Gambie jusqu'à à 140 km et 380 km de leurs embouchures respectivement (Scheffers *et al.* 1971). Les adultes peuvent, passer une période plus ou moins longue de leur vie en zone mixohaline (Charles-Dominique 1982). Le régime alimentaire d'*E. fimbriata* passe de l'alimentation zooplanctonique chez les jeunes poissons à un régime plus microphage (avec plus de phytoplancton) chez les adultes (Fagade et Olaniyan 1972). Ce changement de régime alimentaire entre les juvéniles et les adultes est dû au fait que, la filtration des branchies se modifie à mesure qu'*E. fimbriata* grandit. Ce qui entraîne une diminution de la taille du maillage du filtre branchial et ainsi une modification du régime alimentaire (Fagade et Olaniyan 1972). Ces résultats ont été confirmés par les travaux effectués dans l'estuaire du Sine Saloum (Diouf 1996), dans les lagunes Lagos au Nigéria (Fagade et Olaniyan 1972) et Ebrié en Côte d'Ivoire (Nieland 1980). Cependant, Fagade et Olaniyan (1972) au Nigéria et Gningue *et al.* (2008) au Sine Saloum (Sénégal) ont également signalé la présence d'ostracodes, de larves de bivalves et de gastéropodes dans les contenus stomacaux d'*E. fimbriata*.



Figure 9: Localisation de *Ethmalosa fimbriata* à travers le monde. Les couleurs de l'aire de répartition indiquent le degré d'adaptation de l'habitat qui peut être interprété comme des probabilités d'occurrence. (https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular, consulté le 31/05/2018).

La forte euryhalinité d'*E. fimbriata* pourrait être liée à la modulation des caractères adaptatifs aux conditions de salinité, variables selon la phase de la vie considérée : les juvéniles sont plus fréquents dans les eaux oligohaline (Charles-Dominique 1982) et les adultes fréquentent ou supportent les zones plus salines.

Ethmalosa fimbriata peut, en fait, vivre dans une gamme étendue et variable de salinité entre 5 et 90 ‰ (Charles-Dominique 1982; Abowei 2009). Bainbridge (1963) a observé que la répartition des espèces de cette espèce montre deux principales zones de concentration, l'une entre l'embouchure du fleuve Sénégal et la côte de la Sierra Leone, l'autre le long des côtes du Nigeria et du Cameroun jusqu'à l'embouchure du fleuve Congo (Figure 9). *Ethmalosa fimbriata* est limitée aux eaux peu profondes (profondeur < 20 m). Bien qu'ils vivent la plupart de leur vie dans les estuaires, les spécimens se reproduisent en pleine mer près de la côte. Durand *et al.* (2013) ont identifié une différence génétique entre les stocks d'*E. fimbriata* habitant les côtes de Guinée, de Mauritanie et du Sénégal. Cette différence serait due à une restriction du flux génétique des eaux profondes des fosses Cap Timiris (au large de la Mauritanie), et de Kayar (au large du Sénégal) ainsi que de la région des Bijagos (entre la Guinée et la Casamance) (Corten *et al.* 2017) qui empêchent la dispersion des poissons entre les zones (Gourène *et al.* 1993). Au Sud du Sénégal, les résultats récents de Döring *et al.* (2018) montrent des composantes distinctes du stock de géniteurs d'*E. fimbriata*. En effet, il existe une distinction nette entre les éléments reproducteurs sur la côte, l'embouchure du Saloum et l'intérieur du cours moyen du fleuve. Cette différence est probablement due aux caractéristiques hydrologiques distinctes de l'estuaire, qui sont nettement différentes des conditions néritiques (Döring *et al.* 2018).

3.3. Exploitation halieutique

Ethmalosa fimbriata est principalement exploitée par la pêche artisanale en Gambie, au Sénégal et plus récemment en Mauritanie (pour les farines de poisson) (Corten *et al.* 2017). Selon la dernière évaluation du stock d'*E. fimbriata* réalisée par Food Agriculture and Organization (FAO) (FAO 2016) sur la période 2008-2014, l'espèce, considérée comme un seul stock de pêche, est considérée surexploitée dans le nord-ouest africain (Gambie, Mauritanie et Sénégal). C'est la troisième espèce de poisson marin la plus exploitée au Sénégal, après *S. aurita* et *S. maderensis* (Figure 10), comprenant 19 500 tonnes de débarquements en 2015 (Thiao *et al.* 2016). En 1950, les captures d'*E. fimbriata* au Sénégal réalisées pour la plupart par des engins de pêche dits «éperviers», étaient estimées à 2 500 tonnes (Postel 1950). Selon Bousso (1994), cet engin de pêche est utilisé par une seule personne qui patauge dans des eaux peu profondes (c'est-à-dire sans bateau). Cependant, depuis 1950, une flotte artisanale s'est développée au Sénégal qui a rapidement développé sa capacité de pêche et sa technologie (Diankha *et al.* 2017). De 2004 à 2013 (Figure 11), les pêcheurs artisans du sud du Sénégal utilisaient principalement des sennes (45 % des débarquements) et des filets maillants encerclant (52 % des débarquements). La senne tournante est un engin de pêche non sélectif qui capture les petits poissons, tandis que le filet maillant encerclant prend principalement *E. fimbriata* (Bousso 1994).

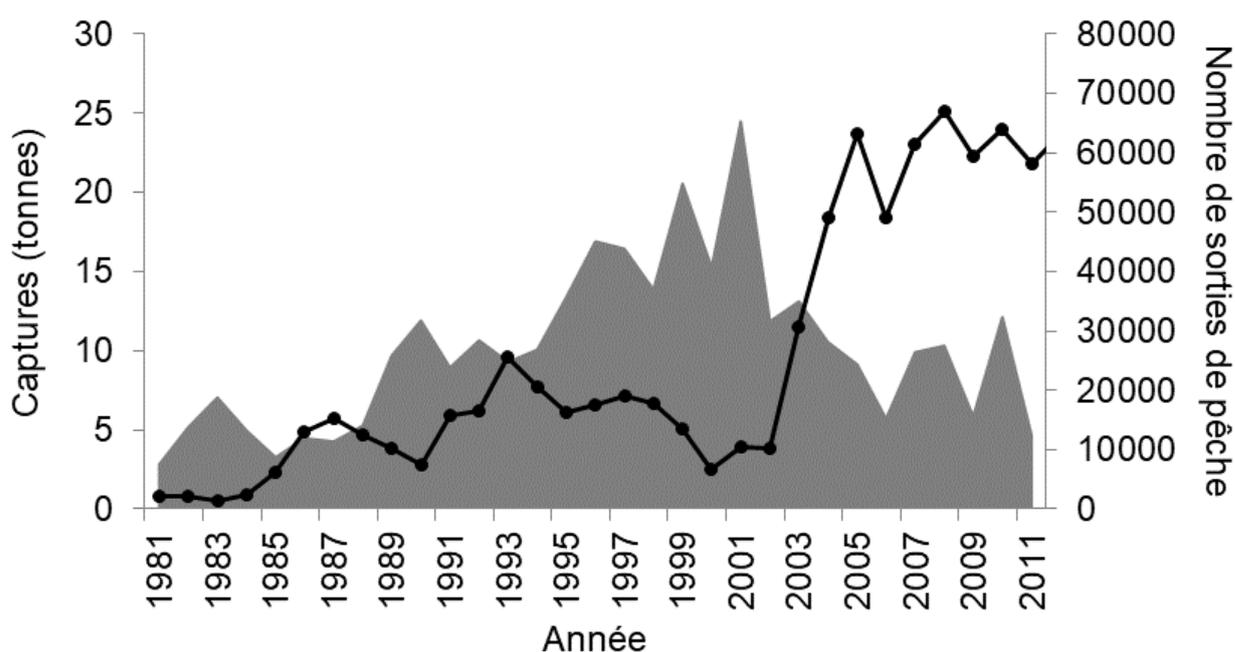


Figure 10: Total des captures (en tonnes) de *Ethmalosa fimbriata* (en noir) et nombre de sorties de pêche (ligne avec cercle) entre 1981 et 2011 (Source CRODT adaptée par Baldé *et al.* 2018).

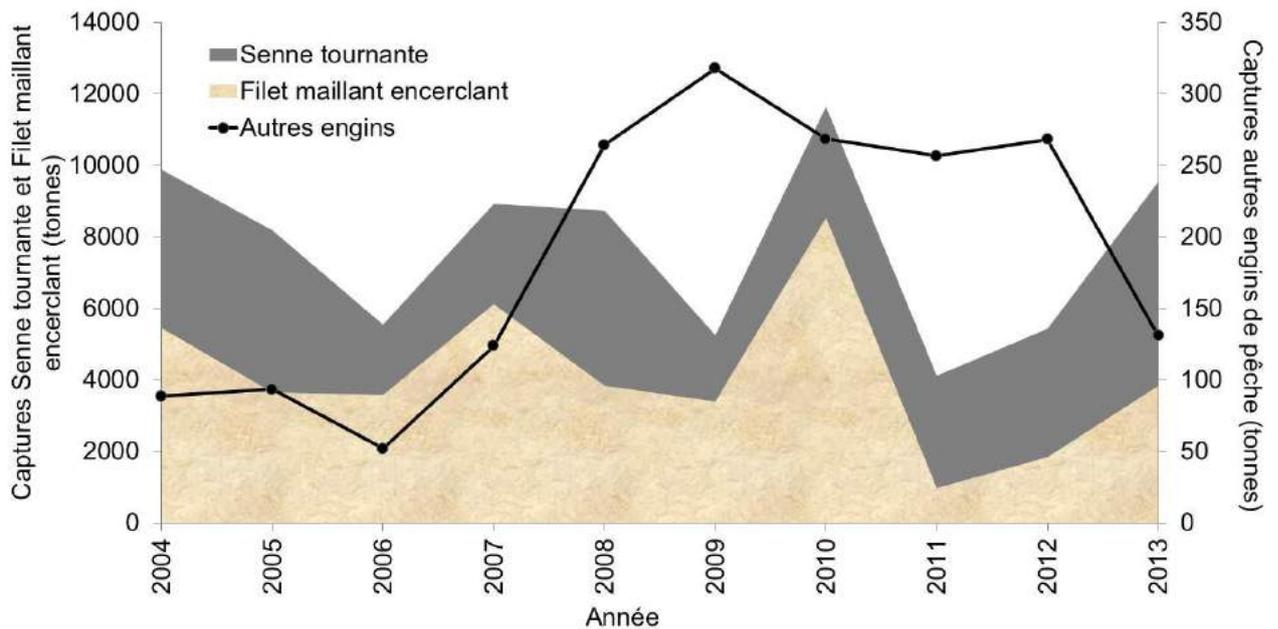


Figure 11: Débarquement annuel de *Ethmalosa fimbriata* le long de la côte sud du Sénégal (2004 à 2013). Senneurs (gris), filets maillants encerclant (beige), autres engins (ligne noire), y compris filets maillants de surface, ligne palangre glacière, filets maillants de fond, ligne simple non motorisé, filets maillants dérivants, sennes de plage et trémails (Source CRODT adaptée par Baldé *et al.* 2018).

Pour le secteur de l'économie côtière, la pêcherie d'*E. fimbriata* génère 24 200 emplois directs et indirects (8 100 pêcheurs, 6 631 transformateurs et 9 500 vendeurs de poissons) au Sénégal (Kébé *et al.* 2015). Au Sénégal, *E. fimbriata* contribue grandement à l'alimentation des sénégalais, qui consomment entre 7 et 25 kg de poisson par habitant. En effet, la population locale consomme 90 % des débarquements, d'une valeur de 11 milliards CFA (<http://www.spcsrp.org/fr>, consulté le : 16/11/2017). Malgré l'importance de la contribution de l'espèce à la sécurité alimentaire du Sénégal, l'ampleur et la dynamique de son exploitation sont encore largement inconnues.

4. Autres espèces de petits poissons pélagiques exploitées au Sénégal

4.1. La Sardinelle plate (*Sardinella maderensis*) de la famille des clupéidés

4.1.1. Biologie

Cette espèce a une distribution très côtière et occupe le plus souvent les fonds inférieurs à 50 m. Elle est abondante en saison chaude. La nurserie principale se trouve au nord du Cap Timiris. *Sardinella maderensis* (Figure 12), moins migratrice que *S. aurita*, est une espèce à affinité tropicale tolérant les gammes de températures allant de 20 à 23 °C (Conand et Fagetti 1971; Marchal 1991). Cependant d'après Ben-Tuvia (1960), selon les régions, elle peut supporter les eaux de température allant de 15 °C (en Algérie) à 25 °C et des salinités allant de 20 ‰ au

niveau de l'estuaire des grands fleuves (Niger, Congo, Nil) à 40 ‰ dans l'est de la Méditerranée. Les individus de grandes tailles (> 24 cm) sont faiblement représentés au Sénégal, alors qu'en Mauritanie la taille maximale est de 32 cm (longueur à la fourche) (Fréon 1988). *S. maderensis* se reproduit tout au long de l'année au Sénégal. La première période de reproduction se déroule d'avril à octobre. Une deuxième période de reproduction, avec une reproduction continue (plus intense que pendant la première période), a lieu de janvier à la fin de février (Ba *et al.* 2016). *S. maderensis* se nourrit de planctons comme les diatomées, les dinoflagellés et les larves de crustacés (Hilton-Taylor 2000).



Figure 12: Photographie de *Sardinella maderensis*, nom vernaculaire Yaboy tass en wolof, de la famille des clupéidés, largement consommée par la population sénégalaise (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).

4.1.2. Distribution géographique

Sardinella maderensis est un poisson pélagique de la famille des Clupéidés. On la rencontre depuis la Méditerranée méridionale jusqu'en Angola. Cette espèce est présente du nord au sud de la ZEE mauritanienne (Figure 13).

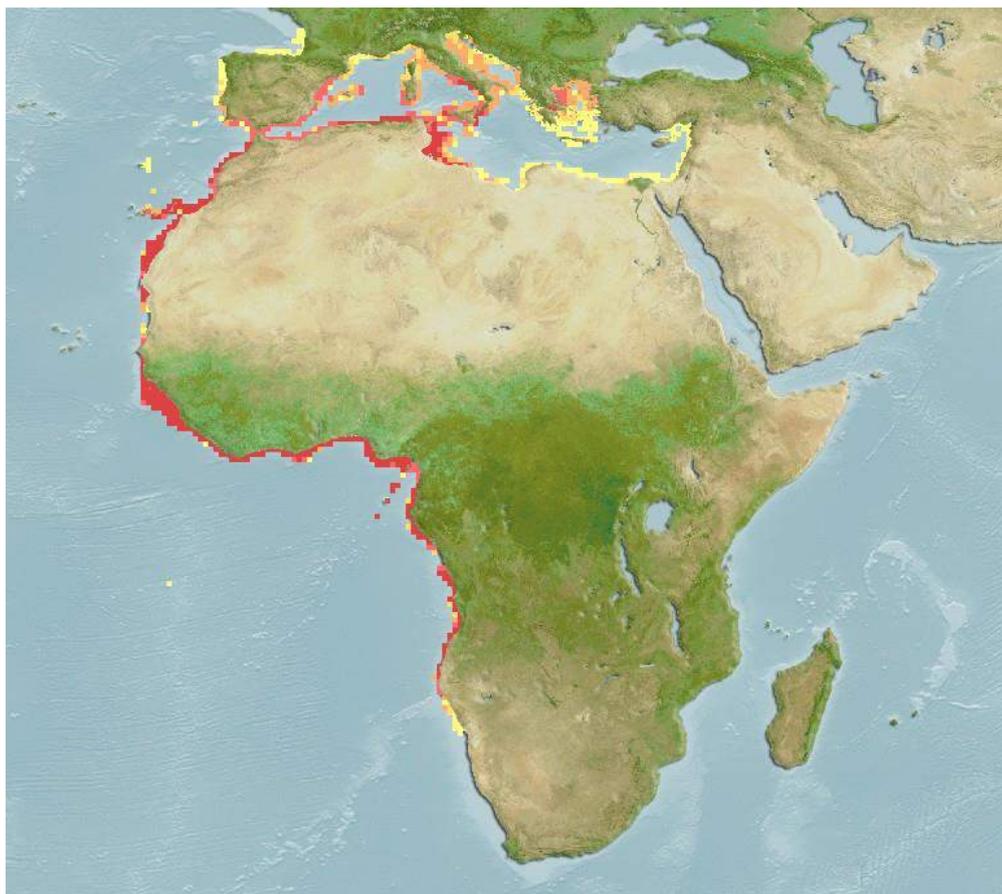


Figure 13: Localisation de *Sardinella maderensis* à travers le monde. Les couleurs de l'aire de répartition indiquent le degré d'adaptation de l'habitat qui peut être interprété comme des probabilités d'occurrence. (https://www.aquamaps.org/receive.php?type_of_map=regular, consulté le 31/05/2018).

4.1.3. Exploitation halieutique

Contrairement à la senne coulissante (Bouso 1994) qui est principalement utilisée pour la pêche de *S. aurita*, le filet maillant encerclant (Bouso 1994) est utilisé surtout pour *S. maderensis* (Deme *et al.* 2012). Au Sénégal, Joal en a toujours constitué le site de débarquement principal. Dans cette région du Sénégal, les captures ont sensiblement augmenté durant la période allant de 1981 à 2003 jusqu'à atteindre un pic de plus de 100 000 t/an, mais elles ont décliné par la suite jusqu'à moins de 60 000 t/an en 2010 (Thiao 2012). Les débarquements à Mbour sont beaucoup moins importants (~ 20 000 t / an), mais suivent le même schéma temporel qu'à Joal (Thiaw *et al.* 2017). Les CPUE ont augmenté de manière constante jusqu'en 2004 mais par la suite elles ont montré une tendance à la baisse (Thiaw *et al.* 2017). Les derniers travaux de la FAO (2016) montrent que l'espèce est en état de surexploitation et recommandent une réduction de l'effort de pêche dans tous les segments de la pêcherie.

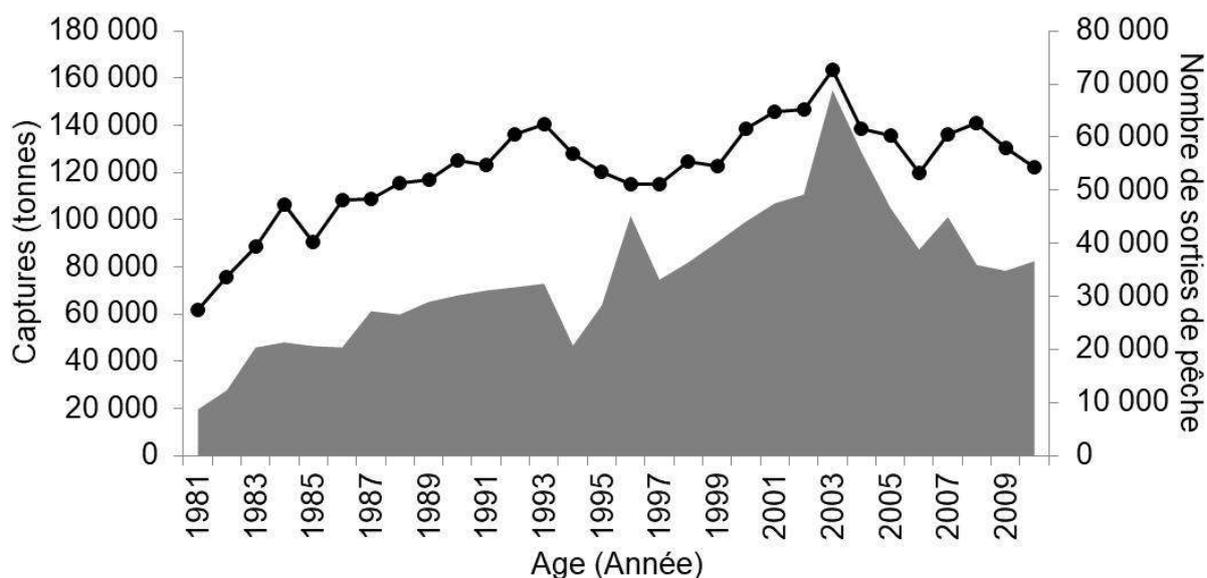


Figure 14: Total des captures (en tonnes) de plates (*Sardinella maderensis*, en noir) et nombre de sorties de pêche (ligne avec point) entre 1981 et 2011 (Source CRODT adaptée par Thiaw *et al.* 2017).

La majeure partie des captures débarquées par la flotte artisanale est utilisée pour la consommation humaine. Certains poissons sont achetés tout frais pour la consommation directe ou bien ils sont transportés par des camions frigorifiques vers l'intérieur du pays. Cependant, une bonne partie de la capture est fumée ou séchée (Deme *et al.* 2012).

4.2. Le Chinchard (*Trachurus trecae*) de la famille des Carangidés

4.2.1. Biologie

Trachurus trecae (Figure 15) a des zones distinctes pour la reproduction, l'alimentation et l'hivernage. La migration est probablement déterminée par la température de l'eau et la disponibilité des organismes proies (Cheung *et al.* 2005). Son aire de distribution s'étend du Maroc à l'Angola (Bianchi *et al.* 1999). *Trachurus trecae* est une espèce bentopélagique, généralement présente près du fond (15 - 22 °C) entre 20 et 100 m de profondeur ; parfois aussi pélagique et près de la surface par moments (Bowker 2013). Il se reproduit dans les régions d'eaux chaudes au large des côtes mauritaniennes et du Sahara marocain (Arkhipov 2009). Les juvéniles se trouvent dans les eaux subtropicales et tropicales (Bowker 2013). Le régime alimentaire de l'espèce se compose de poissons, calmars et crustacés (FAO 2018).



Figure 15: *Trachurus trecae* nom vernaculaire Dyay en wolof (Crédit photographique B. S. Baldé 2018)

4.2.2. Distribution géographique

Les chinchards noirs en général (*Trachurus* sp, *Carangidae*, L., 1758) sont des poissons semi-pélagiques, largement répandus dans la mer et supportant de grandes pêcheries. On les rencontre généralement sur le plateau continental : des îles ouest-africaines du Cap-Vert (Crawford, 1987), au nord de la mer de Norvège et de la mer du Nord (Knijn *et al.* 1993) ainsi que dans la mer Méditerranée (Tsangridis et Filippousis 1991) et dans la mer Noire (Shiganova 1998). Dans l'Atlantique Centre-Est, on trouve quatre espèces de *Trachurus* avec des aires de répartition légèrement différentes mais qui se chevauchent : *T. trachurus*, *T. mediterraneus* (Steindachner, 1868), *T. picturatus* (Bowdich, 1825) et *T. trecae* (Suda *et al.* 1995). La plus importante de ces espèces en termes de capture au Sénégal est *T. trecae* (Thiao *et al.* 2016). Au large de la côte nord-ouest africaine, deux stocks de *T. trachurus* (Figure 15) ont été distingués en fonction des caractères morphométriques, du poids des otolithes et des caractéristiques de la population (Galaktionova *et al.* 1989): le stock sénégal-mauritanien (au sud de 23 °N) et le stock marocain sahraoui (23 °N au détroit de Gibraltar) (Murta 2000).

4.2.3. Exploitation halieutique

Au Sénégal, la pêche des chinchards est pratiquée à la fois par une pêche industrielle qui s'est quasiment arrêtée en avril 2012 et une pêche artisanale qui les capture en tant que prise accessoire. Aucune étude sur la dynamique d'exploitation de cette espèce n'a été effectuée au Sénégal. Cependant, les derniers résultats de la FAO (2016) dans la sous-région mettent en évidence que le stock est pleinement exploité.

4.3. Le Maquareau (*Scomber colias*) de la famille des Scombridés

4.3.1. Biologie

Scomber colias (Figure 16) est également une espèce pélagique cosmopolite de taille moyenne (Collette 1986) à caractère hautement migratoire sur le plateau continental. Elle mène principalement une vie pélagique côtière et, dans une moindre mesure, épipélagique ou mésopélagique au niveau du talus continental (Collette 1986). L'espèce est principalement distribuée à des profondeurs allant jusqu'à 250-300 m (Collette 1986). La plupart des informations sur sa biologie de l'espèce proviennent d'études menées dans les eaux côtières portugaises continentales (Martins 1996), les îles Canaries (Lorenzo-Nespereira 1993), le golfe de Cadix (Rodriguez-Roda 1982), le golfe de Gascogne (Lucio 1993), les mers helléniques (Kiparissis *et al.* 2000) et l'archipel des Açores (Carvalho *et al.* 2002). Elle se reproduit pendant les périodes les plus chaudes de l'année (Keč et Zorica 2013). La stratégie de reproduction de *S. colias* est différenciée par son caractère itéropare, gonochorique, ovipare et ne présentant aucun dimorphisme sexuel (Gordo *et al.* 2008). Des études antérieures au large de l'Afrique du Nord-Ouest suggèrent que les copépodes, les euphausiacés et, dans une moindre mesure, les poissons sont les principales composantes du régime des *S. colias* juvéniles et adultes (Weiss 1974).



Figure 16: *Scomber colias*, nom vernaculaire Ouo en wolof (Crédit photographique B. S. Baldé 2018).



Figure 17: *Scomber japonicus* nom vernaculaire Wayang en Wolof (<http://www.fishbase.org>, consulté le 01/06/2018)

1.1.1. Distribution géographique

La famille des *Scombridae* renferme 15 genres et environ 51 espèces de poissons marins épipélagiques et généralement migrateurs, caractérisés par un corps allongé et fusiforme bien que modérément comprimé dans certains genres (Collette *et al.* 2001). Dans cette famille, le maquereau et le thon forment la base d'importantes pêcheries commerciales, récréatives artisanales, avec plus de la moitié des prises mondiales dans le nord-ouest et le sud-est du Pacifique et dans le nord-est de l'Atlantique (Collette 2003). Au Sénégal, les maquereaux du genre *Scomber* sont les plus représentés dans les captures (Thiao *et al.* 2016). D'un point de vue taxonomique, trois espèces différentes ont été classiquement reconnues à l'intérieur de ce genre en fonction de caractères morphologiques multiples : *Scomber scombrus* (Linné, 1758), *Scomber australasicus* (Cuvier, 1832) et *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782). Le maquereau *S. japonicus* est traditionnellement considéré comme l'espèce la plus répandue géographiquement dans le genre, étant trouvé dans l'Atlantique, la Méditerranée et la mer Noire. Cependant, les données morphologiques et génétiques (Espiñeira *et al.* 2009) corroborent l'existence de deux espèces différentes, *S. colias* (Figure 16) dans l'Atlantique et *S. japonicus* (Figure 17) dans l'Indopacifique (Infante *et al.* 2007), classification désormais acceptée (Collette 1997). Au Sénégal il semble que l'on ait souvent confondu *Scomber colias* avec le genre *japonicus*

1.1.2. Exploitation halieutique

Scomber colias est exploitée du sud de l'Afrique et au sud de la péninsule ibérique. En Afrique du Nord-Ouest, la pêche au maquereau est le fait des senneurs côtiers marocains, chalutiers pélagiques opérant dans le cadre de l'accord de pêche Maroc-Fédération de Russie et d'autres navires affrétés par des opérateurs marocains et par plusieurs chalutiers pélagiques de différents

pays (Fédération de Russie, Ukraine, Union européenne et autres) (Velasco *et al.* 2011). Cependant, au Sénégal, il est également considéré comme une prise accessoire par la flotte artisanale sénégalaise (FAO 2008). Outre sa valeur économique pour la pêche dans plusieurs pays, elle est importante en tant que ressource halieutique et composante de l'alimentation des grands poissons pélagiques (par exemple, les thons, l'espadon et les requins), des requins, ainsi que des mammifères marins (dauphins) (Zardoya *et al.* 2004).

4.4. Le Mulet (*Mugil spp.*) de la famille des mugilidés

4.4.1. Biologie

Les espèces rencontrées en Mauritanie appartiennent à l'ordre des Perciformes et à la famille des Mugilidés au sein de laquelle, trois espèces sont représentées (*M. cephalus*, *M. bananensis* et *Liza falcipinnis*) (Bernardon et Vall 2005). Les Mugilidés (Figure 18, 19 et 20) constituent l'une des familles de poissons les mieux représentées dans les eaux côtières mauritaniennes. Ces trois espèces sont également prises en compte au Sénégal par le CRODT, dans le cadre de son diagnostic sur le mullet réalisé en décembre 2009. La migration du mullet jaune est directement liée au cycle de reproduction (Ndour *et al.* 2014). En Mauritanie, le banc d'Arguin sous l'influence directe d'upwelling constituerait la zone de nourricerie, tandis que la reproduction se produirait plus au sud entre Nouakchott et l'embouchure du fleuve Sénégal. Les larves entreraient dans l'estuaire du fleuve Sénégal où elles trouveraient les conditions nécessaires à leur croissance et leur protection (Ndour *et al.* 2014). La répartition et les migrations transfrontières du mullet induisent des flux humains et matériels. Pêché au Nord du Sénégal dans de faibles proportions à la fin de sa migration Nord Sud, le mullet l'est en revanche principalement en Mauritanie (Bernardon et Vall 2005). Le mullet jaune peut atteindre 120 cm (Stiassny *et al.* 2007). De nos jours en Mauritanie, il est très rare d'observer des individus dont la taille atteint 70 cm (Bernardon et Vall 2005). Cette situation peut être considérée comme le résultat d'une forte exploitation des juvéniles.



Figure 18: *Mugil cephalus*, nom vernaculaire Guiss en wolof (<http://www.fishbase.org>, consulté le 01/06/2018)



Figure 19: *Mugil capurrii*, nom vernaculaire Deem en wolof (Crédit photographique B. S. Baldé 2018)



Figure 20: *Mugil bananensis*, nom vernaculaire baniakh en wolof (<https://www.fishbase.org>, consulté le 01/06/2018)

4.4.2. Distribution géographique

Mugil cephalus (mulet jaune) est distribué dans les eaux chaudes et tempérées des océans Atlantique, Pacifique et Indien. Il vit en abondance dans les eaux marines côtières, les estuaires et les lagunes. Le mulet noir (*Mugil capurrii*) est benthopélagique et adapté aux eaux saumâtres. Son aire de distribution s'étend le long des côtes marocaines au Nord des côtes sénégalaises (Thomson 1997) sur le plateau continental dans des fonds de 0 à 120 m (Bernardon et Vall 2005).

4.4.3. Exploitation halieutique

En Mauritanie, il fait l'objet d'une pêche traditionnelle par les Imraguens, célèbres pêcheurs spécialisés locaux, qui l'exploitent pour la fabrication de la poutargue (ovaires séchés, qui peut tant soit peu servir de substitut au caviar, rarissime et au prix exorbitant), du « tichtar » (chair séchée) et de l'huile (têtes et intestins bouillis) (Baldé 2014). Au Sénégal, il est consommé à l'état frais et n'est exceptionnellement transformé artisanalement qu'en cas de méventes. Les produits dérivés sont le *tambadiang*, le *métorah* et le *sali* (Baldé 2014). Les captures de *M. cephalus* au Sénégal ont été estimées en 2015 à 8 900 tonnes (Thiao *et al.* 2016).

4.5. Le Tassergal (*Pomatomus saltator*) de la famille des Pomatomidés

4.5.1. Biologie

Pomatomus saltator (Figure 21) peut mesurer jusqu'à 130 cm et peser 14,4 kg ; ce qui correspond à un âge maximal de 9 années (Wilk 1977). La reproduction de l'espèce a lieu dans les deux intersaisons (froide – chaude et chaude – froide) (Champagnat 1983).



Figure 21: *Pomatomus saltator*, nom vernaculaire Ngott en wolof (<https://www.fishbase.org>, consulté le 01/06/2018)

4.5.2. Distribution géographique

Connu sous le nom vernaculaire de tassergal en français et « Ngot » en Wolof, l'espèce appartient à la famille des *Pomatomidae*, de l'ordre des Perciformes, de la classe des Actinoptérygiens. Elle est rencontrée en eau saumâtre et en mer à des profondeurs qui varient de 0 à 200 m (FAO-FIGIS 2005). *Pomatomus saltator* est un poisson côtier et pélagique (Le Gall 1934). Il est largement mais irrégulièrement distribué dans toutes les eaux tropicales et subtropicales à l'exception de l'Océan pacifique (Fricke 1999). De janvier à février, *Pomatomus saltator* migre vers le Sud des côtes mauritaniennes et la côte Nord sénégalaise. Il se stabilise au niveau de la Grande côte sénégalaise en mars et avril (Champagnat 1983). Les travaux effectués par Champagnat (1983) sur la migration de *P. saltator* montrent que ces déplacements sont fortement liés à leur taille, et / ou à leur âge.

4.5.3. Exploitation halieutique

Au nord de 10° de latitude nord, existent plusieurs pêcheries, la plus importante se trouve sur la Grande côte du Sénégal (au nord de Dakar) où le tassergal est exploité pendant la saison froide, de décembre à juin, par les pêcheries artisanales piroguières de Kayar et Saint Louis (Champagnat 1983). Des prises parfois plus abondantes ont lieu en novembre dans la région du Cap Blanc et au large du banc d'Arguin où en début de saison froide se forment des concentrations des individus de cette espèce. En 2015, son niveau d'exploitation a été estimé à 1 400 tonnes au Sénégal (Thiao *et al.* 2016). Il s'agit là d'un poisson emblématique des côtes sénégalaises qui a connu des niveaux de débarquements phénoménaux dans les années 1970, surtout entre Kayar et Saint-Louis.

5. Mesures de gestion des pêcheries de petits poissons pélagiques au Sénégal

L'essentiel des informations fournies ici sont tirées des différents rapports des institutions en charge de la gestion des ressources halieutiques au Sénégal et des travaux de Ndao et Bonin (2016). Cette synthèse privilégie les mesures de gestion des pêches maritimes au Sénégal sur les petits poissons pélagiques.

La gestion des ressources halieutiques maritimes du Sénégal est confiée à l'Etat. Elles sont sous l'autorité administrative du Ministère de la Pêche et de l'Economie Maritime (MPEM). Le code de la pêche a connu plusieurs révisions depuis sa création en 1976. En effet, le Code de la Pêche créé en 1976, fut révisé pour sa première fois en 1987 par la Loi 87-27 qui aussi à son tour a été révisée en 1998 par la Loi 98-32. La Loi 98-32 est accompagnée du décret 98-498 qui identifie les domaines de couverture de la loi et ainsi que les dispositions des plans de gestion et des mesures de gestion techniques. Cependant, le code de la pêche de 1998 a été abrogé par le code de la pêche de 2015. De tout cela, il résulte une évolution de la réglementation de la pêche de petits pélagiques de 1976 à 2015 résumée dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Evolution de la réglementation sur les mailles (en mm) des engins de pêche de 1976 à 2015 (Ndao et Bonnin 2016).

Types d'engins	Maille 1976	Maille 1987	Maille 1998	Maille étirée 2015	Maille de côté 2015
Filet maillant de fond	130	100	100	100	50
Filet maillant dérivant de surface	50	50	50	50	25
Senne de plage	20	40	50	50	25
Filet maillant encerclant	-	60	60	60	30
Epervier	20	40	40	40	20
Senne tournante coulissante	-	-	28	28	14
Chalut pélagique	70	50	50	50	-

Jusqu'en 2005, la pêche artisanale était soumise à un régime d'accès libre. Cependant, depuis 2005, l'exercice de cette activité dans les eaux maritimes sous juridiction sénégalaise est assujéti à l'obtention d'un permis de pêche pour tous les nationaux voulant exercer la pêche artisanale maritime. Le permis de pêche artisanale varie en fonction des engins de pêche et de la longueur de l'embarcation. C'est ainsi que l'on distingue le permis A pour la pêche à pied, le permis B pour les pirogues de 0 à 13 mètres et le permis C pour les pirogues de plus de 13 mètres (cf. Fall 2009). Concernant les artisans pêcheurs étrangers autorisés à pêcher sous le couvert d'un accord de réciprocité, les conditions d'exercice de leurs activités sont définies dans

l'accord ou le protocole liant leur pays au Sénégal. Les navires de pêche industrielle doivent obtenir des licences de pêche.

Compte tenu de l'importance économique et sociale de la pêche pélagique artisanale, la Loi sénégalaise lui confère une certaine forme de protection, en la préservant partiellement de la concurrence de la pêche industrielle. L'article 47 du Décret d'application du Code de la Pêche Maritime restreint les zones autorisées aux activités industrielles : les chalutiers pélagiques côtiers sont interdits de pêche dans toute la « zone centre » de la ZEE, correspondant à la péninsule du Cap-Vert (Dakar), à la « Petite Côte », les principales zones traditionnelles de la pêche artisanale (bande des 6-7 milles marins) et de frayères du Sine Saloum (zone estuarienne de mangrove).

Les mesures de gestion ont été introduites à la fois par le gouvernement et les comités locaux de cogestion. Elles comprennent l'interdiction de certains engins non sélectifs tels que les filets en nylon ou mono-filaments. En effet, non biodégradable, ces types de filets sont souvent perdus sur les lieux de pêche aux abords des épaves et des fonds rocheux (protection, reproduction), là où la concentration de poissons est importante. Ces filets perdus continuent à pêcher inutilement pendant des dizaines d'années (pêche fantôme) (Thiao *et al.* 2017). Les mesures de gestion comprennent également les mailles (Tableau 1) et la taille minimale de capture. La maîtrise des tailles minimales de capture dans les zones de pêche est également un outil indispensable pour la régulation de l'effort de pêche. L'article 39 de l'avant-projet de décret portant application du Code de la pêche maritime interdit la capture, le transport et la vente en dessous des tailles et poids. Il n'existe pas encore de restrictions gouvernementales sur le nombre de pirogues ou sur la quantité de poissons débarqués. Il faut noter aussi, la création d'Aires Marines Protégées (AMP), de zones de pêche interdites et l'immersion de récifs Artificiels. Toute ces mesures et outils de gestion contribuent à la préservation de la biodiversité, au maintien des processus écologiques essentiels (exemple enrichissement du milieu marin côtier par la mangrove), à la protection d'une merveille de la nature, à la conservation de milieux importants pour les êtres vivants dans la mer, à la préservation d'espèces menacées, à la sauvegarde de valeurs culturelles et historiques, etc.

Une proposition de plan d'aménagement des sardinelles a été formulée par le Ministère de la Pêche et des Economies Maritimes (MPEM) à travers la DPM. L'objectif du plan est la maximisation de la production de sardinelles en vue de contribuer à la satisfaction de la demande nationale en produits halieutiques, tout en veillant à maintenir la structure et la fonction de l'écosystème dont dépendent ces ressources.

Vu le caractère partagé des sardinelles, une gestion concertée entre les pays concernés est, par conséquent, plus efficace. La concertation souhaitée devrait porter essentiellement sur les

possibilités de pêche de chaque pays et l'harmonisation des mesures techniques de gestion. Cependant, la stratégie qu'il faut bâtir pour arriver à une application effective de ces mesures peut différer d'un pays à l'autre suivant les spécificités de la pêche.

Au Sénégal, il s'agira pour ce plan de créer un cadre incitatif qui puisse amener les acteurs à la base à respecter les règles de gestion qu'ils auront eux-mêmes proposées. Les Conseils Locaux de Pêche Artisanale (CLPA) représentant toutes les parties prenantes. En coordination avec l'Administration des pêches (appui technique et financier), des initiatives de cogestion des ressources en sardinelles devraient porter sur :

- le potentiel maximum à pêcher pour ne pas dépasser le rendement maximum durable ;
- les conditions d'accès à la pêche notamment l'autorisation requise, les caractéristiques des engins de pêche à utiliser, les zones et les périodes de pêche.

En termes de valorisation des pêches, le plan d'aménagement propose de réduire les pertes post-capture et d'améliorer la transformation artisanale du poisson, particulièrement en période de forte production. En effet, les produits issus de cette valorisation sont, pour l'essentiel, destinés à la consommation locale surtout des populations des zones reculées qui ont accès difficilement aux produits frais. Aussi, la valorisation des résidus des produits transformés notamment en engrais organique ou en complément d'aliment de bétail ou de volaille est à encourager car c'est une source additionnelle d'emplois et de revenus.

Dans le cadre de la recherche, le plan d'aménagement propose les recherches d'accompagnement en appui à la mise en œuvre du plan d'aménagement des pêcheries de sardinelles. Elles porteront essentiellement sur l'évaluation annuelle des potentialités halieutiques des sardinelles, la consolidation d'un système d'information robuste sur les pêcheries de pélagiques côtiers et sur les sardinelles en particulier et une analyse périodique de la chaîne de valeurs de ces espèces.

6. Conclusion

6.1. Conditions hydrographiques des eaux maritimes

Le plateau continental sénégalais est bordé par un littoral de 240 milles marins entre les latitudes 12 °20' et 16 °03' N (Rebert 1982). Dans les eaux sénégalaises, il y a deux saisons contrastées : une saison froide (novembre à mai) et une saison chaude (juin à octobre), induite par les conditions climatiques notamment le mouvement saisonnier de l'anticyclone des Açores (Fréon *et al.* 1979). La saison froide est influencée par les alizés du secteur nord. Pendant la saison chaude, ces vents disparaissent laissant la place aux vents de la mousson, moteur des pluies dans le sud du Cap-Vert (Dakar, Sénégal). Le profil de la côte et l'intensité des vents déterminent les fluctuations spatiales et temporelles de l'upwelling (Sow 2014). L'upwelling n'apparaît que

pendant l'hiver-printemps au Sud (entre 10 °N et 25 °N) (Faye *et al.* 2015). La variabilité saisonnière du forçage du vent est le principal moteur de la variabilité saisonnière de la concentration de la chlorophylle de surface. Dans la région sénégal-mauritanienne (10 ° -19 °N), le phytoplancton est mis en valeur avec une importante extension offshore en hiver et au printemps, suivie d'une chute brutale en été (Auger *et al.* 2016). Le phytoplancton est à la base de la richesse biologique du milieu marin, il présente une structure particulière au sud du Sénégal, le minimum de température étant localisé au milieu du plateau continental large et peu profond (Ndoye *et al.* 2014). Le changement climatique pourrait influencer le système de remontée d'eau, car l'intensification des vents côtiers pourrait entraîner une augmentation de l'intensité de l'upwelling (Bakun 1990; McGregor *et al.* 2007), mais le contraire a été observé par Barton *et al.* (2013).

6.2. Bio-écologie et exploitation de *Sardinella aurita*

Les caractéristiques de croissance et de la reproduction continue des populations de *S. aurita* varient selon les régions. Par exemple, dans l'Atlantique Est (par exemple, au large du Sénégal), *S. aurita* possède une longueur asymptotique de 36,5 cm de longueur totale (Boëly *et al.* 1982b) et une saison de reproduction qui s'étend de février à mai et d'octobre à novembre (Boëly 1982a). Dans l'ouest de l'océan Atlantique (au large du Venezuela), l'espèce possède une longueur asymptotique de 32,6 cm (LT) et une période de reproduction de janvier à mars et d'octobre à décembre (Gassman *et al.* 2008). En Méditerranée (au large de la Grèce), *S. aurita* atteint une longueur asymptotique de 21,4 cm (LT) (Tsikliras *et al.* 2005) et une période de reproduction plutôt limitée entre mai et juin (Tsikliras et Antonopoulou 2006). Les caractéristiques biologiques de *S. aurita*, comme la croissance et la reproduction, sont fortement influencées par les conditions environnementales (p. Ex., L'intensité des remontées d'eaux profondes et la température de la surface de la mer) en Méditerranée (Tsikliras *et al.* 2005; Tsikliras et Antonopoulou 2006) et l'Atlantique Ouest (Fréon *et al.* 1997). Ces résultats suggèrent que la croissance et les périodes de reproduction de *S. aurita* dans l'Atlantique Est (au large du Sénégal) pourraient également être influencés par l'intensité de l'upwelling et la température de la surface de la mer. Actuellement, on sait peu de choses sur la manière dont les facteurs environnementaux affectent la croissance et la reproduction de *S. aurita* dans l'Atlantique Est.

En termes d'exploitation, *S. aurita* fait déjà l'objet d'une exploitation intensive par des flottes artisanales au Sénégal (Thiao 2009) et en Mauritanie par des flottes de pêche étrangères dans le cadre d'accords de pêche (ex : Union Européenne et Fédération Russe et Hollande) ainsi qu'au Maroc avec une présence d'une petite flottille artisanale pêchant près de la côte (Isselmou et Baye 2009). En raison de la demande croissante de *S. aurita* pour la consommation humaine, l'effort de pêche des flottes artisanales au Sénégal et en Mauritanie a régulièrement augmenté ces dernières années. Compte tenu de la pression de pêche importante subie par *S. aurita*, les

gestionnaires des pêches ont cherché à modéliser les séries chronologiques des prises comparées à la densité, au recrutement ou à la production (Maxim et Maxim 1988; Limam 2005; Thiaw *et al.* 2017). En effet, appliquer ces indicateurs à des stocks tels que *S. aurita* pour démontrer leur utilité et permettre aux acteurs de la pêche (p.ex. pêcheurs, gérants de supermarchés, consommateurs et politiciens) de participer à la gestion des pêches et de renverser le schéma mondial de surpêche (Froese 2004).

6.3. *Ethmalosa fimbriata*, une espèce peu connue mais fortement exploitée

Ethmalosa fimbriata est la plus répandue des clupéidés dans les eaux froides de la côte ouest africaine (Charles-Dominique 1982). Il s'agit d'une espèce estuarienne d'origine marine, qui peut vivre dans une large gamme de salinité variant entre 5 et 90 (Charles-Dominique et Albaret 2003; Abowei 2009). La reproduction d'*E. fimbriata* est possible tout au long de l'année (Albaret *et al.* 2005) et les principales périodes de reproduction sont pendant la saison froide dans l'estuaire et la saison chaude en mer (Faye *et al.* 2014). Le sex-ratio exprimé en pourcentage de mâles dans l'échantillon au Sénégal Sud est égal à 46 % dans l'Estuaire et à 42 % dans la Mer (Faye *et al.* 2014) et la taille à la première ponte est de 16 à 18 cm (Charles-Dominique 1982; Panfili *et al.* 2004; Faye *et al.* 2014). Cette espèce réagit de façon spectaculaire et rapide aux changements du climat océanique et présente des caractéristiques biologiques qui la rendent très sensible aux fluctuations environnementales (Charles-Dominique 1982; Charles-Dominique et Albaret 2003; Panfili *et al.* 2004).

Le stock de ethmalose est considéré comme surexploité dans la sous-région (FAO 2016). Une diminution des captures a été observée depuis 2013 pour cette espèce. Elle est principalement exploitée par les pêcheries artisanales en Gambie, au Sénégal et récemment en Mauritanie. Elle est surtout pêchée au moyen de la senne tournante en Mauritanie, et de filets maillants encerclant au Sénégal et en Gambie.

Les captures de *E. fimbriata* au Sénégal ont légèrement fluctué au cours de cette période, mais ont chuté à partir de 2010 avec environ 45 % en 2011 et 34 % en 2012 avant de remonter en 2013 et 2014 (79 %). Au Sénégal, l'effort de pêche des filets maillants encerclant est passé de 22 553 sorties en 2013 à 30 513 sorties en 2014 soit une hausse de 35 %. La production, surtout le long de la Petite Côte du Sénégal (Mbour et Joal), est toujours stimulée par l'existence du marché sous régional et l'implantation d'usines de production de farine de poisson.

6.4. Nécessité de prendre des mesures de gestion

Sardinella aurita et *E. fimbriata* présentent de fortes variations d'abondance d'une année à autre (Diankha *et al.* 2013; Thiaw *et al.* 2017). Vu le niveau d'exploitation de ces espèces, les propositions de plans d'aménagement qui prennent du temps à être validées et le

développement et la modernisation de la pêche artisanale, on ne peut qu'être pessimiste par rapport à une gestion qui se veut durable.

En effet, la gestion des pêches est une stratégie importante pour assurer l'utilisation durable des ressources ces dernières années, mais les cas où cela a vraiment réussi sont remarquables pour leur rareté (Campbell *et al.* 2006). Les systèmes de gestion des pêches centralisés et mise en place ont échoué pour diverses raisons, notamment celles relatives à l'accès incontrôlable de la plupart des pêcheries, au coût de l'application de nombreuses mesures de gestion de pêche, au manque d'implication des pêcheurs dans les processus décisionnels, aux conflits entre les objectifs politiques et l'écart entre les politiques et les actions (Banque mondiale, 2004).

Cependant, il faut noter que toute décision de développement visant à améliorer la production de la pêche est susceptible d'affecter négativement l'accès et la productivité des autres ressources (p.ex. agriculture). En effet, une réponse fréquente aux pressions sur la pêche, en particulier pour les hommes, est de migrer vers de nouveaux domaines où leurs compétences actuelles seront nécessaires. Ils changent souvent leurs sources de revenus / emplois (p.ex. les agriculteurs qui deviennent des pêcheurs, les pêcheurs deviennent des commerçants) (Campbell *et al.* 2006). Ceux-ci semblent être des changements mineurs, mais ils impliquent de nombreuses adaptations et ajustements liés aux rôles domestiques, aux transports, aux réseaux sociaux, aux arrangements de crédit, à l'accès au marché et à la connaissance (Campbell *et al.* 2006). Ainsi, la gestion efficace de la pêche pour atteindre les objectifs alimentaires et environnementaux nécessitera l'action concertée des acteurs mêlant professionnels, scientifiques et gestionnaires, ex., pêcheurs, gestionnaires des pêches, économistes, sociologues, hydrologues, écologue, halieutes et physiciens.

PARTIE II :

**Evaluation de l'impact de la pêche sur la dynamique
des populations de *Sardinella aurita* et de *Ethmalosa*
*fimbriata***

Introduction

Au Sénégal, les petites pélagiques côtiers sont exploités intensivement par les flottes artisanales et prédominent dans les débarquements en volume et en valeur marchande (Diankha *et al.* 2017). La pêche artisanale est le secteur qui cible le plus les ressources pélagiques côtiers (*S. aurita*, *S. maderensis* et *E. fimbriata*, notamment) en raison de leur présence sur toute la côte sénégalaise et du fait que la ressource est beaucoup plus accessible à leurs engins de pêche (Kébé 1994). Les débarquements totaux des pêcheries artisanales en petits pélagiques (*en référence à ces 3 espèces*) sont estimés à 400 000 tonnes en 2015 (Thiao *et al.* 2016). Les forces motrices mises en œuvre dans l'exploitation des petits pélagiques sont d'ordre démographique, économique, institutionnel et technologique (Bâ *et al.* 2017). Les captures par unité d'effort de pêche (CPUE) dans les pêcheries artisanales sont sujettes à de multiples sources de variabilité en raison de la nature composite de la pêcherie (Ferraris 1994).

Dans ce chapitre, nous déterminons si les changements dans les débarquements sont liés à l'augmentation de l'effort de pêche et / ou de l'efficacité des techniques de pêche. Pour ce faire, nous utilisons des données biologiques et des débarquements de *S. aurita* et *E. fimbriata*, recueillies sur près de deux décennies, pour estimer : (1) les taux de croissance annuels obtenus à partir de la littérature halieutique sur les débarquements pour la côte ouest africaine ; (2) le nombre et la mortalité par pêche du stock de *S. aurita* et *E. fimbriata*. Ces données ont été utilisées pour décrire la pêcherie de ces 2 espèces en relation avec le développement et la modernisation de la pêche artisanale. Il est espéré que les résultats montreront les bénéfices potentiels d'une simple politique de gestion adaptative et souligneront l'importance de prendre en compte les interactions spécifiques entre le secteur artisanal et les gestionnaires des pêches.

1. Bases de données utilisées

1.2. Origine des données de *Sardinella aurita*

1.2.1. Données biologiques

Les données qui ont servi à l'étude de la croissance de *S. aurita* ont été obtenues à partir des enquêtes des débarquements des pêches artisanales dans les sept (7) principaux ports de pêche artisanale le long de la côte sénégalaise de juillet 2013 à juin 2014 (Figure 1). Trois ports (Kayar, Saint-Louis et Yoff) sont situés dans la partie nord de la côte (de 16 ° 04 'N à 14 ° 36' N), où le plateau continental est étroit. Les autres ports (Hann, Mbour, Joal et Kafountine) se trouvent le long de la côte sud (de 14 ° 36 'N à 13 ° 36' N et de 13 ° 04 'N à 12 ° 20' N) où le plateau continental est plus large. Dans les deux zones, la biomasse de *S. aurita* est généralement plus élevée dans les eaux moins profondes (0-20 m) (Brehmer *et al.* 2006) où la plupart des poissons

sont capturés presque exclusivement par des pêcheurs locaux (400/1000 sennes coulissantes) (Diankha *et al.* 2017).

La longueur totale (LT en cm) de poissons échantillonnés ($n = 32\ 346$ individus) a été mesurée à un (1) mm près, tandis que le poids frais (W) a été déterminé à 0,01 g près. Les individus échantillonnés ont été regroupés en classes de taille de 1 cm pour étudier les distributions de fréquences de taille et estimer les paramètres de croissance.

1.2.2. Données de captures

Les données de captures des pêches artisanales mensuelles de *S. aurita* de 1996 à 2013, classées par type d'engin de pêche utilisé (senne coulissante) et port de débarquement (Kayar, Saint-Louis, Yoff, Hann, Mbour, Joal et Kafountine) ont été extraites de la base de données du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT).

1.2. Origine des données de *Ethmalosa fimbriata*

1.2.1. Données biologiques

À la lumière des différences génétiques entre les stocks d'*E. fimbriata* (Durand *et al.* 2013), un échantillonnage mensuel des débarquements (juillet 2014 à juin 2015) a été mis en œuvre dans les quatre principaux ports de débarquement de *E. fimbriata* sur la côte sud du Sénégal : Hann, Mbour, Joal et Kafountine (Figure 1). La longueur totale (LT en cm) et le poids frais (W) au 0,01 g près ont été mesurés pour chaque poisson échantillonné à chaque site ($n = 28\ 500$). Trois catégories de stade de vie ont été distinguées sur la base de LT, comme défini par Longhurst (1960) et Fagade et Olaniyan (1972): (a) juvéniles (< 7 cm LT), (b) jeunes reproducteurs (7-17 cm LT) et (c) adultes (> 17 cm LT).

1.2.2. Données de captures

Une deuxième série de données des débarquements mensuels et par port de pêche (1996 à 2013) de *E. fimbriata* le long de la côte sud du Sénégal, a été extraite de la base de données CRODT (Figure 1). Ces données de débarquements ont été classées par type d'engin de pêche utilisé (filets maillants encerclant).

2. Principes de base de l'approche structurelle

2.1. Estimation des paramètres de croissance et de la mortalité naturelle

Les paramètres de croissance (K , L_{∞} et t_0) de l'équation de Von Bertalanffy (1938) ont été estimés à partir des données mensuelles de fréquences de taille de *S. aurita* et *E. fimbriata* en utilisant l'ensemble «TropFishR» (analyse des pêches tropicales avec R) (Mildenberger *et al.* 2017). La courbe de croissance a été modélisée en utilisant l'équation de croissance de Von Bertalanffy :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

Où L_t est la taille du poisson au temps t ; L_∞ : longueur à l'infini ; K une constante de dimension $1/t$, exprimant la vitesse à laquelle L_∞ est approchée ; t = âge (exprimé en année) ; t_0 = le temps t où la longueur du poisson est nulle.

L'âge t_L , correspondant à une longueur donnée, est obtenu à partir des travaux de l'équation de Froese *et al.* (2016):

$$t_L = t_0 - \frac{\ln\left(1 - \frac{L_t}{L_\infty}\right)}{K} \quad (2)$$

Comme la valeur de t_0 ne peut pas être estimée à partir des données des fréquence de longueur, une valeur très approximative en a été estimée en substituant L_∞ (en cm) et K (année⁻¹) dans l'équation suivante (Pauly 1983):

$$\log(-t_0) \approx -0.3922 - 0.2752L_\infty - 1.038 \log K \quad (3)$$

La mortalité naturelle a été estimée selon la méthode de McQuinn *et al.* (1990) par l'équation suivante :

$$M = 3/t_{max} \quad (4)$$

Où t_{max} est la longévité de l'espèce qui est par définition l'âge correspondant au maximum moyen de taille ($L_{max} = 95\% L_\infty$) qu'un poisson peut atteindre et qui a été estimé par l'équation de Pauly (1983):

$$t_{max} = (3/K) + t_0 \quad (5)$$

Selon la FAO (1994), la mortalité naturelle (M) des Clupéidés se situe entre 0,4 et 1.

L'équation de croissance pondérale est obtenue en combinant l'équation de croissance linéaire et la relation taille-poids :

$$W_t = W_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})^b \quad (6)$$

Où W_t est le poids corporel à l'âge t , W_∞ est le poids corporel asymptotique, et $W_\infty = a L_\infty^b$ avec a et b qui sont les paramètres de la relation taille-poids. Les paramètres du rapport taille-poids utilisé sont dérivés de la base de données FishBase (<http://www.fishbase.org/search.php>, consulté le 15/04/2017) avec $a = 0.0120$, $b = 3.098$.

Le poids corporel W_{opt} où la biomasse de la cohorte inexploitée atteint un maximum est donné par (Holt 1958) comme :

$$W_{opt} = W_{\infty} \left(\frac{K}{K + \frac{M}{3}} \right) \quad (7)$$

Où M est la mortalité naturelle.

La longueur L_{opt} correspondant à W_{opt} est donnée par Beverton (1992) comme suit :

$$L_{opt} = L_{\infty} \frac{3}{3 + \frac{M}{K}} \quad (8)$$

L'âge au pic de t_{opt} de la biomasse de cohorte inexploitée est donné en remplaçant L_t dans l'équation 2 par L_{opt} :

$$t_{opt} = \frac{\ln\left(\frac{3+M}{M}\right)}{K} + t_0 \quad (9)$$

La résolution pour L_c donne la longueur à la première capture L_{c_opt} qui résulte de la longueur moyenne de L_{opt} dans la capture et dans la partie exploitée de la population. Le début de la pêche à cette longueur donne une longueur moyenne de L_{opt} pour la capture (Froese *et al.* 2016) :

$$L_{c_opt} = L_{\infty} \frac{2+3F/M}{(1+F/M)(3+M/K)} \quad (10)$$

L'âge t_{c_opt} correspondant à L_{c_opt} est obtenu en insérant Eq 10 dans Eq 2 :

$$t_{c_opt} = \frac{\ln\left(\frac{Z(3K+M)}{M(Z+K)}\right)}{K} + t_0 \quad (11)$$

Les équations 11 et 12 peuvent être utilisées pour laisser se reproduire les poissons, en ajustant la taille à la première capture (Froese *et al.* 2016).

2.2. Modèle de simulation

La mortalité totale (Z) peut être mesurée par l'âge ou la longueur moyenne dans la population exploitée qui est la même que dans les captures si la pêche n'est pas sélective (Gulland 1969). Il est ainsi possible d'utiliser une méthode dérivée de Beverton et Holt (1957):

$$Z = \frac{K(L_{\infty} - L_{mean})}{L_{mean} - l_c} \quad (12)$$

L_c est la première taille entièrement recrutée et L_{mean} est la taille moyenne de tous les poissons de l'échantillon égale ou supérieure à L_c . La méthode peut être appliquée lorsqu'il y a peu de données disponibles parce qu'elle est basée sur une estimation représentative de la taille moyenne plutôt que sur la composition détaillée de la taille. Elle est basée sur l'hypothèse d'une sélectivité "forte" (vulnérabilité totale du poisson au-dessus de L_c) (Froese *et al.* 2016). Le taux d'exploitation a été estimé en utilisant la formule :

$$E = \frac{F}{Z} \quad (13)$$

A partir des données de base présentées ci-dessus, les courbes de rendement par recrue (Y / R) ont été calculées en utilisant le modèle de rendement par recrue de Beverton-Holt (1966):

$$Y/R = \frac{F/M}{1+F/M} (1 - L_C/L_\infty)^{M/K} \left(1 - \frac{3(1-L_C/L_\infty)}{1 + \frac{1}{M/K(1+F/M)}} + \frac{3(1-L_C/L_\infty)}{1 + \frac{2}{M/K(1+F/M)}} - \frac{(1-L_C/L_\infty)^3}{1 + \frac{3}{M/K(1+F/M)}} \right) \quad (14)$$

Le rendement maximal théorique par recrue peut être obtenu avec une mortalité par pêche infinie à $L_c = L_\infty$ (Froese *et al.* 2016). Il a été nommé rendement potentiel Y_{pot} / R (Holt 1958):

$$Y_{pot}/R = \left(\frac{M/K}{3+M/K} \right)^{M/K} \left(\frac{3}{3+M/K} \right)^3 \quad (15)$$

La biomasse par recrue (B / R) a été calculée en utilisant l'équation suivante dérivée de celle de Beverton et Holt (1957) :

$$B/R = e^{[-M(t_c-t_r)]} W_\infty \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c-t_0)}}{Z+nK} \quad (16)$$

Une feuille de calcul Excel a été utilisée pour estimer Y / R et B / R pour une gamme de valeurs F , qui ont produit une courbe Y / R et B / R en fonction de F (Pitcher 1999). Le diagramme des isoplèthes de rendement de *S. aurita* et de *E. fimbriata* a été utilisé pour évaluer l'impact sur le rendement créé par les modifications du taux d'exploitation E et du rapport longueur à la première capture sur longueur asymptotique (L_c / L_∞) en relation avec les modifications du maillage (Ama-Abasi *et al.*, 2004; Pauly et Soriano, 1986). Pauly et Soriano (1986) déclarent que le ratio de taille critique (L_c / L_∞) peut être utilisé comme indicateur de la taille du maillage des engins de pêche et le taux d'exploitation actuel (E) servir comme indicateur de l'effort de pêche.

2.3. Analyse des cohortes (« VPA » en anglais)

La technique de modélisation de cohorte d'analyse des populations virtuelles a été utilisée. Elle est basée sur les données d'appariement par classe de taille, pour estimer le recrutement chez *S. aurita* et *E. fimbriata*. Cette approche est largement utilisée dans la science halieutique (Pope 1972; Diangka *et al.* 2018). Deux ensembles de données ont été combinés pour VPA.

Le premier ensemble de données comprenait les débarquements totaux de la pêcherie artisanale sur la période 1996-2013, collectées dans les 7 principaux ports de pêche artisanale le long de la côte sénégalaise (Kayar, Saint-Louis, Yoff, Hann, Mbour, Joal et Kafountine) pour *S. aurita* et 4 principaux ports de débarquement du sud du Sénégal (Hann, Mbour, Joal et Kafountine) pour *E. fimbriata* (Figure 1). Ces données ont été extraites de la base de données du CRODT. Le nombre de sorties de pêche par type d'engin (senne coulissante pour *S. aurita* et filets maillants encerclant pour *E. fimbriata*), a été enregistré quotidiennement, tandis que les données sur les débarquements ont été recueillies de façon aléatoire pendant environ 5 jours par semaine. Après agrégation des données par port, type d'engin et période (intervalles bimensuels), les

débarquements totaux par port ont été estimés en multipliant le nombre moyen de poissons débarqués échantillonnés par débarquement par le nombre total de sorties de pêche effectuées (Thiao 2009; Chaboud *et al.* 2015). Les débarquements ont ensuite été additionnés, par mois, pour chaque port de débarquement (Chaboud *et al.* 2015; Thiao *et al.* 2016).

Un deuxième ensemble de données, utilisé uniquement pour la VPA, est constitué de la distribution mensuelle des tailles de *S. aurita* et *E. fimbriata* débarquées, par port, sur une période de 12 mois, de juillet 2014 à juin 2015. Pour estimer le recrutement à partir de la VPA, le nombre d'individus par classe de taille a d'abord été catégorisé en distributions de fréquences de tailles. Il a ensuite été supposé que tous les débarquements mensuels et par port de pêche étaient répartis selon cette fréquence moyenne de taille. Par conséquent, les poissons dont les données de taille sont manquantes pour un mois donné et le port de pêche sont remplacés par la valeur moyenne du poisson échantillonné pour ce même mois et le même port. Une clé de taille est ensuite utilisée pour convertir les données de classes de taille en groupes d'âge saisonniers en appliquant l'équation de croissance de von Bertalanffy (1938) en utilisant les paramètres de croissance obtenus pour *S. aurita* et *E. fimbriata*. Les étapes saisonnières [hiver (janvier-mars), printemps (avril-juin), été (juillet-septembre) et automne (octobre-décembre)] ont été choisies pour évaluer les caractéristiques de croissance de *S. aurita* et *E. fimbriata* (Boëly *et al.* 1982b; Charles-Dominique 1982). La mortalité saisonnière et interannuelle de *S. aurita* et *E. fimbriata* a également été calculée. Les différentes équations utilisées dans la VPA sont les suivantes :

Equation de Captures :

$$C_{t,i} = \frac{F_{t,i}}{F_{t,i}+M} \times N_{t,i} \times (1 - e^{-(F_{t,i}+M)}) \quad (17)$$

Equation de survie :

$$N_{t+1,i+1} = N_{t,i} \times e^{-(F_{t,i}+M)} \quad (18)$$

[Une approximation de l'équation de survie (Pope 1972)] :

$$N_{t,i} = N_{t+1,i+1} \times e^{-M_{t,i}} + C_{t,i} \times e^{-\frac{M_{t,i}}{2}} \quad (19)$$

2.4. Analyse statistique

Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide des logiciels « stats », « Hmisc » R (McDonald 2009; Harrell Jr 2017), avec un niveau de signification $\alpha < 0,05$. Les corrélations du recrutement, des captures, de la biomasse au fil des années ont été évaluées à l'aide du test de Pearson.

3. Résultats

3.1. Dynamique de *Sardinella aurita*

3.1.1. Variation du recrutement et des captures de *Sardinella aurita*

Le recrutement de *S. aurita* varie selon les saisons et les années avec une tendance à la hausse du taux de recrutement au cours de notre période d'étude de 17 ans (1996-2013) (Figure 22). La courbe de recrutement a montré des pics de recrutement (avril 2001, octobre 2006, novembre 2011 et octobre 2012 à $1E + 10$). Une hausse du recrutement au cours de la période d'étude de 17 ans (Pearson : $r^2 = 0,163$; $p = 0,016$) est notée. Nous avons également observé une tendance significative à la hausse des captures mensuelles (Pearson : $r^2 = 0,286$; $p < 0,001$). Le recrutement de *S. aurita* a culminé en hiver (29% de toutes les recrues), tandis que la capture (Figure 22) au large de la côte du Sénégal était la plus élevée en été (31% des prises totales).

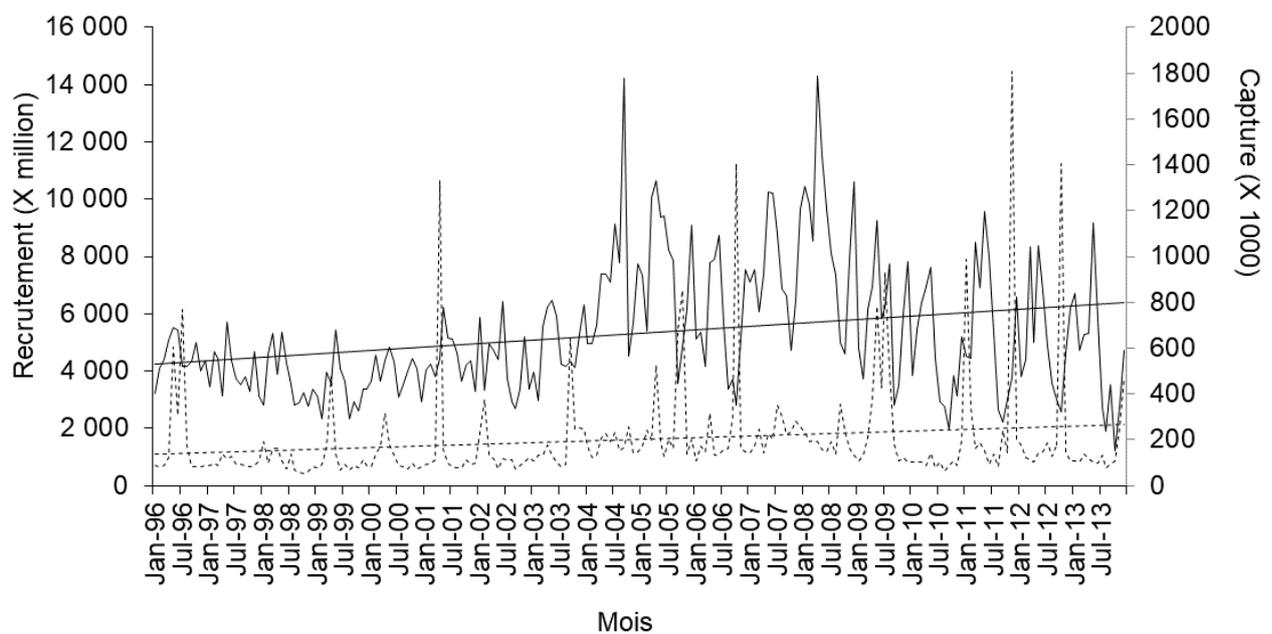


Figure 22: Tendances linéaires du recrutement trimestriel (ligne pointillée) et des captures (trait plein) de *Sardinella aurita* de 1996 à 2013 le long de la côte du Sénégal.

3.1.2. Variation de la biomasse de *Sardinella aurita*

La courbe de régression de la biomasse a atteint un sommet chaque hiver (30% de la biomasse totale) avec une tendance à la hausse (Pearson : $r^2 = 0,215$; $p < 0,001$) au cours de la période d'étude (Figure 23).

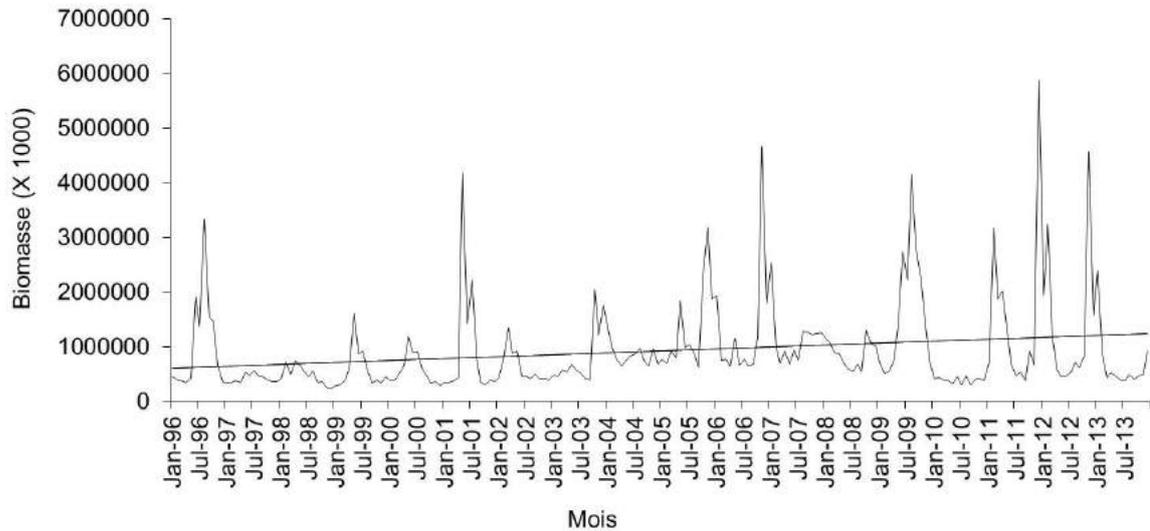


Figure 23: Variations de la biomasse de *Sardinella aurita* de 1996 à 2013 le long de la côte du Sénégal sur la base d'une analyse des cohortes (VPA) réalisée avec la base de données du CRODT (la ligne continue représente la tendance linéaire).

3.1.3. Variation de la mortalité par pêche de *Sardinella aurita*

Les estimations semestrielles de la mortalité moyenne par pêche de *S. aurita* varient selon les saisons (Figure 24) et les années (Figure 25). La tendance saisonnière de la pression de pêche sur *S. aurita* était relativement similaire d'une saison à l'autre (même profil parmi les classes d'âge), mais la pression de pêche variait en intensité tout au long de l'année et était plus élevée en été (Figure 24). La mortalité due à la pêche était la plus élevée pour les quatre plus grandes classes (22-25 cm LT) et était la plus faible pour la plus petite classe de taille. Le taux de mortalité induit par la pêche augmente progressivement tout au long de la vie des individus au sein d'une cohorte et atteint un maximum pour les individus de *S. aurita* plus âgés qui étaient les plus abondants en été.

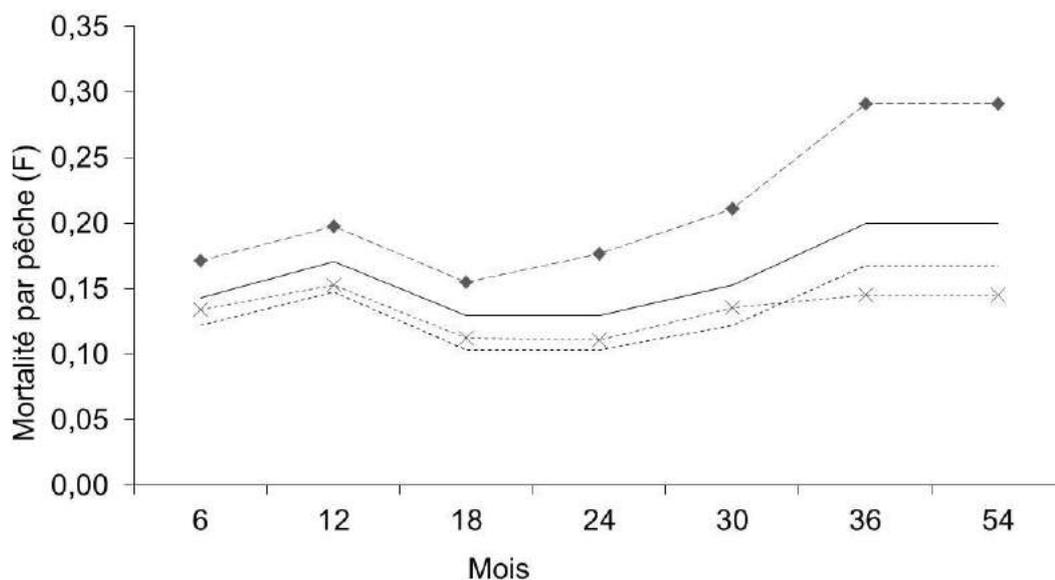


Figure 24: Mortalité par pêche de *Sardinella aurita*, par âge (en mois), sur quatre saisons (janvier-mars (ligne continue), avril-juin (ligne pointillée avec carré), juillet-septembre (ligne pointillée) et octobre-décembre (ligne pointillée avec X)]. Données moyennes sur une période de 17 ans (1996 à 2013) pour les poissons capturés le long de la côte du Sénégal.

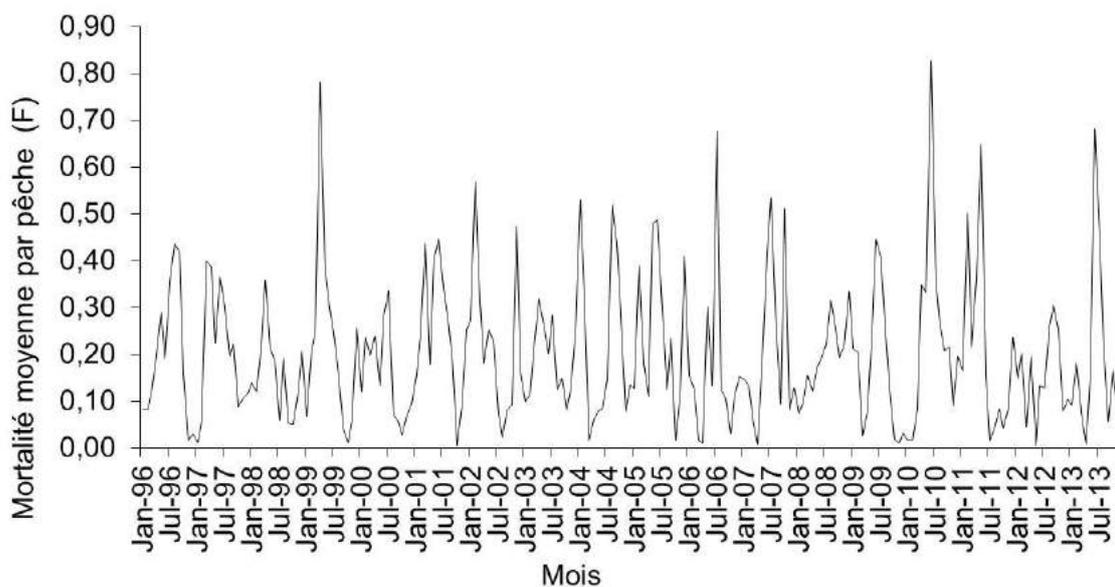


Figure 25: Mortalité moyenne par pêche mensuelle de *Sardinella aurita* (1996 à 2013) le long de la côte du Sénégal, basée sur des estimations obtenues avec un modèle d'analyse de population virtuelle.

3.1.4. Exploitation annuelle de *Sardinella aurita*

La biomasse des cohortes inexploitées de *S. aurita* était la plus élevée (L_{opt}) à 26,2 cm de LT à 4,4 ans (t_{opt}) d'âge (Figure 26). Sur la base d'un recrutement complet de poissons ≥ 26 cm LT, l'estimation de la mortalité pour les échantillons était $Z = 1,4$ avec $F = 1,2 \text{ an}^{-1}$ et $M = 0,2$. En utilisant un graphique Power-Wetheral, Z / K a été estimé à 5,3. Le contour de rendement prédit la réponse du rendement par recrue aux changements de L_c et au taux d'exploitation E ; $L_c / L_\infty = 0,7$ et représente, différents scénarii équivalents aux changements de taille de maillage. Pour *S. aurita* capturé dans les eaux sénégalaises, le taux d'exploitation actuel (E) était de 0,8, l'indice de rendement par recrue (Y / R) était estimé à 0,33, et le rendement maximum théorique par recrue (Y'_{pot} / R) a été estimé à 0,10.

Les réponses de Y / R et B / R à diverses valeurs de F et de t_c sont données dans la Figure 27. Y / R a atteint sa valeur maximale après trois à quatre ans (t_c) quand M était de 0,2. Pour B / R , la ligne de biomasse inexploitée s'est produite à peu près en même temps que l'âge d'entrée (4,5 an). B / R diminue rapidement lorsque F augmente. Le maximum de B / R est survenu à $t_c < 2$ ans.

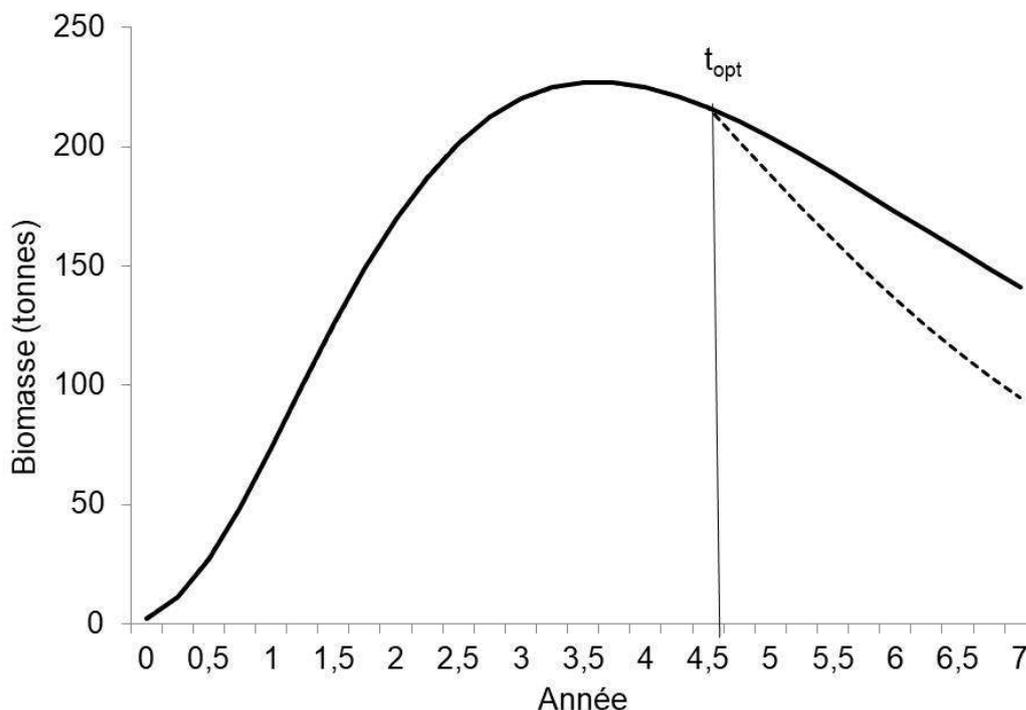


Figure 26: Développement de la biomasse inexploitée (ligne pointillée) et de la biomasse exploitée (trait plein) de *Sardinella aurita*. t_{opt} = âge au sommet de la biomasse de la cohorte inexploitée.

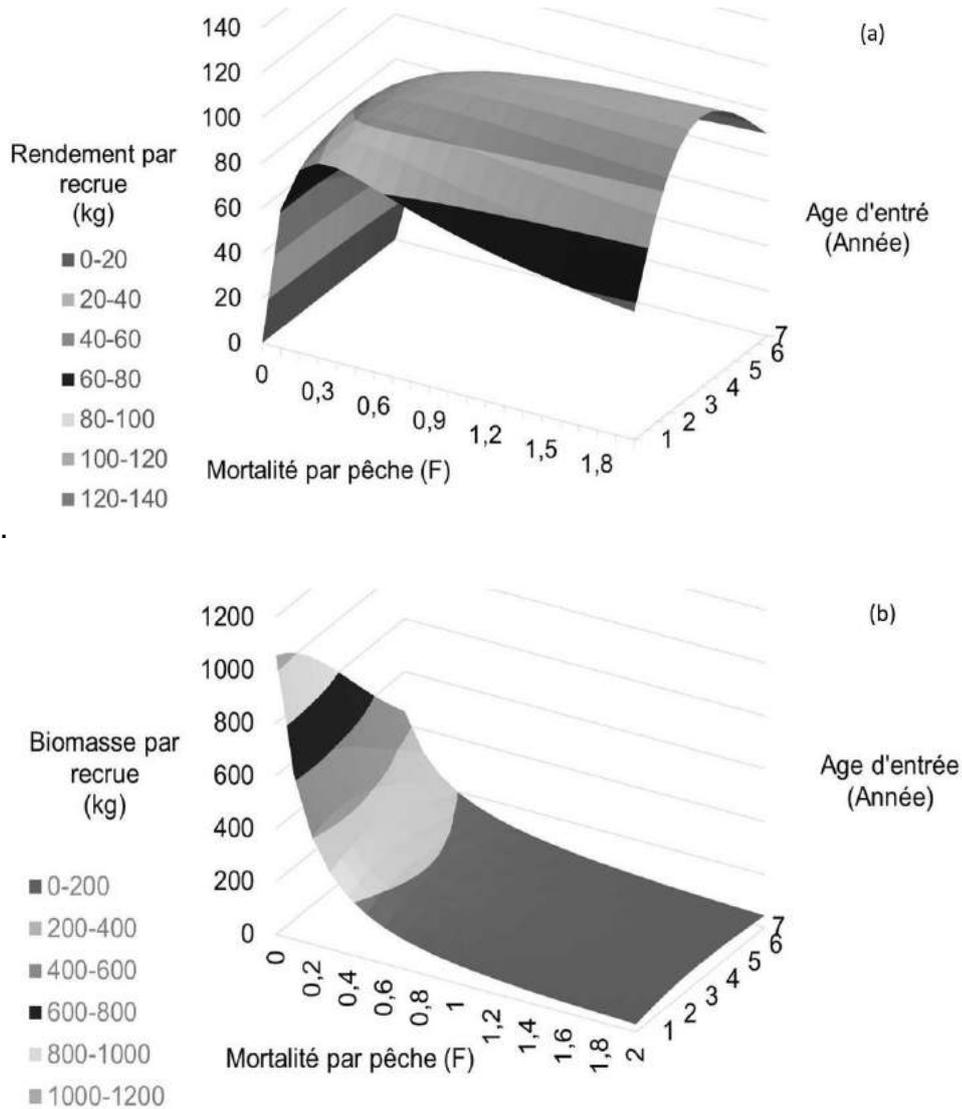


Figure 27: Isoplèthes du (a) rendement et (b) biomasse par recrue pour *Sardinella aurita* (2014-2015). mortalité par pêche (F), âge à l'entrée dans la pêcherie le long de la côte du Sénégal (n = 32 346).

3.2. Dynamique de *Ethmalosa fimbriata*

3.2.1. Variation du recrutement et des captures de *Ethmalosa fimbriata*

Le recrutement varie selon les saisons et les années, mais il y a eu une tendance à la baisse du taux de recrutement au cours de notre période d'étude de 17 ans (1996-2013) (Figure 28). La courbe de recrutement a montré trois principaux pics de recrutement (août 1999 à 3E + 09, août 2003 à 3E + 09 et décembre 2007 à 2E + 09), avec une baisse significative du recrutement au cours de la période d'étude de 17 ans (Pearson : $r^2 = -0,4907$, $p < 0,001$). Nous avons également observé une tendance à la baisse des prises mensuelles (Pearson : $r^2 = -0,1582$, $p < 0,001$). Bien qu'il y ait eu une augmentation du nombre de poissons capturés entre janvier 1997 (4 millions) et avril 2000 (5 millions), il y a eu une baisse importante des prises les années suivantes (1 million en avril 2013). Le recrutement de *E. fimbriata* a culminé au printemps (26%

de toutes les recrues), tandis que la capture (Figure 28) au large de la côte sud du Sénégal était la plus élevée en été (33% des prises totales).

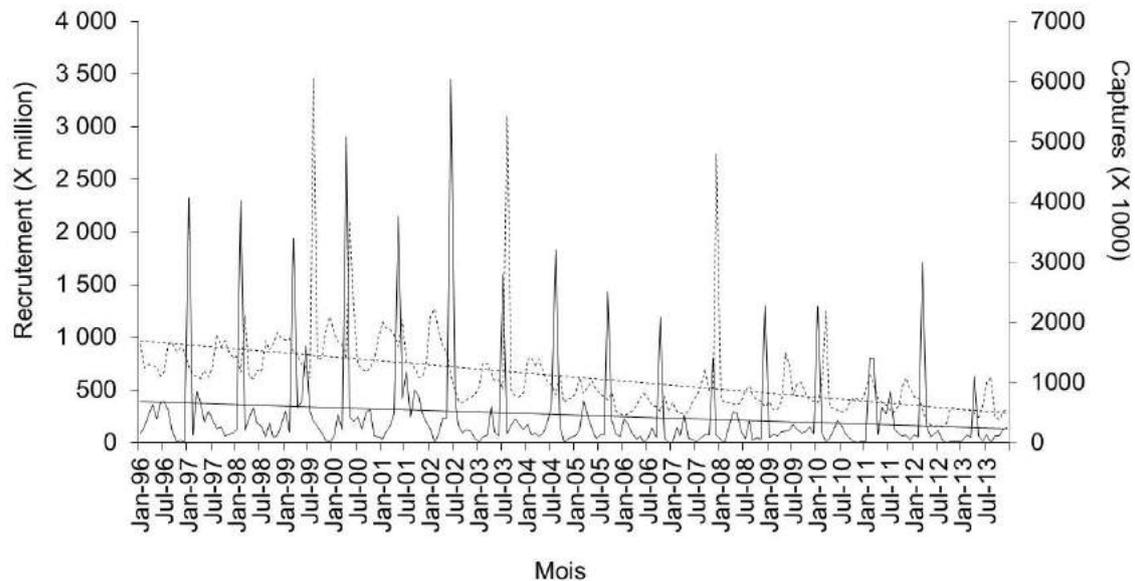


Figure 28: Tendances linéaires du recrutement trimestriel (ligne pointillée) et des captures (trait plein) de *Ethmalosa fimbriata* capturé de 1996 à 2013 le long de la côte sud du Sénégal.

3.2.2. Variation de la biomasse de *Ethmalosa fimbriata*

La courbe de régression de la biomasse a atteint un sommet à chaque printemps (26% de la biomasse totale), mais a montré un déclin significatif (Pearson : $r^2 = -0,2215$, $p < 0,001$) au cours de la période d'étude (Figure 29). Les estimations trimestrielles (saisonnnières) de la biomasse, par groupe d'âge, ont révélé que les pics estivaux étaient principalement composés de juvéniles

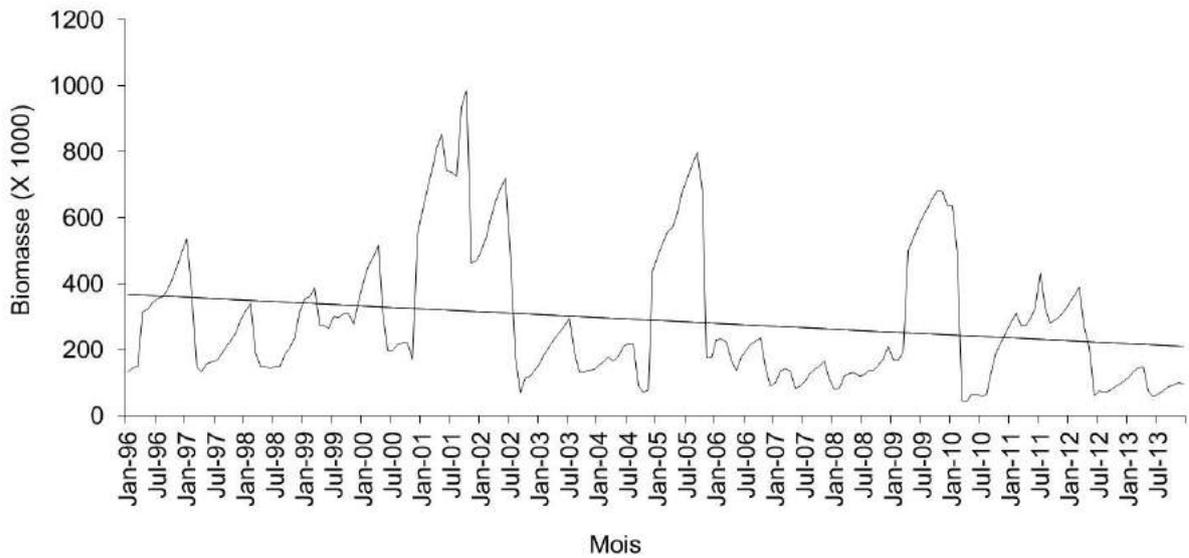


Figure 29: Variations de la biomasse de *Ethmalosa fimbriata* de 1996 à 2013 le long de la côte sud du Sénégal la ligne continue représente la tendance linéaire).

3.2.3. Variation de la mortalité par pêche de *Ethmalosa fimbriata*

Les estimations trimestrielles de la mortalité par pêche moyenne varient selon les saisons et les années. La mortalité par pêche variait également (ANOVA : $F = 3,223$, $p = 0,0257$) (Figure 30), mais aucune différence significative n'a été observée entre les saisons (Figure 31). La tendance saisonnière de la pression de pêche sur *E. fimbriata* était relativement similaire d'une saison à l'autre (même profil parmi les classes d'âge), mais la pression de pêche variait en intensité tout au long de l'année et était plus élevée en été (Figure 31). La mortalité due à la pêche était la plus élevée pour les quatre plus grandes classes (22-25 cm LT) et était la plus faible pour la plus petite classe de taille. Le taux de mortalité induit par la pêche augmente progressivement tout au long de la vie des individus au sein d'une cohorte et atteint un maximum chez les individus de *E. fimbriata* plus âgés qui étaient plus abondants en été.

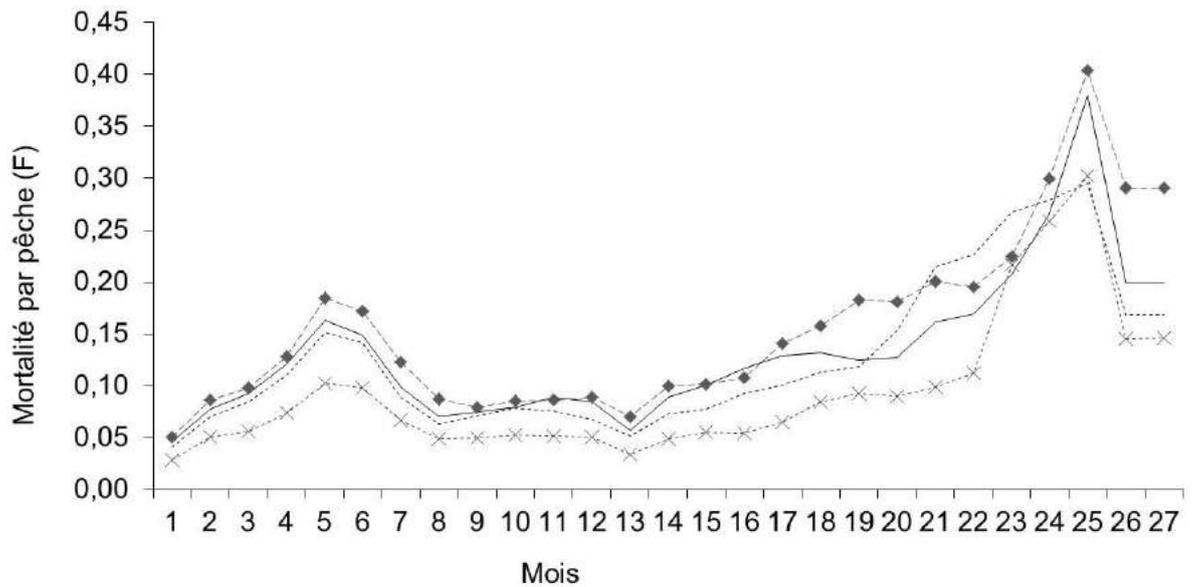


Figure 30: Mortalité par pêche de *Ethmalosa fimbriata* (analyse de cohorte), selon l'âge (en mois), sur quatre saisons [janvier-mars (ligne continue), avril-juin (ligne pointillée avec carré), juillet-septembre (ligne pointillée) et octobre-décembre (ligne pointillée avec X)]. Données moyennes sur une période de 17 ans (1996 à 2013) pour les poissons capturés au large de la côte sud du Sénégal.

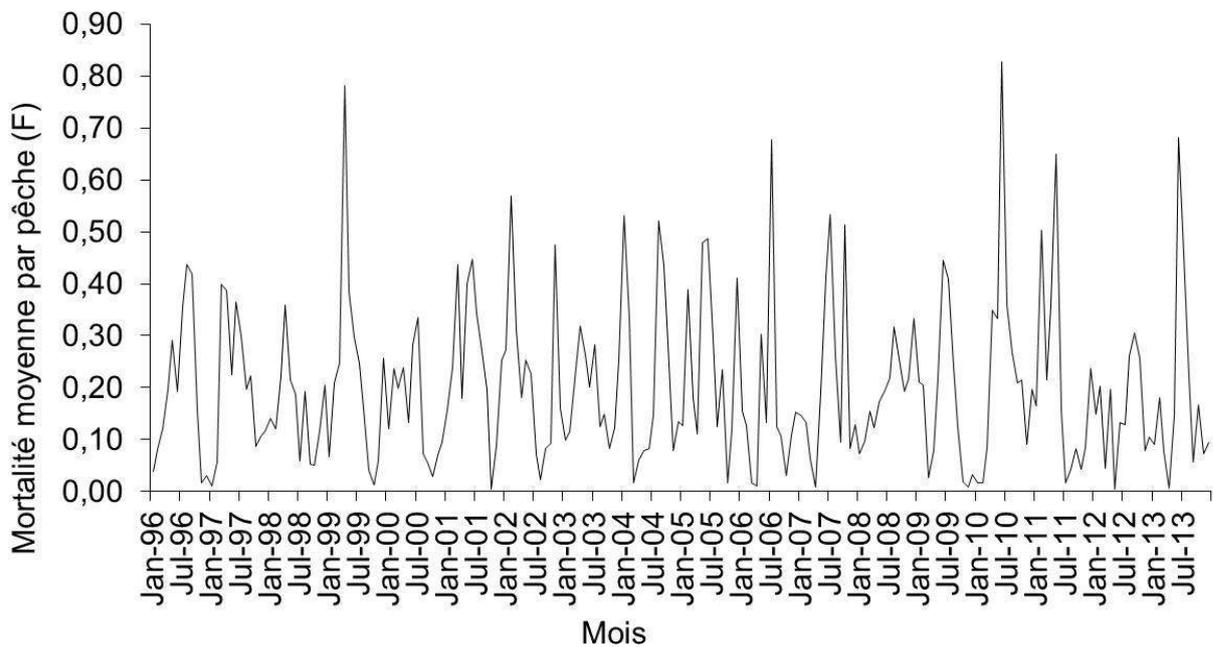


Figure 31: Mortalité par pêche moyenne mensuelle de *Ethmalosa fimbriata* (1996 à 2013) le long de la côte sud du Sénégal, basée sur des estimations obtenues avec un modèle d'analyse des cohortes.

3.2.4. Exploitation annuelle de *Ethmalosa fimbriata*

La biomasse des cohortes inexploitées de *E. fimbriata* était la plus élevée (L_{opt}) à 30 cm de LT à 2,8 ans (t_{opt}) d'âge (Figure 32). Sur la base d'un recrutement complet de poissons ≥ 26 cm LT, l'estimation de la mortalité pour les échantillons était $Z = 1,8$ avec $F = 1,4 \text{ an}^{-1}$ et $M = 0,4$. En utilisant un graphique Power-Wetheral, Z / K a été estimé à 3,9. Le contour de rendement prédit la réponse du rendement par recrue aux changements de L_c et au taux d'exploitation E ; $L_c / L_\infty = 0,7$ et représente donc différents scénarii équivalents aux changements de taille de maillage. Pour *E. fimbriata* capturé dans les eaux sénégalaises, le taux d'exploitation actuel (E) était de 0,8, l'indice de rendement par recrue (Y / R) était estimé à 0,32, et le rendement maximum théorique par recrue (Y'_{pot} / R) a été estimé à 0,13.

Les réponses de Y / R et B / R à diverses valeurs de F et de t_c sont présentées dans la Figure 33. Y / R a atteint sa valeur maximale après deux à trois ans (t_c) quand M était de 0,4. Pour B / R , la ligne de biomasse inexploitée s'est produite à peu près en même temps que l'âge d'entrée (1,5 an). B / R diminue rapidement lorsque F augmente. Le maximum de B / R est survenu à $t_c < 2$ ans.

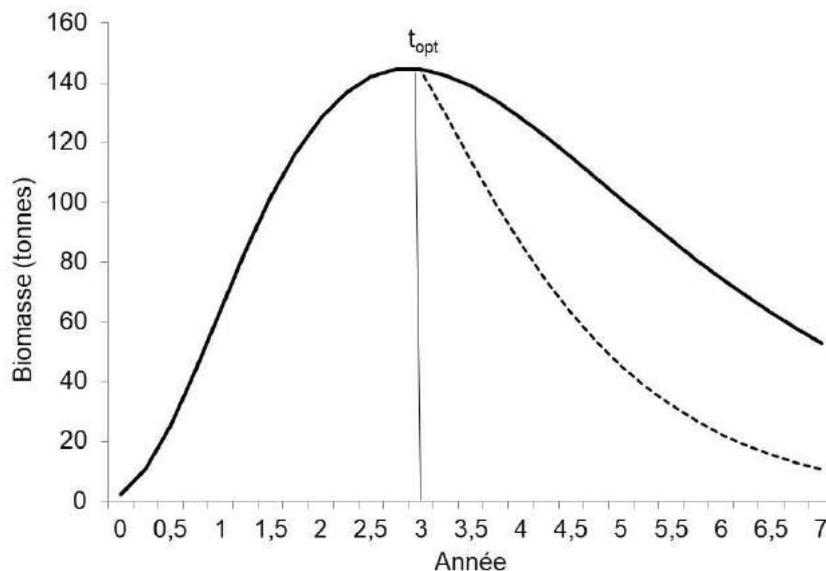


Figure 32: Développement de la biomasse inexploitée (ligne pointillée) et de la biomasse exploitée (trait plein) de *Ethmalosa fimbriata* t_{opt} = âge au sommet de la biomasse de la cohorte inexploitée.

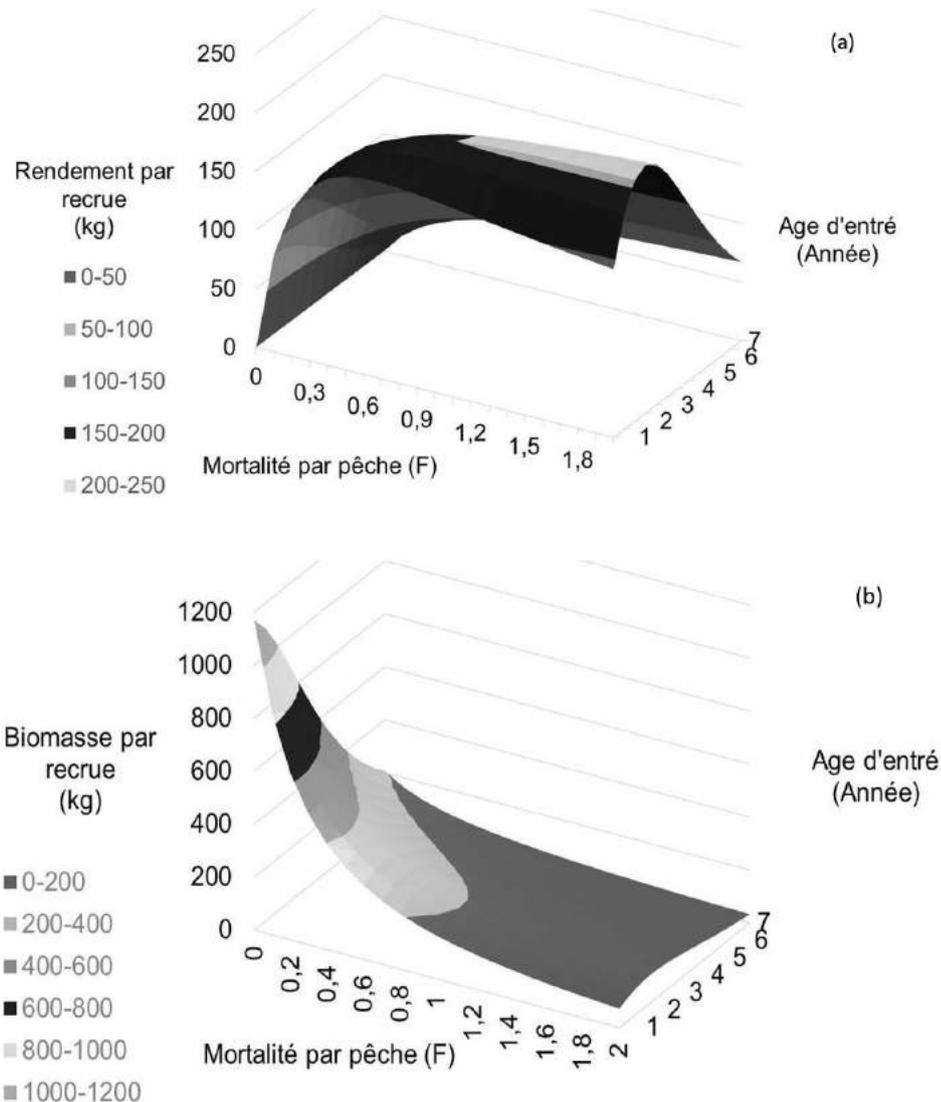


Figure 33: Isoplèthes du (a) rendement et (b) biomasse par recrue pour *Ethmalosa fimbriata* (2014-2015). Mortalité par pêche (F), âge à l'entrée dans la pêcherie le long de la côte sud du Sénégal (n = 28 500).

4. Discussion et conclusion

4.1. Modélisation de la cohorte et mortalité par pêche

La pêche artisanale sénégalaise dirigée vers la sardinelle est principalement pratiquée pendant les périodes de transition (mai à juin et novembre à décembre (Fréon 1991), ce qui correspond à la période de plus grand recrutement de *S. aurita*. Les séries chronologiques trimestrielles de recrutement de *S. aurita* présentaient un cycle saisonnier bimodal au printemps et en automne et un minimum annuel en été. L'augmentation des captures pendant la saison froide était alors concomitante à une augmentation de la taille de la population (Thiaw *et al.* 2017). Comme la fécondité est proportionnelle au poids des individus matures, cela correspond au fait qu'il existe deux cohortes annuelles dans les populations de *S. aurita* des eaux sénégalaises (Thiaw *et al.*

2017). Ces deux cohortes sont le résultat de deux principaux pics annuels de reproduction (Fréon 1988).

Le printemps pourrait être également la période de concentration maximale de *S. aurita* au Sénégal, car durant cette période, les poissons venant de Mauritanie pourraient terminer leur migration vers le sud et ceux ayant migré vers le sud, commencer la leur vers le nord (Boëly *et al.* 1982a). Inversement, le pic de recrutement durant l'automne pourrait être dû à la convergence de *S. aurita*, qui continue à migrer du sud vers le nord (où l'intensité des remontées d'eau était élevée l'hiver dernier) avec ceux de Mauritanie qui commencent leur migration vers le sud.

Pour *E. fimbriata*, le recrutement le plus important s'est produit de février à mai (c'est-à-dire pendant la période d'upwelling). Un tel recrutement, bien que très faible, implique que lorsque les poissons atteignent une certaine taille et / ou un certain âge, ils quittent les estuaires saumâtres et migrent vers l'océan. D'après Faye *et al.* (2014), la reproduction de *E. fimbriata* est asynchrone, mais intense pendant la saison froide dans l'estuaire et pendant la saison chaude au large des côtes. Döring *et al.* (2017) ont également montré que *E. fimbriata* augmente ses investissements en reproduction (pour maximiser le recrutement) à des températures (26-30 °C) et des salinités (42-51 ‰) plus élevées qui dépassent de loin les conditions marines typiques. Ainsi, bien que le recrutement de *E. fimbriata* se produise tout au long de l'année, les prises de la pêche sont plus élevées 5-6 mois après le recrutement printanier.

Les taux de mortalité, d'exploitation, de rendement et de biomasse par recrue indiquent que les sennes coulissantes et les filets maillants encerclant utilisés le long du littoral sud du Sénégal exercent une pression de pêche intensive sur le stock de *E. fimbriata* (Bouso 2000). Cette pression excessive pourrait être liée au développement récent d'une pêche commerciale à petite échelle pour *E. fimbriata*.

4.2. Diagnostic des pêcheries de *Sardinella aurita* et *Ethmalosa fimbriata*

Sur une parcelle de Powell-Wetheral, si $Z / K < 1$ la population est plus marquée par la croissance (vs la mortalité), si $Z / K > 1$, elle est dominée par la mortalité, et quand $Z / K = 1$, la mortalité y est alors égale à la croissance (Etim *et al.* 1999). Dans notre étude, des populations de *S. aurita* et d'*E. fimbriata* le long de la côte de l'Afrique de l'Ouest, Z / K était de 5,3 et 3,9 respectivement, ce qui signifie que la pression de pêche sur *S. aurita* et *E. fimbriata* au Sénégal est trop élevée.

On pourrait soutenir que la pression exercée par la pêche a peu d'impact sur la dynamique des populations de *S. aurita* et *E. fimbriata* car leurs mortalités (0,2 et 0,4 respectivement) sont déjà fortement affectées par les prédateurs naturels (même si la mortalité précoce est réduite) (Murphy 1973; Wootton 1992). Cependant, la pression de la pêche humaine diffère de la

prédation naturelle, ce qui rend les humains plus proches d'une position de super prédateur (Brehmer 2004).

En effet, du fait de la demande croissante de *S. aurita* pour la consommation humaine (à l'état frais, transformé artisanalement et industriellement (cf. pâté de sardinelles « PINTON ») y compris, plus récemment en farines de poisson), l'effort de pêche des flottes artisanales au Sénégal et en Mauritanie a régulièrement augmenté ces dernières années. Limam (2005) dans son étude préconisait une augmentation de l'exploitation des petits pélagiques en Mauritanie par les flottilles étrangères en raison d'une faible implication de la pêche artisanale locale. Cependant, toute augmentation de la pression de pêche pourrait être néfaste pour le secteur socio-économique associé. En effet, considérées comme des espèces à faibles valeurs socio-économiques en Mauritanie (Limam 2005), elles représentent en revanche un important apport pour plusieurs centaines de milliers de personnes au Sénégal (Bâ *et al.* 2017). Il faut noter que les accords de pêche de l'UE ont eu un impact négatif sur les moyens de subsistance de la pêche des groupes locaux et par voie de conséquence, sur celles des populations affectées par les activités de pêche (Stilwell 2008). Les captures de *S. aurita* entre la Mauritanie et le Sénégal sont variables et sont passées de 524 000 tonnes en 2010 à 353 000 tonnes en 2013 avant une augmentation significative atteignant 539 000 tonnes en 2014 (FAO 2016). En 2004, des accords de pêche avec la Mauritanie ont permis aux artisans pêcheurs du Sénégal d'opérer dans les eaux mauritaniennes et de débarquer au Sénégal (principalement à Saint-Louis). Ce contexte explique la diminution importante de l'abondance de *S. aurita* au Sénégal par rapport au niveau élevé des captures sénégalaises rapportées dans la même période dans les eaux mauritaniennes (Thiao 2012; Thiaw *et al.* 2017). En effet, la baisse de captures industrielles a été compensée en partie par une augmentation des débarquements des flottes de pêche des Etats côtiers à dominante artisanale. L'accroissement le plus spectaculaire est celui des captures de sardinelles des sennes tournantes dans la zone Mauritanie dont le tonnage a été multiplié par 10 entre 2008 et 2012 (Caillart *et al.* 2015). A l'échelle temporelle, la variabilité est plus élevée au niveau de la longueur asymptotique (L_{∞}) en fonction de la surface.

En ce qui concerne la pêcherie de *E. fimbriata*, l'évaluation des stocks en Afrique de l'Ouest devrait prendre en compte le potentiel de plusieurs stocks dans les estuaires entre la Mauritanie et le Sénégal. Gerlotto (1979) a émis l'hypothèse que plusieurs stocks différents de *E. fimbriata* se rencontrent le long de la Côte d'Ivoire, au Sénégal et en Mauritanie, ce qui a, ensuite, été validée par l'étude génétique de Durand *et al.* (2013). Cela signifie que chaque stock indépendant devrait être soumis à sa propre évaluation pour fournir une image fidèle de l'état des stocks de poissons. Une évaluation des stocks réalisée par la FAO (2016), basée sur l'hypothèse d'un seul stock commun entre la Mauritanie, le Sénégal et la Gambie, a montré que le stock de

E. fimbriata est surexploité. Dans le même sillage, nos données suggèrent, pour le moins, que l'espèce est surexploitée le long de la côte sud du Sénégal.

Le développement récent d'une industrie de farine de poissons a intensifié la pression exercée sur les petits pélagiques côtiers. Nous avons identifié six usines de farine dans la région de Dakar et trois à Thiès (sur la Petite Côte). Là où de telles usines existent, la pêche est plus intense, par exemple, les flottes de pêche partent plus fréquemment à la pêche et la pêche de nuit est plus fréquente (Commission Sous Régionale des Pêches : <http://www.spcsrp.org/fr>, dernière visite 16/11/2017). La mesure de l'effort de pêche a toujours été un élément fondamental de la science des pêches, et elle devient encore plus importante lorsque les pêcheries sont gérées à l'aide de contrôles limitant l'effort (Taylor et Prochaska 1985). Cependant, son estimation, en particulier dans les pêcheries artisanales sénégalaises, reste problématique car le nombre de sorties de pêche ne mesure pas précisément l'effort de pêche. Il faut, donc, tenter de mieux l'estimer au Sénégal, même si ce paramètre est difficile à quantifier (Mangel et Beder 1985), in situ comme un peu partout en Afrique, voire dans le monde.

En Atlantique Centre-Est, on observe une diminution de la taille maximale de *S. aurita*, notamment au Sénégal, celle-ci passant de 42 cm en 1950 (Postel 1955) à 37 cm dans cette étude (2013-2014) ($\Delta = - 5$ cm). La senne tournante est particulièrement adaptée pour cibler *S. aurita* (Samba et Samb 1995) et très efficace en matière de pêche lorsque l'espèce est présente dans les nurseries (Brehmer *et al.* 2007). En 2015, les débarquements de *E. fimbriata* ont été estimés à 19 500 tonnes, soit une multiplication par 8 depuis 1950 (Postel 1950), tandis que la taille maximale des poissons est passée de 47 cm de LT en 1950 (Postel 1950) à 38.2 cm LT (étude actuelle), soit une diminution de 8.8 cm sur 63 ans. Le profil de capture a également considérablement changé au cours de cette période, avec une diminution de la taille moyenne et une augmentation du nombre de juvéniles. On suppose que le principal changement dans les pêcheries de *S. aurita* et *E. fimbriata* entre 1950 et 2013 est l'augmentation significative de l'effort de pêche.

La gestion des pêcheries est nécessaire pour renouveler les stocks de *S. aurita* et *E. fimbriata*, y compris: (1) maintenir et appliquer la réglementation actuelle sur la taille des mailles (40 mm) ; (2) procéder à une réduction drastique de l'effort de pêche ciblant *S. aurita* et *E. fimbriata* ; (3) interdire et sanctionner, si nécessaire, la capture, la vente et la transformation des juvéniles ; et (4) exclure les senneurs (un type d'engin non sélectif qui a un fort potentiel de captures accessoires) et les fileyeurs à mono-filament, en particulier dans les zones de reproduction de *S. aurita* et *E. fimbriata*. La réglementation de la pêche étant rarement appliquée au Sénégal, la gestion de celle-ci nécessite l'adhésion des artisans pêcheurs qu'il convient de convaincre des bénéfices escomptés, à savoir l'amélioration des profits et la durabilité de la ressource. Ainsi,

pour qu'un plan de gestion de la pêche puisse fonctionner au Sénégal, les pêcheurs eux-mêmes devraient être impliqués dans l'élaboration de la réglementation des pêches au plan national et régional.

Partie III :

**Impact des changements environnementaux sur des
paramètres biologiques clefs de *Sardinella aurita* et
*Ethmalosa fimbriata***

Introduction

Les stratégies de croissance et de reproduction divergentes, sont généralement associées à des variations de la productivité des populations de poissons (Hunter 1997). Cependant, non seulement celles de reproduction, mais aussi d'autres facteurs tels que les effets maternels, la taille corporelle et/ou l'âge (Ahnesjö 1995), la disponibilité alimentaire (Kraus *et al.* 2000) et la température (Kvarnemo 1997) peuvent affecter la productivité d'une population. Il est, donc, nécessaire d'évaluer une grande variété de caractères afin d'évaluer la productivité d'un stock et éventuellement en améliorer les conseils de gestion.

Pour déterminer la manière dont les conditions environnementales pourraient affecter les populations de *S. aurita* et leur biologie, les données de débarquements disponibles sur les côtes sénégalaises de 1995 à 2014 ont été analysées. Celles-ci comprenaient les paramètres de reproduction (âge à la maturité sexuelle, fréquences de longueur et facteur de condition) tandis que ceux de croissance ont été ensuite, comparés avec les données de la littérature de la même zone géographique et d'autres facteurs environnements tropicaux et méditerranéens.

Ethmalosa fimbriata présente des variations de longueur à la première maturité sexuelle, des périodes de reproduction et des fécondités par lots dans des environnements hétérogènes le long de la côte ouest-africaine (Panfili *et al.* 2004; Döring *et al.* 2017). Pour notre part, nous nous sommes limité à l'analyse des différences annuelles de fécondité de la population de *E. fimbriata* dans l'écosystème d'upwelling saisonnier de la Petite côte au sud du Sénégal. Les conditions environnementales hétérogènes des eaux côtières de la Petite Côte du Sénégal ont été corrélées aux différents paramètres de fécondité de *E. fimbriata* recueillis lors des débarquements de la pêche de 2004 à 2012. Plus précisément, les points suivants ont été examinés : (1) les changements temporels de la fécondité entre 2004 et 2012 ; (2) l'effet de la classe de taille des femelles sur la fécondité de la population ; et (3) l'effet des conditions environnementales sur la fécondité de la population.

1. Base de données utilisées

1.1. Sources et natures des données de *Sardinella aurita*

1.1.1. Données biologiques de *Sardinella aurita*

Les données sur la croissance de *S. aurita* ont été obtenues à partir des débarquements de poissons dans les 7 principaux ports de pêche artisanale de la côte sénégalaise, de juillet 2013 à juin 2014 (Figure 1). Trois ports (Kayar, Saint-Louis et Yoff) sont situés dans la partie nord de la côte (de 16 ° 04 'N à 14 ° 36' N), où le plateau continental est étroit, les 4 autres (Hann, Mbour, Joal et Kafountine) en zone sud (de 14 ° 36 'N à 13 ° 36' N et de 13 ° 04 'N à 12 ° 20' N) où le plateau continental est plus large. Dans les deux zones Nord et Sud, la biomasse de *S. aurita* est généralement plus élevée dans les eaux peu profondes (0-20 m) (Brehmer *et al.* 2006) où la

plupart des poissons sont capturés presque exclusivement par des pêcheurs locaux (Diankha *et al.* 2017).

La longueur totale (TL en cm) de poissons échantillonnés ($n = 32\ 346$ individus) a été mesurée à 1 mm près, tandis que le poids corporel (W) a été déterminé à 0,01 g près. Les individus échantillonnés ont été regroupés en classes de taille d'intervalle de 1 cm pour calculer les distributions de fréquences de taille et estimer les paramètres de croissance. La relation taille-poids (Le Cren 1951) a été déterminée séparément pour les mâles et les femelles. Par exemple, pendant le traitement des données, on a trouvé des valeurs de taille ou de poids qui semblent anormales pour l'espèce *S. aurita* (par exemple $LT = 150$ cm). Ces valeurs pourraient être liées à des erreurs de saisie ou de mesure et ont été considérées comme des valeurs aberrantes. Nous avons défini une valeur aberrante comme une valeur (par exemple, taille ou poids) qui s'écarte nettement de tous les autres membres d'un échantillon dont elle est membre (Planchon 2005). Rohlf (1975) et Afifi et Azen (1979) indiquent que les valeurs aberrantes peuvent être définies comme étant des valeurs isolées du nuage principal de données.

Les données de la présente étude de la reproduction de *S. aurita* sont recueillies à partir des pêcheries artisanales (missions scientifiques et enquêtes) le long de la côte sud du Sénégal (Petite Côte) entre 1995 et 2011 et les N/O Fridtjof Nansen (Charouki *et al.* 2011) de la FAO et N/O Itaf Dème du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT). Ces enquêtes des débarquements de poissons ont été effectuées régulièrement de novembre à décembre de chaque année entre 1995 et 2011 et quelques enquêtes sont effectuées entre juin et juillet. Au Sénégal, des événements de reproduction massive se produisent au sud de la péninsule du Cap-Vert (Dakar) jusqu'au delta du Saloum à la frontière avec la Gambie (Conand 1977b; Boëly *et al.* 1982b) (Figure 1). Au total, 4 397 échantillons de poissons ont été enregistrés durant les enquêtes. Le N/O Fridtjof Nansen a cessé les missions d'échantillonnage en 2006, à la fin de son projet de recherche, mais les techniciens du CRODT ont continué à prélever des échantillons saisonniers jusqu'en 2011.

Le poids des gonades (0,1 g) et le sexe ont été déterminés de même que les stades de maturité, d'un point de vue macroscopique dans ce dernier cas en utilisant l'échelle de maturité de Fontana (1969) (Tableau 2).

Tableau 2: Brève description des stades de maturité sexuelle de *Sardinella aurita* utilisés dans cette étude selon Fontana (1969).

Stade	Etat	Description
I	Immature	Gonade femelle petite et ferme, transparente ou rose clair, ovocytes invisibles. Gonade mâle blanche ou légèrement translucide, très fine.
II	Repos	Caractéristiques des gonades femelles et mâles sensiblement identiques à celles de l'étape I.
III	En voie de maturation	Gonade femelle, ferme et de couleur variant du rose pâle à l'orange clair, certains ovocytes sont parfois visibles à travers la membrane ovarienne. Gonade mâle blanchâtre ferme, aucun liquide ne coule si une incision est faite.
IV	Pré-ponte / pré-émission	Gonade femelle plus grosse et moins ferme est généralement orange clair puis sombre. Oocytes visibles à travers la membrane ovarienne rendre la surface de l'ovaire granulaire Gonade mâle plus douce et blanche. Un liquide blanchâtre coule dès qu'une incision est faite.
V	Ponte / Emission des spermatozoïdes	Gonades femelles très grandes occupant toute la cavité abdominale. Membrane ovarienne très fine. Les ovules hyalins et de grande taille sont parfaitement visibles et expulsés à la moindre pression sur l'abdomen. Gonade mâle grande et molle. Le sperme coule à la moindre pression exercée sur l'abdomen.
VI	Fin de la ponte et récupération avant une ponte ultérieure/ Fin de l'émission des spermatozoïdes et récupération.	Ovaire féminin est un flacon très vascularisé. Sa couleur varie du saumon rose au rouge. A travers la membrane ovarienne, les ovocytes de 460 micromètres sont parfaitement visibles. Nombreux espaces hyalins / gonades mâles flasques avec une vascularisation très fine surtout dans la partie postérieure.
VII	Fin de la dernière ponte / Fin de la dernière émission de spermatozoïdes	Ovaire femelle s'est complètement effondré très flasque de couleur rouge en raison d'une vascularisation très forte. A ce stade, l'ovaire a l'aspect caractéristique d'un sac vide. Gonade mâle très flasque, épuisée et fortement vascularisée.

1.1.2. Données de captures de *Sardinella aurita*

L'ensemble de données était le débarquement total de *S. aurita* par la pêche artisanale sénégalaise de 1995 à 2014 par type d'engin de pêche utilisé (senne coulissante) et port de débarquement (Kayar, Saint-Louis et Yoff, Hann, Mbour, Joal et Kafountine) .Ces données ont été extraites de la base de données CRODT (Figure 1). Le nombre de sorties par engin de pêche a été enregistré quotidiennement, tandis que les données sur les débarquements ont été collectées au hasard environ 5 jours par semaine. Après avoir trié les données par port, type d'engin et période (tous les quinze jours), les débarquements totaux par port ont été estimés en multipliant le nombre moyen de poissons débarqués pour les sorties échantillonnées par le nombre total de sorties de pêche effectuées (Chaboud *et al.* 2015). . Les débarquements ont été additionnés par mois pour chaque port de débarquement (Chaboud *et al.* 2015). Les données de croissance (juillet 2013 à juin 2014) et de reproduction (1995 à 2011) par taille, sexe, stade de

maturité et site d'atterrissage ont été extrapolées avec les données d'atterrissage de 1995 à 2014..

1.2. Sources et natures des données pour *Ethmalosa fimbriata* au Sénégal

1.2.1. Données biologiques pour *Ethmalosa fimbriata*

Les données sur la fréquence des tailles de *E. fimbriata* ont été obtenues au cours des années 2004 à 2012. Elles ont été recueillies au moyen d'enquêtes mensuelles. Pour chaque mois de pêche, des poissons débarqués (entre 20 et 50 individus) ont été pesés (poids, g) et mesurés (longueur totale, cm).

Ethmalosa fimbriata a été échantillonné de février à octobre 2014 afin d'établir des points de référence biologique pour la fécondité absolue par lots et le sex-ratio pour la population. Les spécimens ont été capturés à l'aide de filets maillants encerclant (FME), de mailles de 32 à 36 mm, par des pêcheurs locaux dans un rayon de 20 km autour de Joal. Afin d'évaluer la sex-ratio et la fraction de ponte de l'espèce par classe de taille, des stades de maturité sexuelle de 100 poissons par mois ont été déterminés macroscopiquement en utilisant une clé développée par Blay Jr. et Eyeson (1982).

1.2.2. Données de captures pour *Ethmalosa fimbriata*

Les captures mensuelles artisanales de *E. fimbriata* ont été classées selon les engins de pêche (sennes tournantes, filets maillants encerclant, sennes de plage) et port de débarquement (Hann, Mbour, Joal, Figure 1) le long de la Petite côte du Sénégal de 2004 à 2012. Les données de capture ont été fournies par le CRODT.

1.3. Données environnementales

Dans le cadre de l'étude de l'impact des variations environnementales sur les paramètres biologiques de *S. aurita* et *E. fimbriata*, deux types de données ont été utilisés :

- Les indices environnementaux locaux [Indice de remontée côtière (CUI) et température de surface de la mer au niveau de la côte (SST)] pour la période de 1995 à 2011 pour analyser l'effet des conditions environnementales sur la variabilité saisonnière et interannuelle des paramètres biologiques clés (croissance et reproduction) de *S. aurita*. Les deux ensembles de données ont été fournies par le CRODT. Les données SST (moyennées sur une base mensuelle) ont été obtenues à partir d'images satellitaires AVHRR (radiomètre avancé à très haute résolution) (5 km de résolution) du littoral sénégalais à l'isobathe 200 m, où les anomalies SST induites par l'upwelling sont généralement maximales (Demarcq et Citeau 1995). L'indice CUI ($m^3 s^{-1} m^{-1}$) a été déduit des données sur la vitesse du vent obtenues sur le site Web de la Division de la recherche environnementale de la NOAA (ERD, Upwelling and Environmental Index Products, <http://www.pfeg.noaa.gov>, consulté le 15/04/2017). Afin de calculer la CUI dans le sud du

Sénégal, nous avons utilisé la méthode de la théorie d'Ekman (Ekman 1905) du transport de masses d'eau de surface par le vent dans le sens nord ou nord-est, couplée à la rotation de la terre:

$$CUI = \frac{\tau}{\rho \omega f} \quad (20)$$

Où τ est la composante longitudinale de la contrainte due au vent à moins de 270 km du littoral (positif vers le sud), ρ est la densité de l'eau de mer (1025 kg m⁻³) et f est le paramètre de Coriolis (= $2 \Omega \sin(\theta)$), avec Ω et θ égal à la vitesse angulaire et à la latitude de la Terre, respectivement).

- Les données environnementales télédéteectées (observation spatiale) ont été analysées pour tester les effets de la température et de l'intensité de l'upwelling sur les stratégies reproductives de *E. fimbriata*. Les données environnementales mensuelles de température de surface de la mer (SST), de Chlorophylle-a (Chl-a) et d'indice d'upwelling côtier (CUI) ont été compilées pour la zone de la Petite côte du Sénégal (Figure 1) sur une période de huit ans. Les données SST et Chl-a de janvier 2004 à décembre 2012 ont été obtenues à partir du site Web de la NASA (National Aeronautics and Space Administration) (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>, dernière visite : 12/11/2017). Les données mensuelles moyennes télé-déteectées ont été acquises à une résolution de 5 km du trait de côte à l'isobathe de 200 m, où les anomalies de SST induites par l'upwelling sont généralement maximales (Demarcq et Citeau 1995). Le CUI (m³ s⁻¹ m⁻¹) a été déduit des données sur la vitesse du vent obtenues sur le site Web de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) des États-Unis (<http://www.pfeg.noaa.gov> : Upwelling and Environmental Index Products, consulté le 20/11/2017). Afin de calculer la CUI dans la Petite Côte, nous avons considéré l'hypothèse d'Ekman (Ekman, 1905) du transport des masses d'eau de surface par le vent dans la direction du nord ou du nord-est, associé à la rotation de la terre. Ainsi, la CUI a été estimée à partir de l'équation 20.

2. Méthodologies utilisées

2.1. Estimation de paramètres biologiques clefs de *Sardinella aurita*

Les paramètres de croissance de Von Bertalanffy (1938) [coefficient de croissance (K), longueur asymptotique (L_{∞})] ont été estimés à partir des données mensuelles de fréquence de tailles en utilisant l'ensemble «TropFishR» (analyse des pêches tropicales avec R) (Mildenberger *et al.* 2017). La mortalité naturelle a été estimée à l'aide des travaux de McQuinn *et al.* (1990). La courbe de croissance a été modélisée à l'aide de l'équation de Von Bertalanffy et comparée aux données de la littérature.

L'indice de performance de croissance (ϕ') (Munro et Pauly 1983) a été utilisé pour comparer les taux de croissance chez *S. aurita* et évaluer le potentiel de croissance potentiel sous différentes contraintes environnementales (Pauly 1995). Les paramètres de croissance de *S. aurita* des différents stocks méditerranéens, atlantique central, est et ouest ont été utilisés pour construire une courbe auximétrique double logarithmique du coefficient de croissance (K) d'un individu par rapport à une estimation de sa longueur asymptotique (L_∞).

La période de reproduction de *S. aurita* a été déterminée par deux approches : (1) une approche qualitative basée sur le suivi des fluctuations mensuelles du pourcentage des différents stades de développement des gonades ; et (2) une approche quantitative basée sur la variation mensuelle de l'indice gonadosomatique (IGS). L'indice gonadosomatique (IGS) a été calculée pour chaque individu échantillonné sur la base de Le Bec, (1983):

$$GSI = \frac{W_g}{W_{ev}} \times 100 \quad (21)$$

Où W_g est le poids des gonades et W_{ev} est le poids du poisson éviscéré.

Nous avons utilisé l'équation proposée par Le Cren (1951) pour calculer le facteur de condition de chaque individu (Kn) :

$$Kn = \frac{W_T}{W_{th}} \quad (22)$$

W_T : poids total individuel du poisson et W_{th} : le poids total théorique. Cette relation (équation 22) indique que plus le poisson est gros, meilleur est l'environnement. L'étude de ce facteur permet de voir quel cycle, saisonnier et annuel, obéit à la prise de poids d'individus.

La longueur moyenne à la première maturité sexuelle (L_{50}) a été estimée en utilisant uniquement les poissons collectés durant les périodes de reproduction (février à juin et octobre à novembre) (Boëly *et al.* 1982a; Cury et Fontana 1988) de 1995 à 2011. Une fonction logistique avec un point d'inflexion à 0,5 ($L_{50\%}$) a été utilisée pour modéliser la relation entre le pourcentage de femmes matures ($M \geq$ Stade III) et la longueur totale TL. L'équation suivante a été utilisée, où b est une constante du modèle:

$$M = \frac{1}{1 + e^{-b(TL_t - L_{50\%})}} \times 100 \quad (23)$$

2.2. Estimation de la fécondité potentielle de *Ethmalosa fimbriata*

Afin d'identifier les femelles matures avec des ovaires contenant des ovocytes entièrement hydratés (stade V), d'autres descriptions sur les stades de maturité sexuelle chez les poissons Clupéidés ont été consultées (Ter Hofstede *et al.* 2007)

Ethmalosa fimbriata est un reproducteur discontinu et indéterminé (Albaret et Gerlotto 1976). Par conséquent, la mesure du nombre d'ovocytes hydratés produits dans un seul lot de reproducteurs est la seule méthode pratique pour déterminer la fécondité (Hunter *et al.* 1985). La fécondité absolue par lots (ABF) a été évaluée par gravimétrie à l'aide de la méthode des ovocytes hydratés pour les géniteurs indéterminés (Döring *et al.* 2017). Afin de prédire l'ABF d'une femelle d'une longueur donnée, une fonction sigmoïde a été ajustée à travers les données obtenues sur la fécondité comme suit :

$$ABF = \frac{c}{(1+e^{-a \times (LT-b)})} \quad (24)$$

Où a = taux de croissance, b = point d'inflexion, LT = longueur totale, c = asymptote.

La fréquence de ponte a été déduite de l'inverse de la fraction de ponte femelle (pourcentage de femelles avec des ovocytes hydratés) (Jacobsen *et al.* 2009). Le nombre de lots de géniteurs par mois a été calculé en divisant les jours du mois de ponte par le nombre de jours où *E. fimbriata* s'est reproduit ce mois-là.

La fécondité de la population (PF_y) est définie comme le nombre total d'œufs libérés par toutes les femelles du stock reproducteur durant la saison de reproduction (Jacobsen *et al.* 2009). On a supposé une saison de reproduction de janvier à juin (Charles-Dominique 1982). Par conséquent, une estimation de la fécondité totale de la population (Equation 25) pour chaque mois (PF_m) a été calculée en combinant les termes suivants : (1) nombre de femelles par classe de taille dans la population ; (2) la longueur à la première échéance ; (3) le nombre de lots de reproducteurs par saison de ponte; et (4) ABF dépendant de la longueur (Equation 24).

Les PF ne peuvent souvent pas être exprimés en unités absolues parce que l'abondance absolue des individus dans le stock reproducteur ne peut être déterminée avec précision. Pour tenir compte du fait que la fécondité ne peut être évaluée que chez les femelles et que l'abondance relative des poissons est exprimée en pourcentage, la formule suivante a été appliquée :

$$PF = \frac{k \sum_{L_{50}}^{L_{max}} pn}{100} \quad (25)$$

où k = nombre de lots d'œufs pondus, n = fécondité d'une femelle d'une certaine longueur, p = abondance relative (%) de femelles dans cette classe de longueur, L_{50} = longueur (cm) à la première maturité sexuelle, L_{max} = longueur maximale (cm) des femelles dans la population.

D'après les résultats de Scheffers et Conand (1976), *E. fimbriata* était supposé se reproduire à 15 cm de LT. Ainsi, PF a été calculé uniquement pour les individus de classes de taille > 15 cm.

2.3. Modèles intégrant les effets de l'environnement marin

Toutes les mesures de longueur à la fourche (LF) de *S. aurita* ont été converties en longueur totale (LT) selon la relation (Sylla *et al.* 2016) :

$$LF (mm) = 10.8264 + 0.8066LT (mm) \leftrightarrow LT = (LF - 10.8264)/0.8066 \quad (26)$$

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide des packages « stats », « pgirmess », « mgcv » et « Hmisc » de R (Giraudoux 2012; De Mendiburu 2014; Harrell 2017; Wood et Wood 2017), à un niveau de signification de $\alpha < 0,05$.

Le facteur de condition (Kn) a été évalué sur des échelles temporelles annuelle et interannuelle afin de déterminer si les paramètres environnementaux affectaient la reproduction de *S. aurita*. Le modèle additif généralisé (GAM) (Hastie et Tibshirani 1986; Diankha *et al.* 2018) a été utilisé: (i) pour quantifier la contribution des variables environnementales (CUI, SST); et (ii) étudier les plages de chaque variable environnementale associées au facteur de condition (Equation 27). Ce modèle ne nécessite aucune hypothèse préalable sur le lien fonctionnel entre chaque variable et le facteur de condition. Les variables explicatives incluses dans le modèle étaient: SST, CUI. La multi-colinéarité des variables explicatives a été testée en utilisant le facteur d'inflation de la variance (VIF) sur SST, CUI (Tiedemann *et al.* 2017). Les facteurs d'inflation de la variance (VIF) ont été calculés pour toutes les variables environnementales afin de détecter d'éventuelles colinéarités de grandes dimensions (Zuur *et al.* 2010). Un VIF <2 pour toutes les variables explicatives testées a été considéré comme adéquat (Zuur *et al.* 2010). Le recrutement étant estimé par saison [pour se concentrer sur la biologie des espèces (influence saisonnière sur la fécondité)] (Boëly, 1982), la saison était l'unité temporelle utilisée pour évaluer l'effet des variables environnementales. Les moyennes saisonnières et interannuelles de ces trois variables ont également été calculées.

Le test χ^2 a été utilisé pour comparer les sex-ratios et la proportion d'individus à chaque stade, ce qui a permis de déterminer si ces variables observées pour la Petite côte et la Grande côte étaient indépendantes. Pour les données distribuées normalement, des analyses de variance sont utilisées pour comparer les paramètres de reproduction entre les mâles et les femelles et l'indice de performance de croissance (ϕ') de différentes régions océaniques (Méditerranée, Atlantique Centre et Ouest), suivi du test de Tukey post hoc de différence significative (HSD). Au

cas où les données sont anormalement distribuées le test de Kruskal-Wallis est utilisé. L'indice de performance de croissance (ϕ') a été utilisé pour comparer les taux de croissance entre espèces et pour évaluer le potentiel de croissance sous divers stress environnementaux (Pauly 1994). Les corrélations entre les paramètres environnementaux ont été testées à l'aide du test de Pearson.

La fécondité de la population a été évaluée aux échelles temporelles annuelle et interannuelle afin de déterminer si les paramètres environnementaux ou la taille du poisson influent sur la probabilité pour un poisson donné de faire partie de la population en frai. Le modèle général additif (GAM) (Hastie et Tibshirani 1986; Diankha *et al.* 2018) a été utilisé pour étudier l'impact potentielle de chaque variable environnementale et déterminer la contribution des variables climatiques à la fécondité de la population (Equation 28). Il convient de noter que ce modèle ne nécessite aucune hypothèse préalable concernant un lien fonctionnel potentiel entre la fécondité variable et mensuelle de la population. Les variables explicatives sélectionnées pour le modèle étaient SST, Chl-a, CUI et les fréquences de longueur. La multi-colinéarité des variables explicatives a été testée en utilisant le facteur d'inflation de la variance (VIF) sur SST, CUI, Chl-a et les fréquences de longueur (Longueur) (Craney et Surlles 2002; Tiedemann *et al.* 2017). La stratégie de sélection de modèle consiste à commencer par le modèle complet, puis à vérifier s'il peut être simplifié (par exemple Guisan *et al.* 2002; Augustin *et al.* 2013). La régression en plusieurs étapes a été utilisée pour tester l'influence de ces variables indépendantes sur PF_m . Les régressions simples les mieux ajustées (linéaires et non linéaires) ont été ajustées à toutes les prédictions de PF_m , à toutes les variables explicatives potentielles (longueur, paramètres environnementaux) afin de permettre une évaluation simple des relations significatives. Les facteurs d'inflation de variance (VIF) ont été calculés pour toutes les variables environnementales afin de détecter d'éventuelles colinéarités dimensionnelles élevées (Zuur *et al.* 2010; Tiedemann *et al.* 2017; Diankha *et al.* 2018). Un VIF < 2 pour toutes les variables explicatives testées a été considéré comme adéquat (Zuur *et al.* 2010). L'abondance et le recrutement ont été estimés par saison [pour mettre l'accent sur la biologie des espèces (influence saisonnière sur la fécondité)] (Charles-Dominique 1982). La saisonnalité est donc l'unité de temps utilisée pour évaluer l'effet des variables environnementales. Les modèles ont été ajustés à l'aide d'une sélection en arrière, en commençant par les modèles complets et en supprimant les variables explicatives ayant des effets partiels non significatifs. Le critère d'information Akaike (AIC) a été utilisé pour sélectionner le modèle le mieux adapté (AIC le plus faible) (Zuur *et al.* 2010). AIC a montré que le meilleur modèle était celui qui n'incluait pas Chl-a.

$$g(X(y)) = s_1(CUI_i) + s_2(SST_i), K_{n_i} \quad (27)$$

$$g(X(y)) = s_1(CUI_i) + s_2(SST_i) + s_3(Longueur_i), PF_i \quad (28)$$

g est la fonction de liaison qui est une fonction paramétrique permettant l'extension de la distribution gaussienne à la famille exponentielle. $X(y)$ est la valeur attendue de la variable de réponse; La variable y suit une loi spécifiée de la famille exponentielle, c'est-à-dire résumée par une seule formule et ayant des propriétés communes (la plus connue étant la distribution normale) (Zuur *et al.* 2010). La mise en œuvre de ce modèle nécessite l'estimation des fonctions lisses non linéaires si $(\beta_i) \quad i = 1, \dots, p$, pour chaque variable explicative β_i . La fonction de lissage "s" a également été utilisée. Cette fonction permet de définir des termes lissés dans les formules du modèle GAM. La fonction n'évalue pas un lissage (spline), mais existe uniquement pour aider à configurer un modèle à l'aide du lissage basé sur les splines (Wood et Wood, 2017).

Le modèle polynomial a permis de produire une courbe afin de trouver la fenêtre environnementale optimale (SST, CUI et Chl-a) de la fécondité potentielle de *E. fimbriata* de 2004 à 2012. La fécondité potentielle annuelle et saisonnière de *E. fimbriata* a été soit analysée en utilisant une analyse de variance unidirectionnelle (ANOVA-1, à un facteur), suivie du test post hoc de Tukey de différence significative (HSD) (si les données étaient distribuées normalement) ou d'un test de Kruskal-Wallis (si les données n'étaient pas distribuées normalement). Toutes les analyses statistiques ont été effectuées en utilisant les packages « stats », « pgirmess », « fmsb » et « mgcv » dans R (Sokal et Rohlf 1969; McDonald 2009; Nakazawa et Nakazawa 2017; Wood et Wood 2017), avec une signification niveau de $\alpha < 0,05$. Les valeurs moyennes sont rapportées dans les résultats avec les écarts-types (SDs) ou les erreurs-types (SEs).

3. Résultats

3.1. Variabilité des paramètres biologiques de *Sardinella aurita* sous l'effet de l'environnement

3.1.1. Spectre de taille et relation taille-poids

Les distributions de fréquences de longueurs entre les zones côtières nord et sud montrent que les spécimens de *S. aurita* au nord (Grande côte) sont de plus grande taille (mode = 32 ± 2 cm) que ceux capturés au large de la côte sud (Petite Côte et Casamance avec des modes : 13 ± 1 cm et 24 ± 3 cm, respectivement) (Figure 34). La distribution de taille de la population du sud présentait un pic plus élevé à une taille plus petite (24 cm) par rapport aux individus du nord (pic à 32 cm).

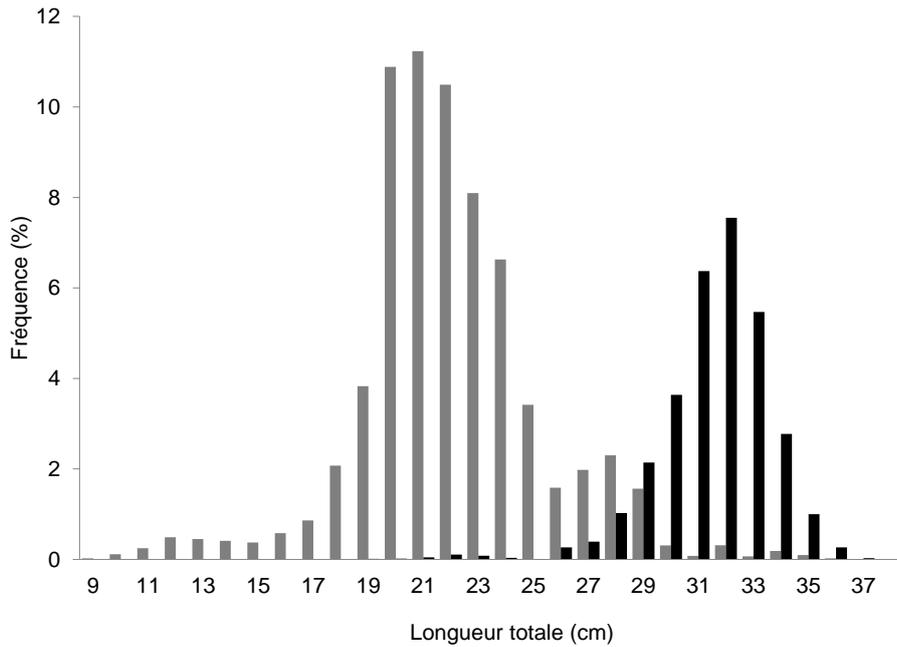


Figure 34: Distribution des fréquences de tailles pour *Sardinella aurita* capturée au large de la côte sénégalaise de juillet 2013 à juin 2014. Trois modes existent dans les données de fréquence : un pour le stock de poissons situé au large de la côte nord (noir) (32 cm, n = 10 109) et deux pour ceux au large de la côte sud (gris) (13 et 24 cm, n = 22 237).

La relation entre le poids total et la longueur à la fourche est isométrique [$a = 0.008 \pm 0.001$; $b = 3.02 \pm 0.01$, et $r = 0.93$ (n = 4397)] avec une allométrie plus ou moins majorante comme $b > 3$ (Figure 35).

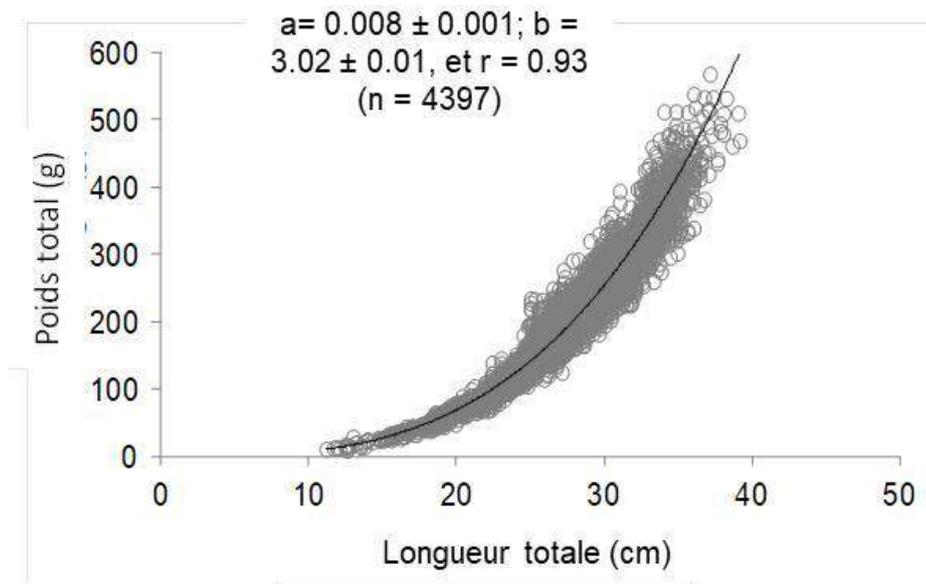
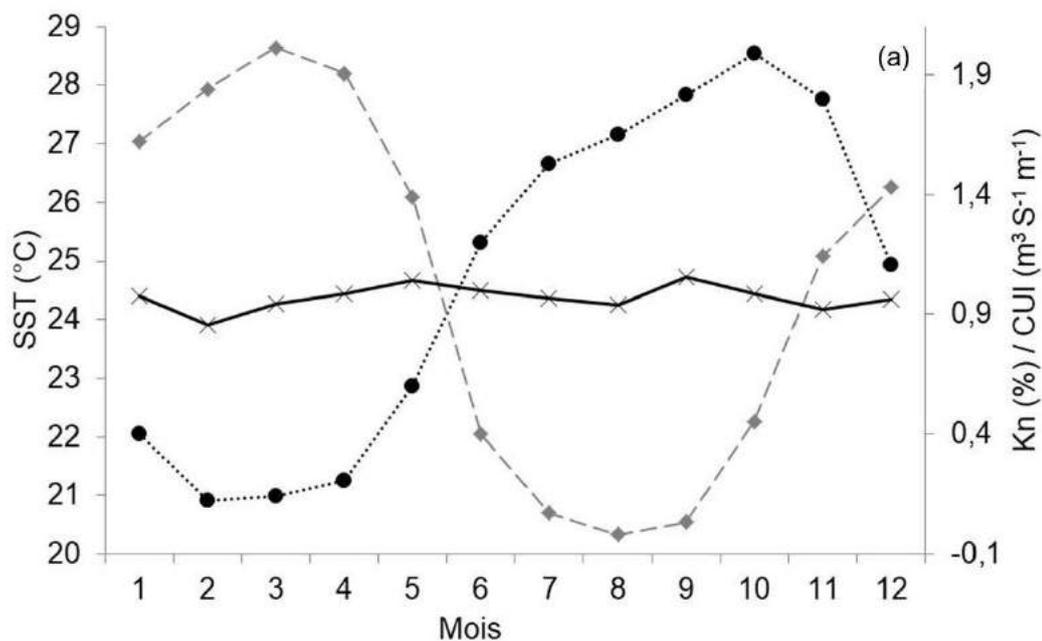


Figure 35: Relations taille-poids pour *Sardinella aurita* capturé au large des côtes du Sénégal (données : 1995 à 2011, n = 4397). La ligne noire est la courbe de régression exponentielle ajustée à toutes les mesures.

3.1.2. Variabilité temporelle du facteur de condition de *Sardinella aurita* et des paramètres environnementaux

Le facteur de condition (Kn) variait selon les saisons ($X^2 = 22.01$; $df = 11$; $p = 0.001$) avec des valeurs maximales en mai et en Septembre (Figure 36a). L'augmentation de Kn de février à mai correspond à une période d'intensité de l'upwelling (CUI) et de baisse de la température de surface de la mer (SST) le long de la Petite côte en mars-avril. Par la suite, Kn a baissé jusqu'en août alors que l'indice CUI diminuait. Un maximum de Kn en septembre a été de nouveau noté suivi d'une baisse de CUI et d'une baisse accélérée de SST. Le cycle saisonnier de la SST décroissant de 1995 à 2011 coïncide avec une augmentation des CUI, car une forte remontée au large, provoquée par le vent en hiver, amène l'eau froide à la surface. La relation entre Kn et CUI et SST montre une amplitude plus grande sur une base annuelle que les variations saisonnières (0,88 à 1.14, figure 36b). Le facteur de condition chez *S. aurita* est demeuré relativement stable au cours de la période d'étude de 17 ans, sauf pour deux pics, l'un en 1998 (1,2) et l'autre en 2003 (1,1). Au cours de la période 1995-2011, la SST et le CUI ont varié d'une année à l'autre. Les températures moyennes à la surface de la mer sont élevées en 1998, 2001, 2005, 2008 et 2010, avant de diminuer en 1999 et en 2009. La caractéristique la plus frappante durant cette période est la légère baisse de l'indice d'upwelling en 1997 à $0,84 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$. Cependant, en raison de ce léger affaiblissement, le CUI a connu une augmentation rapide et considérable entre 2008 et 2011. Bien que le facteur de condition et les phénomènes environnementaux aient varié selon les saisons, la variation de Kn était liée aux CUI ($F_{1,000} = 6.186$; $p = 0,0143$) et non pour la SST ($F_{1,469} = 3.238$; $p = 0,0745$). Le modèle explique 5,19% de la variabilité observée avec $R\text{-sq. (adj)} = 0,03$. Pendant la période d'étude (1995-2011), le facteur de condition a atteint son maximum à 1,17 quand le CUI est d'environ $1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$ en 1995, 2003 et 2006 (Figure 37).



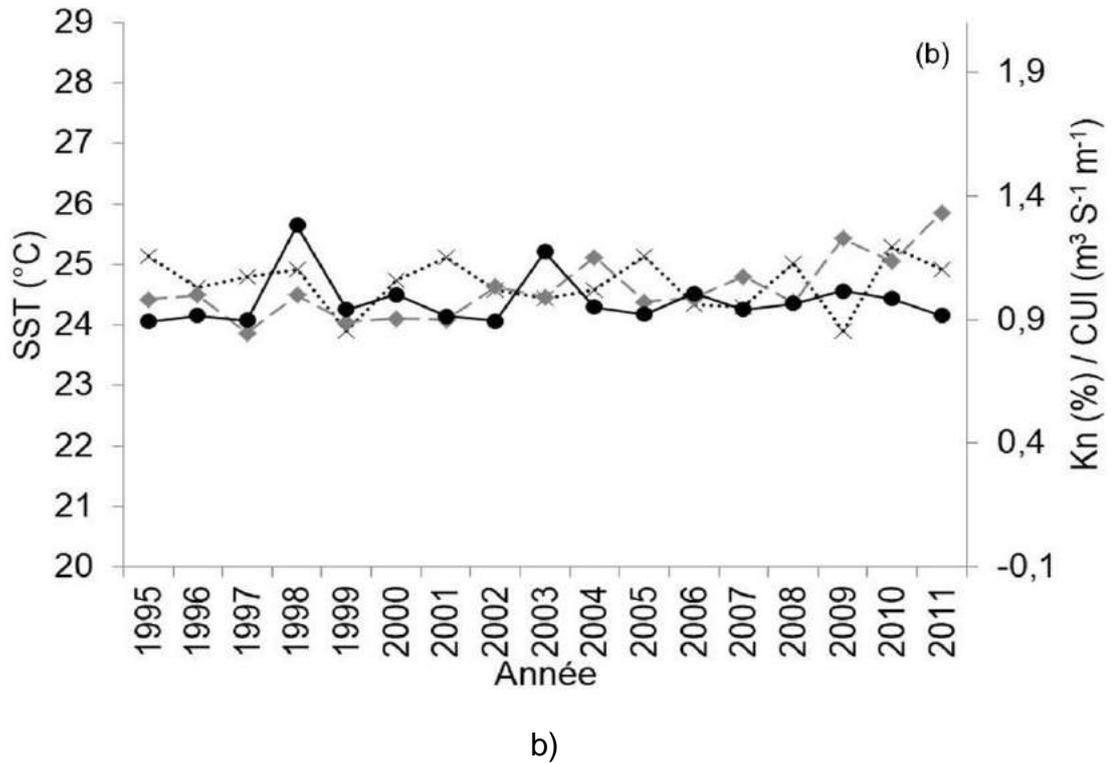


Figure 36: Facteur de condition (Kn) chez *Sardinella aurita* (ligne noire), normalisées aux composantes environnementales saisonnières dans les eaux côtières du Sénégal (1995 à 2011): température de la surface de la mer à la côte (SST, ligne pointillée) (Modis AVHRR) et Indice d'Upwelling Côtier (CUI, ligne grise). (a) Données mensuelles et (b) moyennes annuelles.

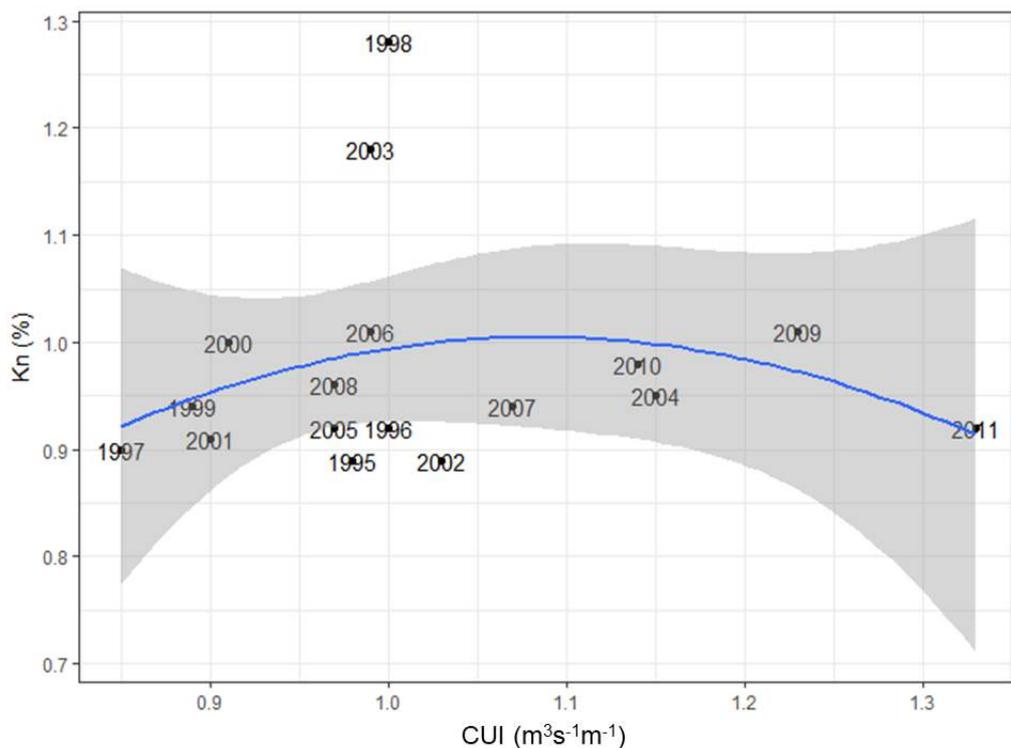


Figure 37: Facteur de condition (Kn) de *Sardinella aurita* en fonction de l'indice d'upwelling côtier (CUI) entre 1995 et 2011.

3.1.3. Paramètres de croissance de *Sardinella aurita*

Sur la base des données de fréquences de longueurs, la L_{∞} , le K et le ϕ' de juillet 2014 à juin 2015 ont été estimés à 35,4 cm, 0,26 année⁻¹ et 2,51, respectivement. *Sardinella aurita* croît rapidement au cours de sa première année, tandis que les taux de croissance ultérieurs diminuent progressivement avec l'âge. Aucune différence statistique n'a été notée entre l'indice de performance de croissance (ϕ') des données historiques collectées au large du Sénégal et les données collectées dans les autres zones de l'Atlantique Centre Est (ANOVA : F stat= 2,371 ; df = 4 ; p = 0,139) (Tableau 3). Cependant, il existe une différence significative entre les données ϕ' de la côte sénégalaise et des autres régions (Atlantique Ouest, Atlantique Est et Méditerranée) (ANOVA : valeur F = 10,81 ; df = 2 ; p = 0,001) (Tableau 3). L'Atlantique Centre-Est et l'Atlantique Centre-Ouest ne diffèrent pas statistiquement (Tukey: df = 0,15 ; p = 0,171), tandis que l'Atlantique Centre-Est et la Méditerranée diffèrent de manière significative (Tukey: df = 0,33 ; p = 0,001). Les paramètres de croissance (L_{∞} , K et ϕ') de *S. aurita* dans l'Atlantique Centre-Est étaient plus élevés que ceux de l'Atlantique Centre-Ouest et de la Méditerranée (Tableau 3) et diminuaient avec le temps (de 1932 à la présente étude) tandis que dans l'Atlantique Ouest, il y avait une tendance croissante de L_{∞} . La longueur asymptotique (L_{∞}) était plus faible dans l'Atlantique Centre-Ouest que dans l'Atlantique Centre-Est (Tukey: df = 0,15 ; p = 0,001). *Sardinella aurita* habitant ces deux systèmes côtiers (Atlantique Centre et Est) est caractérisée par des durées de vie plus élevées (t_{max}), des longueurs maximales plus élevées (L_{max}) et des longueurs asymptotiques plus longues (L_{∞}) que celle habitant la Méditerranée (Tukey: df = 0,15 ; p = 0,001) (Tableau 3). Cependant, les paramètres de croissance semblent rester constants en Méditerranée au cours de la période étudiée (de 1932 à 2012, Figure 38).

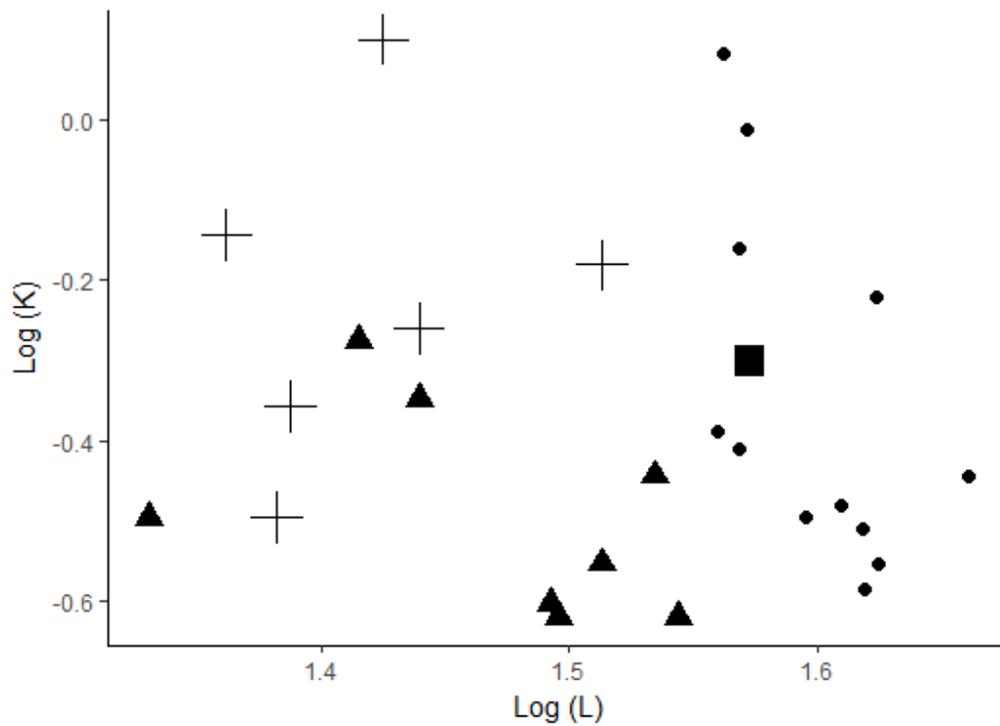


Figure 38: Parcelle auximétrique (double logarithme des paramètres K et L_{∞}) pour les populations de *Sardinella aurita* pour quatre zones côtières. Les données de cette étude au Sénégal (carré) et celle de la littérature en Atlantique Centre-Est (cercles), mer Méditerranée (triangles) et Atlantique Centre-Ouest (signes +). Abréviations : L_{∞} = longueur asymptotique, en cm et K= coefficient de croissance par année.

Tableau 3: Paramètres de croissance et mortalité naturelle de *Sardinella aurita* estimés au Sénégal (étude actuelle et revue historique) et de l'Atlantique Centre-Est et Ouest ainsi que de la Méditerranée. Les paramètres de croissance ont été estimés selon trois méthodes différentes, à savoir, échelle, otolithes ou fréquences de taille comme dans la présente étude (taille exprimée en cm). LT : longueur totale, LF: longueur de la fourche, L_{∞} : valeur L_t lorsque le taux de croissance est nul; K: coefficient de croissance, t_0 : le temps "t" lorsque la longueur du poisson est zéro, ϕ' : indice de performance de croissance, M: mortalité naturelle, t_{max} : la longévité de l'espèce. NR : non rapporté.

Pays	Méthode	L_{∞}	L_{∞}	K	t_0	ϕ'	t_{max}	M	Références	
		LF	LT							
Atlantique Centre- Ouest										
Brésil	Ecailles	20,7	24,4	0,44	-0,39	2,42	6,42	0,46	Matsuura (1971)	
Brésil	Otolithes	19,6	23,0	0,72	-0,25	2,58	3,91	0,76	Saccardo <i>et al.</i> (1988)	
Brésil	Otolithes	23,2	27,5	0,55	-0,30	2,62	5,15	0,58	Cergole <i>et al.</i> (2002)	
Venezuela	NR	20,5	24,1	0,32	-0,55	2,27	8,82	0,34	Heald et Griffiths (1967)	
Venezuela	Fréquence de longueur	22,5	26,6	1,26	-0,13	2,95	2,25	1,33	Mendoza <i>et al.</i> (1994)	
Venezuela	Fréquence de longueur	27,3	32,6	0,66	-0,05	2,85	4,48	0,66	Barrios <i>et al.</i> (2010)	
Méditerranée										
Algérie	Fréquence de longueur	29,3	35,0	0,24	-0,70	2,47	12,01	0,24	Bouaziz <i>et al.</i> (2001)	
Croatie	Fréquence de longueur	28,6	34,2	0,36	-0,94	2,62	7,39	0,40	Mustać et Sinovčić (2012a)	
Egypte	NR	22,0	26,0	0,53	0,34	2,55	5,00	0,60	El-Maghraby <i>et al.</i> (1970)	
Grèce	Ecailles	27,3	32,6	0,28	-0,57	2,47	10,14	0,29	Ananiades (1952)	
Grèce	Ecailles	18,3	21,4	0,32	-0,55	2,17	8,82	0,34	Tsikliras <i>et al.</i> (2005)	
Israël	Fréquence de longueur	26,1	31,1	0,25	-1,80	2,38	10,20	0,29	Ben Tuvia (1956)	
Espagne	Fréquence de longueur	23,2	27,5	0,45	-0,38	2,53	6,28	0,47	Navarro (1932)	
Tunisie	Otolithes	26,3	31,3	0,24	-2,50	2,37	10,00	0,30	Gaamour <i>et al.</i> (2001)	
Atlantique Centre-Est										
Îles des Canaries	Fréquences de longueur	34,6	41,5	0,31	-0,63	2,71	11,34	0,26	Navarro (1932)	
Congo	Fréquence de longueur	31,0	37,0	0,69	-0,56	2,96	5,82	0,51	Rosignol (1955)	
Mauritanie	Ecailles	34,6	41,6	0,26	-0,87	2,65	13,11	0,22	Chesheva (1998)	
Mauritanie	Otolithes	31,0	37,0	0,39	1,46	2,72	9,15	0,32	Pascual-Alayón <i>et al.</i> (2008)	
Mauritanie	Ecailles et Otolithes	32,9	39,4	0,32	-1,78	2,69	10,89	0,27	Pascual-Alayón <i>et al.</i> (2008)	
Mauritanie	Otolithes	30,4	36,3	0,41	-0,94	2,72	6,38	0,47	Iglesias <i>et al.</i> (2009)	
Mauritanie - Sénégal	Ecailles	34,0	40,7	0,33	-0,60	2,74	10,81	0,27	Thuoc et Szypula (1973)	
Mauritanie - Sénégal	Ecailles	38,1	45,9	0,36	-0,69	2,87	9,91	0,30	Maxim et Maxim (1988)	
Mauritanie - Sénégal	Fréquence de longueur et Ecailles	31,2	37,3	0,97	-0,21	3,12	4,58	0,65	Boëly <i>et al.</i> (1979)	
Sénégal	Fréquence de longueur	35,0	42,0	0,60	-0,24	3,02	4,75	0,63	Postel (1955)	
Sénégal	Ecailles	35,0	42,1	0,28	-0,99	2,70	12,22	0,24	Krzepkowski (1982)	
Sénégal	Fréquence de longueur et Ecailles	30,6	36,5	1,21	-0,06	3,20	3,97	0,75	Boëly <i>et al.</i> (1982b)	
Sénégal	Fréquence de longueur	29,4	35,4	0,26	-0,76	2,51	10,77	0,27	Cette étude	

3.1.4. Maturité sexuelle de *Sardinella aurita*

La sex-ratio (SR) de *S. aurita* était proche de 1 (51,1% des poissons étaient des femelles). La courbe de fréquence cumulative des individus ayant atteint la maturité sexuelle (au moins au stade 3) indiquait que 50% (L_{50}) des mâles étaient matures à $24,8 \pm 1,0$ cm, tandis que 50% des femelles l'étaient à $25,7 \pm 1,8$ cm. Des différences significatives entre les stades de maturité (proportions de poissons à chaque stade) ont été notées pour la période étudiée (1995-2011) (Tableau 4).

Tableau 4: Proportion de *Sardinella aurita* mâle et femelle aux différents stades de maturité sexuelle (voir tableau 2) au Sénégal (données : 1995 à 2011). χ^2 : test du Chi-carré; +: < 0,05.

Stades	Femelle (%)	Mâle (%)	χ^2	p -value
I	56,8	43,2	2.658E+09	+
II	66,6	33,4	1.0519e+10	+
III	12,6	87,4	2.188e+10	+
IV	20,8	79,2	2.2785e+10	+
V	34,9	65,1	6.424E+09	+
VI	93,2	6,8	2.9401e+10	+
VII	98,9	1,1	1.3085e+10	+

Les analyses ont confirmé que la reproduction se produit toute l'année au large de la Petite côte du Sénégal. Deux périodes de reproduction principales ont été déterminées à partir de notre analyse des stades de maturité sexuelle et d'IGS. La première période de reproduction s'est déroulée de février à mai au large du Sénégal. L'analyse de la maturité sexuelle a montré que les individus des stades V étaient présents en janvier, mars et avril et d'octobre à décembre après la première période de reproduction. Une deuxième période de reproduction, plus intense que durant la première période, a eu lieu d'octobre à la fin décembre.

L'enregistrement mensuel des stades de maturité sexuelle a montré que les femelles des stades VI et VII étaient plus abondantes de janvier à février et de juillet à décembre. La proportion de femelles aux stades > IV est plus importante de janvier à avril et de juin à novembre (Figure 39). Les femelles au stade III étaient principalement présentes en juin. Les mâles du stade V étaient présents en mars, avril et d'octobre à décembre. Les mâles de stade III et IV ont été trouvés tout au long de l'année, principalement de mai à novembre (Figure 39).

Les changements mensuels de l'IGS correspondent avec la maturité sexuelle des stades IV et V (Figure 40). Il y a eu deux pics de reproduction en avril et en octobre. En octobre, il y

avait une plus forte présence d'individus de stade IV et V et des valeurs d'IGS plus élevées par rapport à septembre et novembre chez les mâles et les femelles. Une période de repos entre les pontes s'est produite en juin et en août.

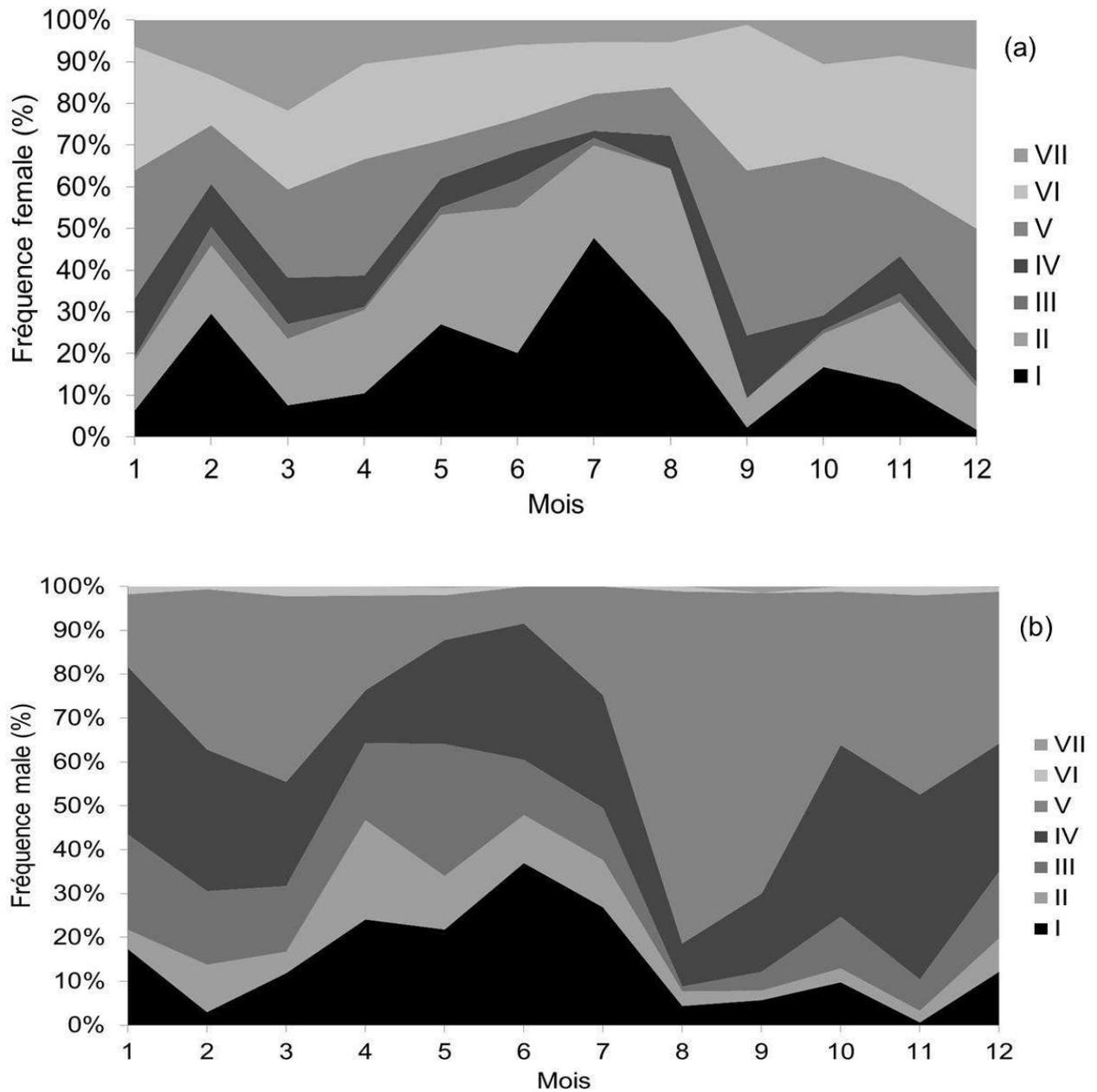


Figure 39: Stades mensuels de maturité sexuelle (*sensu* Fontana (1969)) pour *Sardinella aurita* au large du Sénégal (1995 à 2011). (a) femelles (n = 2 131) et (b) mâle (n = 2 266).

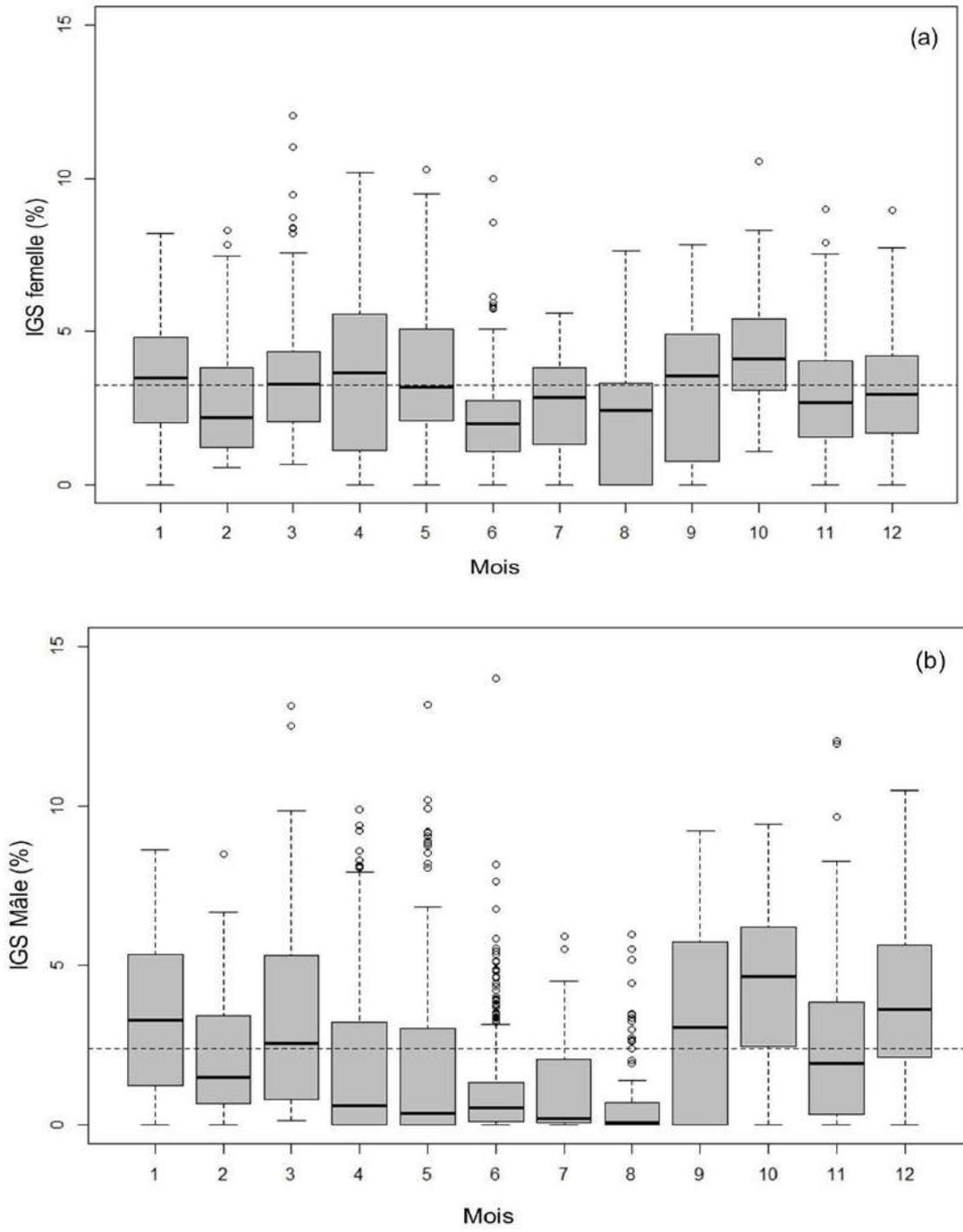
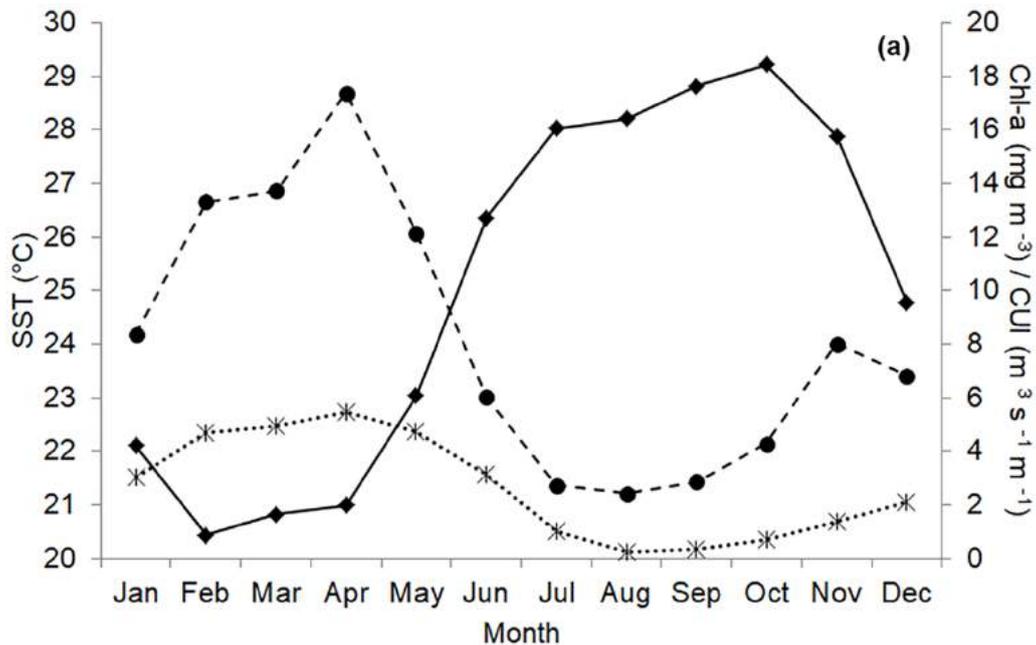


Figure 40: Indice gonado-somatique (IGS) de *Sardinella aurita* dans les eaux côtières du Sénégal (1995 à 2011). (a) femelle (n = 2 131) et (b) mâle (n = 2 266). Les moyennes sont représentées par la ligne horizontale à l'intérieur des boîtes à moustaches. Les erreurs standard sont représentées par des cercles.

3.2. Variabilité des paramètres biologiques de *Ethmalosa fimbriata* dans un environnement d'Upwelling

3.2.1. Paramètres environnementaux

La température de surface à la côte est faible de janvier à avril (minimum en février) et élevée de mai à décembre (maximum entre septembre et octobre). Le cycle saisonnier de la SST est opposé aux cycles CUI et Chl-a (Figure 41a). Les analyses inter-saisonnières ont montré une corrélation négative significative entre SST et Chl-a (Pearson : $p = 0,03741$; $r^2 = -0,70$) et entre SST et CUI (Pearson : $p = 0,03815$, $r^2 = -0,70$). En revanche, une corrélation positive et significative a été trouvée entre CUI et Chl-a (Pearson : $p < 0,001$, $r^2 = 0,73$). Ainsi, il y a eu une augmentation de Chl-a et CUI de janvier à avril (maximum en avril), suivie d'une baisse de Chl-a et CUI pendant le reste de l'année (minimum en août). Les variations de SST montrent une forte variabilité interannuelle (Figure 41b). La SST et le Chl-a ont varié tous les ans sur la période 2004-2012. La SST a augmenté en 2005, 2008 et 2010. Le minimum de Chl-a pour la période est enregistré en 2005, ce qui correspondait au maximum de la SST pour la période. L'indice d'upwelling côtier a légèrement augmenté de 2007 à 2009.



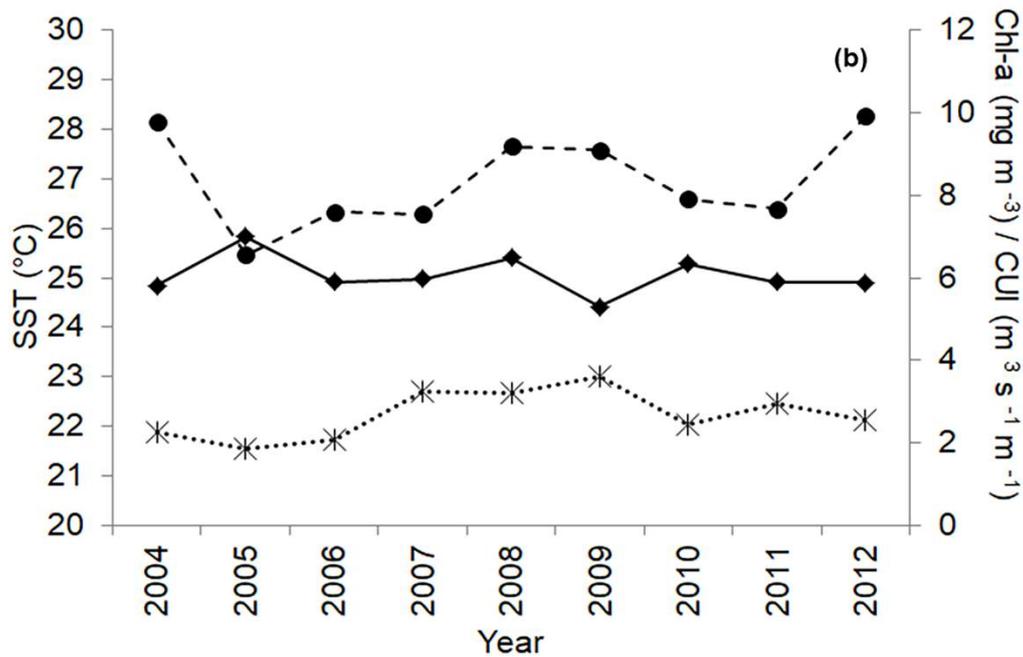


Figure 41: Composantes saisonnières normalisées des changements environnementaux le long de la Petite côte du Sénégal de 2004 à 2012 : (a) données mensuelles et (b) annuelles. Température de surface de la mer à la côte (SST : trait plein avec diamant), Chlorophylle-a (Chl-a: ligne pointillée avec cercles), et Indice de l'upwelling côtier (CUI: ligne pointillée avec astérisque).

3.2.2. Paramètres de croissance et relation taille-poids de *Ethmalosa fimbriata*

Les paramètres de croissances, la L_{∞} , le K et le ϕ' , ont été estimés à 38,1 cm, 0,3 an⁻¹ et 2,6, respectivement. *Ethmalosa fimbriata* croît rapidement au cours de sa première année puis son taux de croissance diminue progressivement avec l'âge. Son taux de croissance maximal (t_{max}) a été calculé à 1,9 par an. Les paramètres allométriques calculés pour la relation taille-poids de *E. fimbriata* sont $a = 0,0011$ et $b = 3,3199$.

3.2.3. Maturité sexuelle de *Ethmalosa fimbriata*

La sex-ratio augmentait de concert avec la taille du poisson. Les poissons de longueur > 28 cm LT étaient presque toutes des femelles matures. Cependant, les femelles étaient légèrement sous-représentées dans les sex-ratios moyennes (\pm écart-type) ($36 \pm 8\%$). Les fonctions logistiques ont fourni des estimations L_{50} (\pm SE) de $21,5 \pm 0,2$ cm pour les femelles. L'analyse des ovaires contenant des ovocytes hydratés a montré des fractions de pontes mensuelles de 10 à 20% dans les classes de taille plus grandes (23-28 cm). La fécondité absolue par lot d'*E. fimbriata* femelle en fonction de la taille a donc été estimée avec la formule suivante :

$$ABF = 19365 \div (1 + e^{-0.9305 \times (LT - 24.10)}) \quad (29)$$

3.2.4. Relation taille-fécondité de la population de *Ethmalosa fimbriata*

La relation entre la longueur du poisson et le log (PF) chez *E. fimbriata* pour la période 2004-2012 pourrait être mieux décrite par des fonctions polynomiales de second ordre. Un PF maximum a été observé à une longueur de 25 et 26 cm (Figure 42). La PF varie évidemment d'une année à l'autre, comme le montre le déplacement des courbes paraboliques ajustées aux données sur une base annuelle (ANOVA, $F_{(1, 389)} = 33,49$; $p < 0,001$).

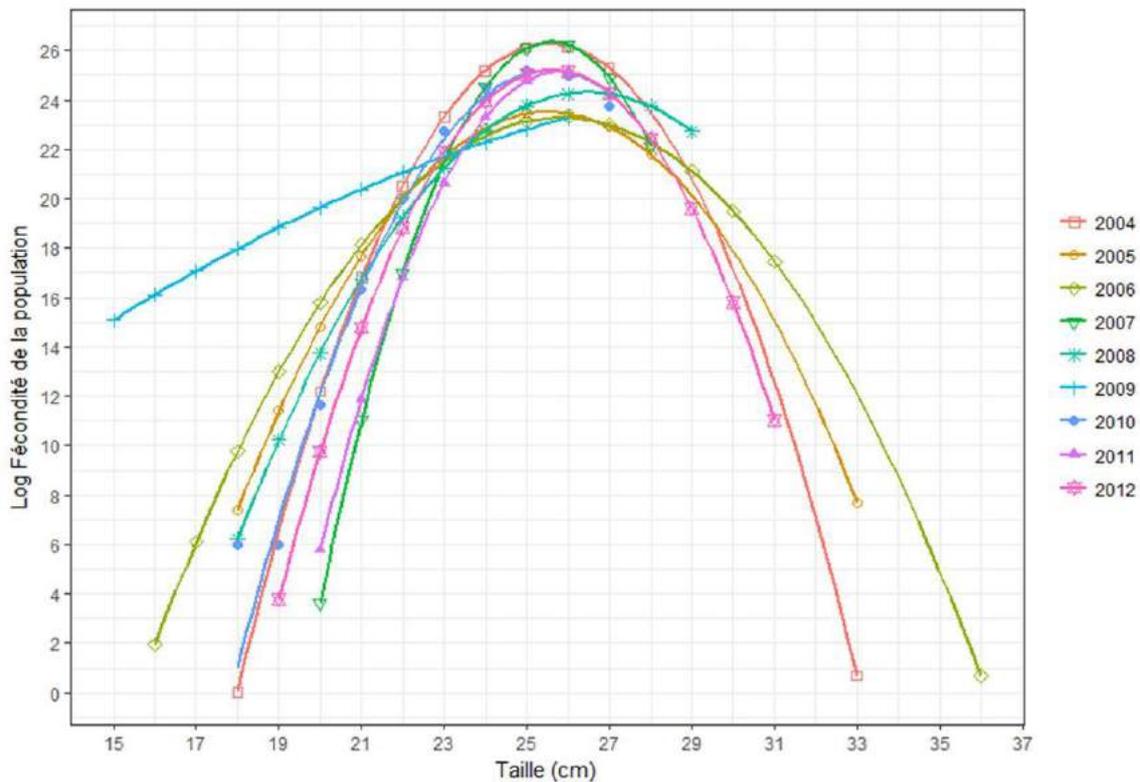


Figure 42: Fécondité de population estimée de *Ethmalosa fimbriata* en fonction de la longueur de la femelle pour la période d'étude 2004-2012. Les courbes sont des fonctions polynomiales de second ordre.

3.2.5. Variabilité saisonnière et annuelle de la fécondité de la population de *Ethmalosa fimbriata*

Une analyse saisonnière de la fécondité de la population de *E. fimbriata* a montré une augmentation constante de janvier à juin avec une certaine variabilité mensuelle. Après avoir culminé en juin, la PF a décliné vers la fin de la saison de reproduction en juillet et août (Figure 43a).

La variation annuelle de la PF était élevée (ANOVA : $F = 7,858$; $p = 0,00529$) avec des pics en 2004, 2007, 2010 et 2012 (Figure 43b) indiquant de bonnes années de reproduction de l'espèce au niveau de la Petite côte du Sénégal. La PF en 2004 est significativement plus élevée qu'en 2005 et 2006 (test de Kruskal-Wallis, $X^2 = 19,38$; $df = 8$, $p\text{-value} = 0,01296$).

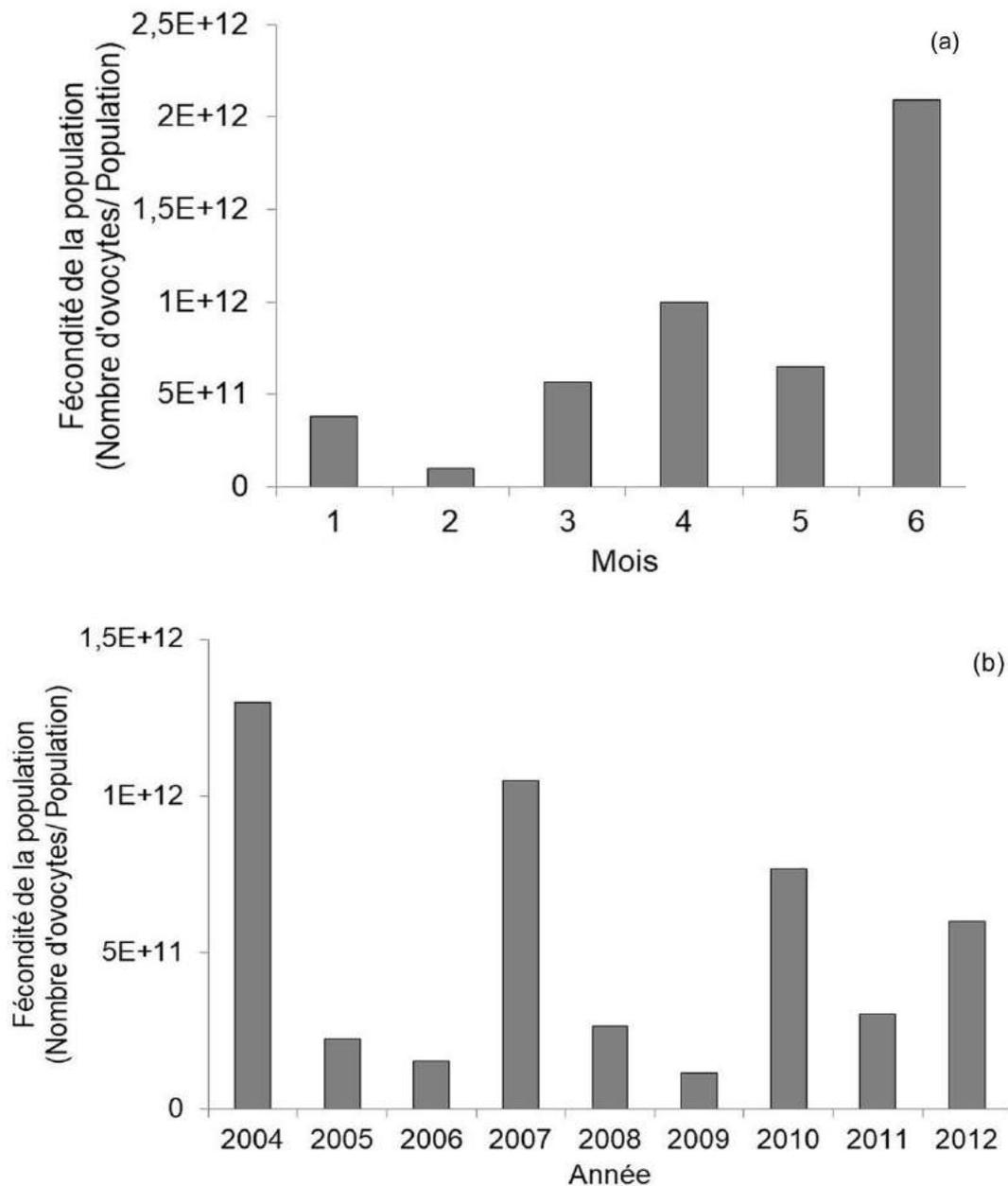


Figure 43: Variation de la fécondité de la population de *Ethmalosa fimbriata* (2004-2012): (a) données mensuelles et (b) données annuelles.

3.2.6. Effets des paramètres environnementaux sur la fécondité de la population de *Ethmalosa fimbriata*

La fécondité de la population de *E. fimbriata* variait en fonction des conditions environnementales locales. Les résultats du GAM ont montré une corrélation significative entre la SST et la PF ($F = 2,941$; $p = 0,00218$) et entre CUI et PF ($F = 4,808$; $p < 0,001$). Le modèle a expliqué 46% de la variabilité observée ($R_{adj} = 0,41$).

Au cours de la période d'étude (2004-2012), la PF a atteint son maximum quand la SST est d'environ de ≈ 24 ° C semi-annuelle moyenne entre janvier et juillet (Figure 44a) et le CUI $\approx 3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$ (Figure 44b).

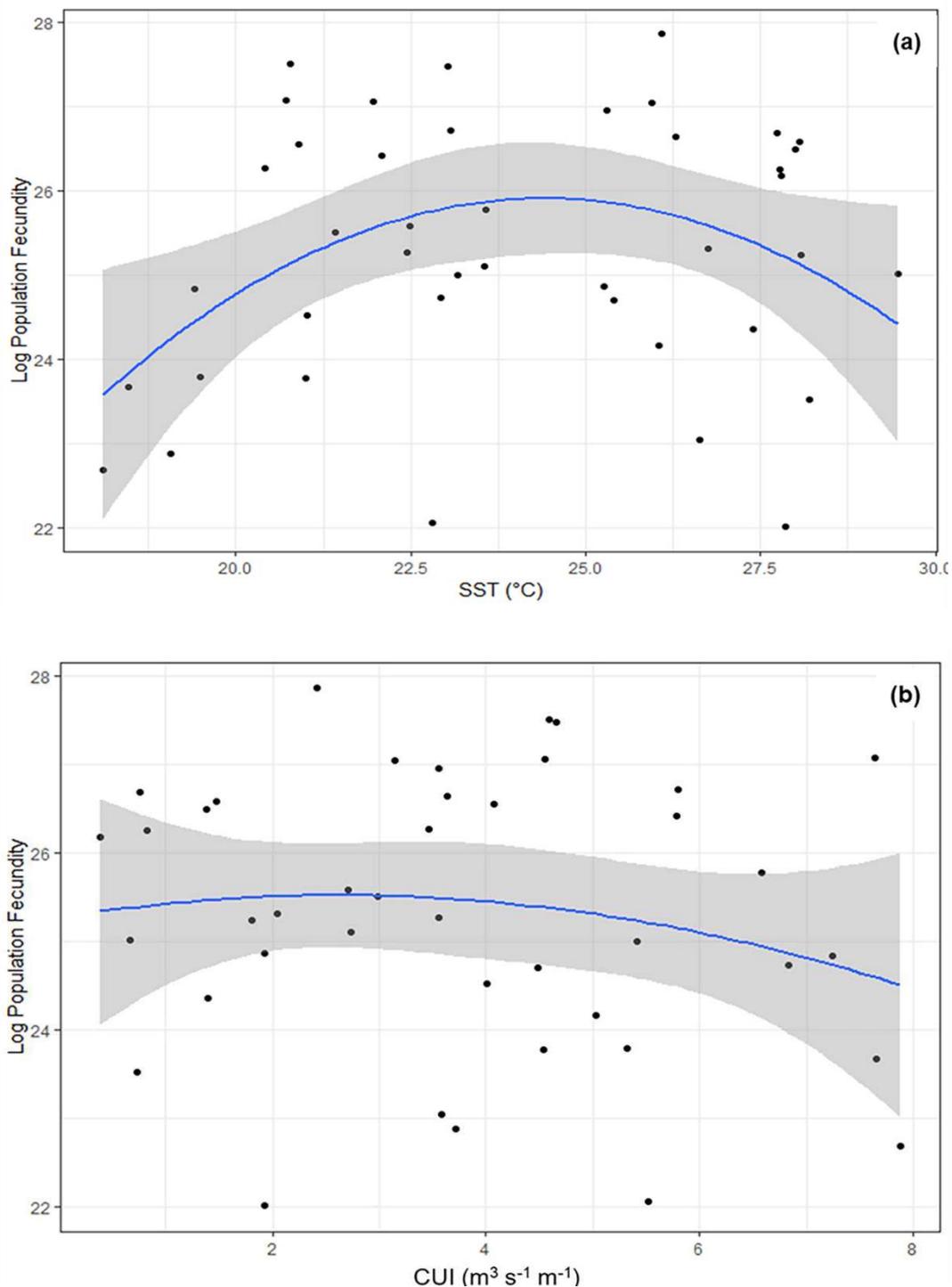


Figure 44 : Fécondité de la population (PF) de *Ethmalosa fimbriata* de 2004 à 2012 en fonction des conditions environnementales (a) Température de surface de la mer (SST) et (b) Indice d'Upwelling Côtier (CUI). Les lignes pleines (en bleu) représentent les estimations les mieux adaptées ; les régions grisées représentent les intervalles de confiance.

4. Discussion et conclusion

4.1. Stratégie de croissance de *Sardinella aurita*

Trois classes principales de taille modale existent chez *S. aurita* habitant les eaux côtières du Sénégal, suggérant que les adultes fréquentent principalement celles du nord, alors que les juvéniles et les jeunes reproducteurs (< 25 cm) sont concentrés au large de la côte sud. La plus forte concentration de juvéniles et de jeunes reproducteurs au large de la « Petite côte » du Sénégal est liée à une zone de nurserie située à cet endroit (Roy *et al.* 1989; Tiedemann et Brehmer 2017). Roy *et al.* (1989) ont supposé que la concentration de juvéniles et de jeunes reproducteurs dans les eaux côtières du sud du Sénégal pourrait être due à un fonctionnement différentiel alors que les eaux septentrionales, près de la péninsule du Cap-Vert (Dakar), la divergence côtière et les modèles d'upwelling (Ndoye *et al.* 2002), jouent un rôle dans la productivité du système et les processus de rétention larvaire.

Les paramètres de croissance (L_{∞} , K et ϕ') de *S. aurita* dans l'Atlantique Centre-Est diffèrent de ceux observés en Méditerranée, mais aucune différence significative n'a été observée entre l'Atlantique Centre-Est et Ouest. Les différences de croissance de *S. aurita* entre l'Atlantique central et la Méditerranée peuvent être liées à des différences dans l'abondance des aliments ou les conditions environnementales (Wootton 1998). Pendant la saison des upwellings, la disponibilité des proies est plus faible et la SST est plus élevée en Méditerranée que dans l'Atlantique Centre-Est. Nous pensons que les conditions environnementales ont eu un impact significatif sur les indices de performance de croissance et la longueur asymptotique des poissons de cette espèce. Le paramètre de croissance et la longueur asymptotique pour une même espèce à vie courte sont plus élevés dans la zone la plus productive (Figure 38), c'est-à-dire dans l'Atlantique Centre-Est vs l'Atlantique Centre-Ouest. Les processus environnementaux responsables des variations des taux de croissance entre différentes régions ne sont pas toujours clairement identifiés, mais dans la plupart des exemples donnés, ils semblent être liés à la température et à l'abondance des aliments.

Outre les facteurs environnementaux, des taux élevés de mortalité par pêche peuvent modifier la structure de la population et les taux de croissance. Par exemple, en Méditerranée (Grèce), la croissance de *S. aurita* est passée de 32 cm en 1952 (Ananiades 1952) à 21 cm en 2005 (Tsikliras *et al.* 2005) ($\Delta = - 11$ cm). Au contraire, on observe une augmentation de la longueur asymptotique dans l'Atlantique centre-ouest du Venezuela (Mendoza *et al.* 1994) estimée à 26 cm (en 1994) et récemment (en 2010), l'étude de Barrios *et al.* (2010) ont montré une légère augmentation de la longueur asymptotique à 27 cm ($\Delta = + 1$ cm). Dans le centre-est de l'Atlantique, nous observons une diminution de la longueur

asymptotique L_{∞} de *S. aurita*, en particulier au Sénégal, de 42 cm en 1950 (Postel 1955) à 35,4 cm dans cette étude (2013-2014) (= - 7 cm). En Grèce, l'exploitation commerciale de *S. aurita* a régulièrement augmenté depuis le début des années 1990 (Service national de statistique de Hellas, 1990-2002) en raison de la forte demande du marché du poisson par l'industrie de la conserve comme appât pour la pêche rentable du thon et de l'espadon. Les débarquements totaux sont passés de 69 t en 1990 à 2 733 t en 2002 (Tsikliras 2004). Dans le même temps, dans l'Atlantique centre-ouest, *S. aurita* n'a pas encore atteint l'état de surexploitation. En outre, une réduction drastique des captures a été signalée en 2009 (WECAFC 2014). *Sardinella aurita* est surexploité en Afrique de l'Ouest depuis une décennie (FAO 2016) et Thiaw *et al.* (2017) ont supposé qu'une présence de pêche accrue pourrait avoir une forte influence sur le ralentissement de la croissance de *S. aurita* au Sénégal. En guise de conclusion, les caractéristiques environnementales et le niveau de pression de pêche exercés sur une petite espèce de poisson pélagique ont pu exercer un impact équilibré sur leurs paramètres de croissance et leur longueur asymptotique, du moins pour *S. aurita*, et devraient donc être considérés comme des paramètres phénotypiques.

4.2. Stratégie de reproduction de *Sardinella aurita*

Un sex-ratio légèrement favorable aux femelles (51,1%) confirme les résultats de plusieurs auteurs qui ont étudié la population de *S. aurita* au Sénégal (Conand 1977b; Boëly 1982a), en Mauritanie (Wague et Mbodj 2002) et en Méditerranée. Boëly (1979) a noté une légère prédominance des femelles (55%) parmi les individus plus jeunes et plus âgés au large du Sénégal : ce qui pourrait être attribuée aux différences de croissance reproductive (plus de femelles sont produites), à la mortalité différentielle ou aux différences de coût énergétique de la reproduction entre les sexes (Tsikliras et Antonopoulou 2006).

La taille à la première maturité sexuelle pour les mâles et les femelles était respectivement de 24,8 et 25,7 cm dans la présente étude. Conand (1977b), Boëly (1982a) et Fréon (1988) ont trouvé une taille plus petite à la première maturité sexuelle que la présente étude alors que Goudiaby *et al.* (2008) et Samba (2011) ont trouvé des tailles plus grandes à la première maturité sexuelle que l'étude actuelle (Tableau 5) pour les mâles et les femelles. Selon Boëly (1982a), la taille de *S. aurita* à la première maturité sexuelle peut varier d'une année à l'autre ou au cours de la même année. En Méditerranée, la taille à la première maturité de *S. aurita* varie de 15 cm à 16,8 cm pour les femelles et de 14 cm à 15,8 cm pour les mâles, alors que dans l'Atlantique Centre Ouest (où la plupart des études ont porté sur les femelles) la maturité sexuelle variait de 18 cm à 20 cm. Nous pouvons, donc, supposer que la taille à la première maturité sexuelle de *S. aurita* varie également tout au long de son aire de distribution. La taille à la première maturité sexuelle dépend de facteurs environnementaux et génétiques (Wootton 1998; Checkley *et al.* 2009; Peck *et al.* 2013), mais peut aussi être

influencée par d'autres facteurs, tels que la pression de pêche à long terme (Laë 1992; Smith 1994; Jennings *et al.* 2001). La plasticité phénotypique adaptative est souvent le seul moyen pour les populations de réagir rapidement aux changements environnementaux et d'assurer, ainsi, leur survie (Panfili *et al.* 2006). Un changement de taille à la première maturité pour une population de *S. aurita* est probablement l'un des meilleurs indicateurs de sa réponse aux changements et / ou au stress dans son environnement.

Tableau 5: Paramètres de reproduction dans l'Atlantique Centre-Ouest (Brésil et Venezuela), en Méditerranée (Grèce, Croatie et Tunisie) et dans l'Atlantique Centre-Est (Sénégal et Mauritanie) pour *Sardinella aurita*. LT : Longueur totale (cm); LF: Longueur de la fourche (cm); N: Nombre d'individu; SR (%): Sex-Ratio; L₅₀ (cm) représente la taille à laquelle 50% des individus dans une population donnée atteignent la maturité; «a» et «b»: coefficient allométrique; (*) Période de reproduction NR: non rapporté.

Pays	Méthode	N	Mois												Male	Femelle	a	b	SR	Références	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	L ₅₀	L ₅₀					
Atlantique Centre-Ouest																					
Brésil	LT	250	*	*	*	*								*	*	NR	18,60	NR	NR	NR	Petermann et Schwingel (2016)
Venezuela	LT	92834	*	*	*									*	*	NR	19,70	1,0377	3,399	NR	Fréon <i>et al.</i> (1997)
Venezuela	LT	3736	*	*	*								*	*	*	NR	20,00	NR	NR	55,5	Gassman <i>et al.</i> (2008)
Méditerranée																					
Grèce	LT	NR					*	*	*	*						14,00	15,00	NR	NR	NR	Ananiades (1952)
Croatie	LT	2033						*	*	*						15,80	16,60	NR	NR	NR	Mustać et Sinovčić (2012b)
Grèce	LT	19	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	0,0087	2,950	NR	Koutrakis et Tsikliras (2003)
Grèce	LT	7942					*	*								15,50	16,80	NR	NR	50,5	Tsikliras et Antonopoulou (2006)
Tunisie	LT	918							*	*	*					14,10	15,20	NR	NR	NR	Gamour <i>et al.</i> (2001)
Atlantique Centre-Est																					
Mauritanie	LF	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	0,007940	3,227	NR	Lawal et Mylnikov (1988)
Mauritanie	LT	3073						*	*	*	*					34,61	34,61	NR	NR	55,0	Wague et Mbodj (2002)
Sénégal	LT	1334					*	*				*	*			NR	23,45	NR	NR	52,0	Conand (1977a)
Sénégal	LF	2232	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	0,000005	3,194	NR	Boëly (1982a)
Sénégal	LT	9645		*	*	*	*					*	*			NR	21,59	NR	NR	55,0	Boëly (1982b)
Sénégal	FL	2433	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	NR	0,006392	3,274	NR	Fréon (1988)
Sénégal	NR	NR		*	*	*	*	*				*	*	*		NR	NR	NR	NR	NR	Cury et Fontana (1988)
Sénégal	LT	3947				*	*	*				*	*			27,66	30,98	0,000038	3,162	50,5	Goudiaby <i>et al.</i> (2008)
Sénégal	LT	NR										*	*			21,10	26,55	0,000007	3,040	NR	Samba (2011)
Sénégal	LT	4397		*	*	*	*	*				*	*	*		24,82	25,72	0,00000347	3,272	51,1	Présente étude

Les paramètres de la relation taille-poids calculés chez *S. aurita* capturé dans l'Atlantique Centre-Est (Mauritanie et Sénégal) sont similaires à ceux calculés pour les poissons de l'Atlantique Centre-Ouest (au large du Venezuela). Cependant, des valeurs plus faibles ont été calculées pour les poissons capturés en Méditerranée (Koutrakis et Tsikliras 2003). De nombreux facteurs (par exemple, la morphologie, la proportion de graisse, le sexe, le stade sexuel, la densité des œufs, l'état du tube digestif, la quantité et la qualité des aliments, l'existence de maladies intercurrentes, etc.) peuvent entraîner des fluctuations du poids d'un poisson (Lowerre-Barbieri *et al.* 2011). Le poids est déterminé par le facteur de condition (Kn). Des variations de Kn suggèrent que les mâles et les femelles adoptent une stratégie d'absorption d'énergie similaire pendant la maturation des gonades et la reproduction en ce sens que Kn atteint sa valeur maximale le mois précédant le début de la reproduction (mai ou septembre). Boëly (1982a) estime que Kn atteint son maximum en mars ou en avril et son minimum en octobre ou novembre au Sénégal. Selon Boëly (1982a) et Fréon (1988), le poids de *S. aurita* semble être intimement lié à l'intensité de l'upwelling.

Des études sur des populations de *S. aurita* échantillonnées au large du Sénégal ont montré que l'activité sexuelle se produit pendant la majeure partie de l'année et que le nombre et l'ampleur des pics de reproduction changent d'année en année et d'une zone à l'autre (Tableau 5). La période de reproduction trouvée dans la présente étude correspond aux modèles identifiés par Cury et Fontana (1988) au Sénégal. Cependant, le schéma diffère de ceux identifiés par Conand (1977a), Boëly (1982a), Goudiaby *et al.* (2008) et Samba (2011) pour le Sénégal et par Wague et Bodj (2002) pour la Mauritanie pour qui la reproduction semble être en corrélation avec les périodes de forte abondance de zooplancton (Roy *et al.* 1989). Dans les endroits où la reproduction se produit deux fois par an, *S. aurita* est mieux en mesure d'exploiter son environnement et de maintenir sa population (Pezennec et Bard 1992). Nous avons observé que le pic de reproduction correspond à des périodes de basses températures de surface (février ou mars, selon les années). Fréon (1988) indique que les sardinelles sont des espèces sténothermes, c'est-à-dire vivant dans une faible gamme de températures de l'eau. En Afrique de l'Ouest, les stratégies de sélection pour cette espèce sont associées aux conditions environnementales locales (Boëly *et al.* 1982a; Fréon 1988; Roy *et al.* 1989). Un seul pic de reproduction sur deux mois (Tsikliras et Antonopoulou 2006), trois mois (Gaamour *et al.* 2001), ou une période de quatre mois (Ananiades 1952) se produit dans le Méditerranée, alors qu'une saison de reproduction plus étendue a lieu dans l'Atlantique Centre-Ouest (d'octobre à avril), ce qui confirme nos résultats pour ces zones côtières.

Sardinella aurita adopte une stratégie de croissance et de reproduction spécifique qui est une réaction à des signaux environnementaux spécifiques. En effet, nous avons observé des

différences significatives de la croissance et de la reproduction dans l'océan Atlantique occidental par rapport à la mer Méditerranée. La période de reproduction de *S. aurita* se produit en période de forte abondance de zooplancton (pendant la remontée des eaux) et dans les endroits généralement les plus favorables au développement de ses stades précoces (larves et œufs). Cette stratégie démographique permet à *S. aurita* d'adapter son abondance aux fluctuations de la disponibilité alimentaire. Étonnamment, même sous l'effet de facteurs de stress multiples (principalement la pression de pêche et le changement climatique), la taille de première maturité de *S. aurita* ne varie pas dans le LME du courant des Canaries (CCLME). Ce résultat suggère, en particulier dans le contexte du changement climatique, que ces paramètres doivent être régulièrement mis à jour pour une bonne gestion des pêcheries.

4.3. Relation taille-fécondité *Ethmalosa fimbriata*

Les résultats montrent que les femelles de taille intermédiaire (24 à 28 cm) ont contribué de manière significative à la fécondité de la population par rapport aux femelles plus petites (< 23 cm) ou plus grandes (> 29 cm). La taille et la qualité des œufs suivent une tendance parabolique avec l'âge ou la taille des femelles, augmentant à mesure que les poissons atteignent des âges / tailles intermédiaires, puis diminuent lorsque les femelles atteignent leur taille / taille maximale (Kamler 2005). Kjesbu *et al.* (1996) ont montré chez la morue franche (*Gadus morhua*) que la fréquence de reproduction diminuait avec l'âge. Cela a également été observé chez les anchois (*Engraulis ringens*) et les sardines (*Strangomera bentincki*), où la fréquence de reproduction serait inférieure dans les grands stocks de poissons (Cubillos *et al.* 2007). Cependant, selon certaines études (Brosset *et al.* 2016), les poissons plus âgés investissent relativement plus d'énergie dans la reproduction. Selon Hixon *et al.* (2014), la fécondité augmente généralement avec l'âge de la femelle simplement en fonction de la taille du corps, car une cavité corporelle plus grande permet le développement de plus gros ovaires. Néanmoins, un investissement accru pourrait se manifester de diverses manières (par exemple, la qualité des œufs plutôt que la quantité, Kamler 2005). Si, cependant, la forme de cet arbitrage varie avec les ressources maternelles, les femelles plus jeunes ou plus petites avec des réserves d'énergie réduites peuvent modifier les schémas d'allocation et produire une progéniture de qualité légèrement inférieure (Hixon *et al.* 2014).

4.4. Relation environnement-fécondité chez *Ethmalosa fimbriata*

Les facteurs abiotiques comme la température, la disponibilité alimentaire induisent des changements spécifiques dans la fécondité de la population (Checkley *et al.* 2009). Les résultats de notre modèle indiquent que *E. fimbriata* a évolué sous une certaine gamme de température de l'eau pour la ponte (environ 24 °C). Charles-Dominique (2003) a suggéré que

E. fimbriata évitait les eaux d'upwelling plus froides (16 - 17 °C) et Döring *et al.* (2017) ont signalé la ponte d'individus échantillonnés dans la Petite côte du Sénégal, dans des eaux ayant des températures comprises entre 18 et 23 °C. Albaret et Gerlotto (1976) ont signalé une température maximale de reproduction de 30,2 °C dans les eaux de la Côte d'Ivoire. On sait que la fécondité varie dans le temps et l'espace en fonction de la richesse des parents (p. Ex. poids, condition), de la disponibilité alimentaire (abondance et qualité), des paramètres environnementaux (température et salinité, notamment) et des facteurs de stress évolutif (p. Ex. densité, pression de pêche) (McBride *et al.* 2015). De plus, la durée du stade embryonnaire et la survie larvaire précoce sont étroitement liées aux processus physiques tels que la température de l'eau et la disponibilité alimentaire, qui affectent le recrutement des clupéidés dans les écosystèmes d'upwelling (Tiedemann et Brehmer 2017). Butler *et al.* (1993) ont analysé la survie aux stades précoces de la sardine et de l'anchois et conclu que les changements de la taille des œufs et des stades larvaires sont liés à la température et peuvent fortement influencer la productivité de la population. Takasuka et Aoki (2006) ont montré que le taux de croissance des larves d'anchois au large du Japon culminait à environ 22 °C quelle que soit la disponibilité de la nourriture. D'autre part, Conand (1977a) a trouvé que les conditions optimales de reproduction de *S. aurita* au Sénégal se produisent à des températures allant de 22 à 25 °C. Dans la mer Baltique, le recrutement de *Sprattus sprattus* dépend de la température de l'eau pendant la maturation des gonades et du développement des œufs et des larves (MacKenzie et Köster 2004). Par conséquent, il est difficile de généraliser la réponse des espèces pélagiques à la SST en utilisant des données provenant des nombreux écosystèmes étudiés. En outre, la température de l'eau peut être associée à un certain nombre d'autres facteurs comme la disponibilité de la nourriture affectant la reproduction (Checkley *et al.* 2009).

Nos résultats ont montré que les pics de PF correspondent à des périodes de fortes intensités de CUI et Chl-a. Selon Dominique *et al.* (2003), *E. fimbriata* rencontre de meilleures conditions environnementales lors d'événements de remontée d'eau (c'est-à-dire un approvisionnement alimentaire important). En effet, la Petite côte du Sénégal se caractérise par une biomasse élevée de phytoplancton (Lathuilière *et al.* 2008) et une forte teneur en chlorophylle-a lors des événements d'upwelling (Carr et Kearns 2003) qui sont des conditions optimales pour la création d'une nurserie adaptée (Tiedemann et Brehmer 2017). Tiedemann et Brehmer (2017) suggèrent que la rétention de l'ichtyoplancton au-dessus du plateau, liée à la disponibilité alimentaire, est importante pour la reproduction de toute espèce pélagique durant ses stades planctoniques. En outre, de janvier à juillet, les taux de rétention sur le plateau sénégalais méridional sont les plus élevés et la stratégie de

reproduction chez la sardinelle ronde (*S. aurita*) résulte, donc, d'un compromis entre les modes de rétention bénéfiques et la disponibilité alimentaire (Mbaye *et al.* 2015).

Pour faire face aux conditions très dynamiques des systèmes d'upwelling, les populations de petits pélagiques côtiers ont développé des techniques de reproduction spécialisées (Roy *et al.* 1989) telles que les cycles saisonniers ou la reproduction dans des conditions environnementales souhaitables (Bakun 1996). Ainsi, la disponibilité alimentaire (Fréon *et al.* 2005) et les processus physiques (Tiedemann et Brehmer 2017) jouent un rôle important dans la survie des larves, qui détermine l'abondance subséquente des poissons (Fréon *et al.* 2005). En effet, dans le Courant des Canaries (CCLME Sénégal) et l'Upwelling du Courant de Guinée (GCLME Côte d'Ivoire), la stratégie reproductrice des petits pélagiques consiste en une reproduction par phase et zone d'upwelling (Roy *et al.* 1989). Dans l'upwelling péruvien, la fréquence d'apparition des œufs d'*Engraulis ringens* est plus élevée dans les eaux froides (15-16 °C), avec une salinité relativement faible (34,85 à 34,90 ‰) et avec des concentrations élevées de chlorophylle-a (jusqu'à 5,8 mg m⁻³) (Shen *et al.* 2017). Belveze et Erzini (1983) ont trouvé une relation positive entre les captures de sardine marocaine (*Sardina pilchardus*) et l'intensité de l'upwelling. D'après Wyatt et Pérez-Larrañeta (1988) et Santos *et al.* (2001), les dynamiques de recrutement des sardines et des chinchards (*Trachurus trachurus*) observées dans les zones de nurseries de la côte ouest du Portugal sont liées à des intensités d'upwelling variables. L'augmentation du recrutement d'anchois du golfe de Gascogne (*Engraulis encrasicolus*) correspond à une augmentation de l'indice d'upwelling (Borja *et al.* 2008). Dans l'upwelling de Benguela, la variabilité du recrutement des anchois peut être due à des anomalies de rétention et d'enrichissement des poissons dans les nurseries (Mullon *et al.* 2003). Les hypothèses de la « période critique » de Hjort (1914), de « l'inadéquation des correspondances » de Cushing (1975, 1990), de « l'océan stable » de Lasker (1975), de « membre-vagabond » de Sinclair (1988), de « fenêtre environnementale optimale » de Cury et Roy (1989) et de « triade des océans » de Bakun (1996) peuvent aider à expliquer la corrélation positive de PF de *E. fimbriata* avec CUI dans cette étude.

En effet, selon Hjort (1914), les facteurs environnementaux sont reconnus comme des facteurs déterminants du succès du recrutement. Ainsi, pour faire face à cette situation, les poissons adultes doivent utiliser des indices environnementaux pour synchroniser leur reproduction (et l'éclosion des œufs) avec le pic de production primaire. D'après Fréon *et al.* (2005), les facteurs physiques par exemple oxygène, SST, CUI peuvent affecter directement la mortalité des œufs ou des larves. Cela appuie l'idée de la sélection évolutive d'une stratégie de reproduction opportuniste pour une espèce, consistant en une fécondité élevée associée à une période de reproduction prolongée sur une grande surface (Fréon *et al.*

2005). Cette tactique permet de "tester" continuellement les conditions environnementales favorables de ces espèces. En effet, Diankha *et al.* (2018) ont trouvé une corrélation positive entre le recrutement de *S. aurita* et *S. maderensis* et les variations de CUI au Sénégal. Ceci est cohérent avec l'hypothèse de Lluch *et al.* (1991) selon laquelle des changements environnementaux continus (par exemple la disponibilité de nourriture et la température), comme une période prolongée de réchauffement, peuvent permettre à une espèce d'élargir sa période de reproduction et d'augmenter sa production d'œufs. Cependant, selon Cushing (1975), la stratégie de reproduction semble être le résultat d'un compromis entre plusieurs facteurs environnementaux antagonistes. Pour les poissons pélagiques côtiers, ils peuvent avoir évolué pour investir la majeure partie de l'effort de reproduction lorsque l'effet des facteurs limitant le recrutement réussi est minimisé. Lasker (1975) a suggéré que la concentration des aliments (pas seulement la disponibilité des aliments à un moment donné) pourrait être un autre facteur important dans le contrôle du recrutement des poissons. D'un point de vue évolutionniste, ce modèle peut être interprété comme la réponse d'une adaptation à long terme de la reproduction à l'environnement pour maximiser le succès du recrutement. Ainsi, le moment et l'abondance des aliments planctoniques sont importants pour le recrutement des poissons (Durant *et al.* 2005, 2007). Ceci explique la relation en forme de dôme observée entre la PF de *E. fimbriata* et le CUI et correspond bien à l'hypothèse de Cury et Roy (1989). En effet, Cury et Roy (1989) suggèrent que la relation entre le recrutement et la disponibilité alimentaire est en forme de dôme : si l'upwelling est trop fort, une turbulence accrue empêche la première alimentation des larves, alors qu'un faible upwelling limite la production primaire et, donc, la disponibilité alimentaire. Pour expliquer l'hypothèse de Cury et Roy (1989), Bakun (1996) a indiqué à travers la « triade des océans » (1) l'enrichissement (upwelling, mixage, etc.), (2) la concentration (convergence, fronts, etc.), et (3) les processus favorisant la rétention ou la dérive larvaire vers un habitat convenable se combinent pour produire des habitats propices à la reproduction pour les poissons pélagiques côtiers. En conséquence, les espèces vivant dans les régions d'upwelling ont développé des mécanismes pour faire face à l'environnement changeant, tels que les stratégies opportunistes de reproduction, l'altération de leur comportement ou des attributs plus prévisibles du système, tels que les cycles saisonniers ou la reproduction (Baldé *et al.* 2019). Cependant, la stratégie reproductrice de chaque espèce est la conséquence d'un compromis entre de nombreux paramètres différents basés sur la capacité environnementale de l'espèce (Roy *et al.* 1992). Comme les premiers stades de la vie sont susceptibles d'être plus sensibles aux conditions environnementales modifiées, les changements climatiques devraient avoir un effet majeur sur la répartition et l'abondance des individus en raison de son influence sur le recrutement.

Ces changements dans l'environnement physique peuvent affecter directement la physiologie (par exemple le métabolisme et la respiration) de l'espèce avec des impacts sur la croissance, la capacité de reproduction et le comportement. Par exemple, le réchauffement de la planète peut favoriser la croissance des poissons, mais peut aussi avoir des effets négatifs directs sur la production de phytoplancton et de zooplancton (Bakun *et al.* 2015). Cela peut avoir un impact sur la survie des larves et le recrutement des espèces (Cushing 1990). En Afrique de l'Ouest, la variabilité saisonnière du forçage éolien est le principal moteur de la variabilité saisonnière de la chlorophylle de surface (Lathuilière *et al.* 2008) et peut affecter la distribution et l'abondance des populations de poissons et les pêcheries associées (Arístegui *et al.* 2009). Thiaw *et al.* (2017) ont constaté que les changements dans l'environnement physique (ex. CUI et température respectivement) ont un impact sur l'abondance de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal. Dans le courant californien, un retard important dans la transition printanière (Barth *et al.* 2007) semble avoir entraîné des changements dans l'écosystème affectant la production primaire (Thomas et Brickley 2006), le zooplancton (Mackas *et al.* 2006) et les poissons (Weise *et al.* 2006). Ainsi, toute modification au niveau de l'upwelling peut entraîner une discordance entre la fécondité de la population (PF) de *E. fimbriata* et leur nourriture, ce qui peut entraîner des échecs de recrutement. Cependant, les résultats d'un système ne peuvent pas nécessairement être extrapolés à d'autres, et la prévision des effets du changement environnemental global sur les écosystèmes ne semble pas être un simple exercice.

La complexité des conditions environnementales dans les zones d'upwelling rend difficile la modélisation de la dynamique de la fécondité de *E. fimbriata*. Nous avons montré comment la fécondité de la population est liée à la variabilité annuelle des paramètres environnementaux. En raison de la grande variabilité interannuelle des conditions environnementales (courants, température, abondance des proies, etc.) dans la Petite côte du Sénégal, le « bon endroit et le bon moment » pour la reproduction peut varier d'une année à l'autre. Cette variabilité permet seulement à *E. fimbriata* d'exploiter occasionnellement des conditions environnementales favorables, ce qui mène qu'à des années de ponte intensifié lorsque toutes les fenêtres environnementales de tous les paramètres correspondent.

CONCLUSION GENERALE

1. Rappels du contexte et des objectifs de la thèse

Au Sénégal, les côtes sont reconnues pour leur richesse en ressources halieutiques en raison de facteurs hydrodynamiques, climatiques et géomorphologiques favorables. En effet, la présence des phénomènes d'upwelling et de remblayage côtier, la température de l'eau et la durée d'insolation adéquate, les apports terrigènes des cours d'eaux (principalement Sénégal, Gambie, Casamance - lagune Sine Saloum) des bassins versants en période d'hivernage, l'existence d'un grand canyon au large de Kayar, etc. les font figurer parmi les zones côtières à productivité très élevée et à forte biodiversité (Lathuilière *et al.* 2008; Auger *et al.* 2016; Ndoye *et al.* 2017). Les ressources pélagiques côtières comme les sardinelles et ethmalose colonisent principalement ces systèmes. Elles représentent une énorme biomasse, mais, contrepartie malheureuse, sont également connues pour leur sensibilité aux fluctuations de l'environnement (Roy 1992) ou/et pour leur variabilité dans leur succès reproductif, nonobstant les probables variations de leur capturabilité dans ses deux composantes que sont l'accessibilité et la vulnérabilité (Brehmer 2004) sous l'effet conjugué de l'exploitation et de l'environnement. De ce fait, il est important d'approfondir notre connaissance de leurs adaptations face aux modifications de l'environnement, d'estimer les impacts de ces changements sur les écosystèmes et de développer des instruments (indicateurs fiables et durables dit robustes ; Kantoussan *et al.* 2012) et des modèles permettant de prédire l'évolution des écosystèmes dans divers contextes. Ainsi pour rappel, nous avons essayé de (i) déterminer si les changements dans les débarquements de *S. aurita* et *E. fimbriata* sont liés à l'augmentation de l'effort de pêche et / ou à l'efficacité des techniques de pêche et (ii) comment les conditions environnementales pourraient affecter la dynamique des populations de ces deux espèces et leur biologie ; ceci afin de garantir la durabilité de l'exploitation halieutique pour les pêcheries qui les exploitent et le bénéfice qu'en tire la nation.

2. Principaux résultats obtenus

Les petits poissons pélagiques occupent une part importante de l'approvisionnement alimentaire en Afrique de l'Ouest et sont d'une importance vitale pour les besoins nutritionnels des populations locales (notion de sécurité alimentaire). La sardinelle ronde *S. aurita* et l'ethmalose *E. fimbriata* entrent parfaitement dans ce schéma, notamment au Sénégal. La présente étude a été menée pour examiner la dynamique de leurs populations afin de soutenir le développement d'options de gestion de la pêche susceptibles d'améliorer les moyens de subsistance des pêcheurs et de garantir une exploitation durable. Le taux d'exploitation actuel identique ($E = 0,8$) suggère que les deux espèces *S. aurita* et *E. fimbriata* sont surexploitées au Sénégal. En outre, la variabilité saisonnière du recrutement et de la biomasse montre une augmentation pour *S. aurita* et une tendance à la hausse des

débarquements. Alors qu'une diminution des recrutements et de la biomasse et une tendance à la baisse des débarquements sur une période de 17 ans (1996-2013) sont constatés pour *E. fimbriata* le long de la côte sénégalaise. Nos résultats ont également montré une réduction des tailles maximales de 20 % et 18%, respectivement chez *S. aurita* et *E. fimbriata*, sur 63 années (1952-2014). Il faut noter qu'une taille de première capture (L_c) de ≥ 18 cm est actuellement fixée pour les petits pélagiques au Sénégal (selon le Code de la pêche du Sénégal en cours depuis 2015) ; ce qui est préjudiciable au rendement par recrue et probablement aux recrutements de *S. aurita* et *E. fimbriata*. En effet, d'après les résultats de Bâ *et al.* (2016) et Döring *et al.* (2017), qui ont trouvé des tailles de première maturité (L_{50}) respectivement pour les sardinelles et l'ethmalose de 20,3 et 21.5 cm (longueur totale), si les espèces sont capturés à une taille ≥ 18 cm, les stocks auront du mal à se renouveler (voir Froese 2004; Froese *et al.* 2018). En effet, pêcher à $L_c > L_{50}$ permettrait à tous les poissons de se reproduire au moins une fois avant d'être capturés. Cela aura également l'avantage de reconstituer et de maintenir les stocks reproducteurs et de garantir la durabilité de la pêcherie. Cependant, cette durabilité se produira sous la réserve d'une exploitation optimum et d'un recrutement réussi chaque année. Par exemple, d'après Diankha *et al.* (2018), le recrutement de *S. maderensis* et de *S. aurita* au Sénégal est sujet à des variations dépendant de la température de la surface de la mer et de l'indice d'upwelling côtier.

En effet, dans les eaux côtières du sud du Sénégal, la productivité de la chaîne alimentaire pélagique est due à la remontée d'eaux profondes riches en nutriments sur le plateau continental et varie selon les saisons et les années (voire Partie III). Sur la base des données de fréquences de taille des poissons et d'un indice d'upwelling côtier, nous avons observé que le recrutement de *S. aurita* a tendance à se reproduire pendant les périodes d'upwelling les plus intenses (mars-avril au large du Sénégal), ce qui rejoint les travaux de Binet (1988) et Diankha *et al.* (2018). Le pic de reproduction correspond aux périodes de basse température de la surface de la mer (en février ou mars, Baldé *et al.* 2019). Le sex-ratio était remarquablement constante pendant une période d'étude de 30 ans (entre 1995 et 2014) et n'a pas été affecté par les changements environnementaux subits dans leur habitat. Nous émettons l'hypothèse que *S. aurita* profite, pour sa croissance et reproduction, de la productivité accrue du compartiment zooplanctonique dans les eaux côtières lorsque l'upwelling enrichi par la résurgence en nutriments la partie supérieure de la colonne d'eau du plateau. Plus précisément que *S. aurita* augmente son taux de croissance et accumule des réserves énergétiques pour la reproduction (ex. Pecquerie *et al.* 2009). Au Sénégal, on a constaté que cette période est Février-Mars. La performance de croissance est fortement dépendante des conditions environnementales. Les périodes de reproduction semblent se produire lorsque la nourriture (zooplancton et phytoplancton) est la plus disponible pour

fournir les besoins énergétiques nécessaires aux adultes pour la reproduction et le développement des larves. Les changements environnementaux semblent avoir un effet significatif positif sur la croissance et la reproduction de *S. aurita*, ce qui confirme leur plasticité phénotypique élevée (Baldé *et al.* 2019). En ce qui concerne *E. fimbriata*, pour comprendre comment cette espèce de poisson pélagique commercialement importante est adaptée à la variabilité environnementale, nous avons comparé l'intensité de l'upwelling avec la reproduction et le recrutement au large des côtes sénégalaises. Les modèles additifs généralisés que nous avons réalisés montrent qu'elle présente un pic de fécondité lorsque la température de l'eau est d'environ 24 ° C et que l'intensité de l'upwelling est de 3 m³ s⁻¹ m⁻¹ tandis que Albaret et Gerlotto (1976) ont signalé une température de reproduction maximale de 30,2 ° C dans les eaux au large de la Côte d'Ivoire. L'espèce se serait donc adaptée aux changements environnementaux pour profiter de conditions environnementales optimales (ex. Cury et Roy 1989) qui se produisent au large de cette côte. Il est important de comprendre les tactiques de reproduction d'une espèce de poisson pleinement exploitée pour appréhender la manière dont le changement climatique pourrait avoir une incidence sur la pêche, en particulier dans les pays où celle-ci est essentielle au tissu social et à l'économie du pays, i.e. comme cela est le cas au Sénégal. Une meilleure information sur le recrutement des populations de sardinelles et d'ethmalose dans des environnements variables où règne des interactions complexes permettra d'aider les gestionnaires des pêches à planifier et à s'adapter aux changements climatiques.

3. Aménagement et gestion des pêcheries de *Sardinella aurita* et *Ethmalosa fimbriata*

Compte tenu des grandes (*S. aurita*) et faibles (*E. fimbriata*) amplitudes migratoires des deux espèces étudiées dans ce travail, deux approches peuvent être développées pour la gestion durable des petits pélagiques dont elles sont partie intégrante. Il est, en effet, urgent de prendre des mesures d'aménagement par une régulation basée sur la distribution transfrontalière des stocks. Cela est aujourd'hui admis, tous les débarquements de sardinelles effectués au Sénégal par les unités de sennes tournantes (ST) et de filets maillants encerclant (FME) sont abusivement considérés dans les statistiques nationales comme relevant de la seule ZEE sénégalaise. Ce qui est loin d'être le cas. Par exemple, près de 30 000 tonnes de sardinelles sont tirées annuellement de la ZEE mauritanienne (Dème 2012). Cependant, le précédent accord de pêche qui liait Dakar à Nouakchott n'avait pas été renouvelé depuis janvier 2016 en raison du refus de la partie sénégalaise d'observer l'obligation de débarquement des prises en Mauritanie, prévue par une nouvelle réglementation mauritanienne. Le nouvel accord signé par les ministres sénégalais de mauritanien de la pêche le 19 décembre 2018, d'une durée d'un an renouvelable, permet

aux pêcheurs sénégalais de bénéficier de 400 licences pour capturer 50 000 tonnes de poissons pélagiques avec 400 pirogues. Les espèces concernées par cet accord sont notamment les sardinelles, les chinchards, l'ethmalose et l'anchois. D'autres captures de sardinelles qui restent à être estimés avec précision viennent de la Gambie et la Guinée Bissau (Dème *et al.* 2012), voire la Guinée. Ainsi, les plans de gestion des pêcheries de sardinelles élaborées séparément par pays seront biaisés et risquent de ne pas être suffisamment efficaces pour garantir une durabilité de l'exploitation si on ne tient pas compte de ces réalités. Tout comme les études qui relient variabilité environnementale et dynamique d'une population ont besoin de circonscrire l'ensemble du stock et son habitat. La responsabilité de la réduction des stocks de petits pélagiques au niveau sous régional (FAO 2016), ainsi que du fléchissement du rendement économique et du marché de l'emploi dans les pêcheries, doit être partagée entre les pays concernés, les pêcheurs, les autorités d'aménagement des pêcheries, les gestionnaires des pêcheries et les experts des pêches. Toute politique d'aménagement des sardinelles doit être concertée et devrait se faire par l'intermédiaire d'un organisme commun aux pays intéressés doté de moyens *ad hoc*, et ne pas se contenter de se réunir annuellement pour constater les problèmes liés au suivi de la ressource entre chaque pays. En ce sens les groupes techniques nationaux créés par la CSRP pour l'ethmalose (projet GoWamer, financement union européenne) et le forum d'échanges scientifiques sous régionale ICAWA (projet AWA, financement IRD-BMBF, 2013-2017) vont dans le bon sens, tout comme le projet AGD-pélagique (CSRP, financement MAVA, 2018-2020) qui vise à harmoniser les fiches d'enquête de la pêche artisanale ciblant les pélagiques au niveau sous régional. L'un des objectifs du Projet régional sur la pêche en Afrique occidentale (PRAO) est d'accroître de manière durable la richesse globale générée par l'exploitation des ressources marines issues de la pêche en Afrique occidentale, et d'augmenter la proportion de cette richesse qui revient aux pays d'Afrique occidentale en renforçant les capacités des pays à régir et gérer durablement leur pêche, par ailleurs.

Outre la nécessité de suivre l'état des stocks (campagnes annuelles acoustiques régionales et application de modèles d'évaluation des stocks), les pays ont pour responsabilité de collaborer dans la gestion de leurs ressources partagées (Code de bonne conduite pour une pêche responsable de la FAO ; article 6-5, 04/12/94). L'évaluation des stocks effectuées par le groupe de travail COPACE de la FAO (2016) indique une situation de surexploitation pour *S. aurita* à partir de 2004 et fait ressortir une recommandation de diminution de l'effort de pêche de 50 %. Ajouté à cela, les recommandations déjà formulées par Garcia *et al.* (2012) qui devraient être mises à jour. Pour rappel, il y est question (i) d'organiser le partage de capture ou de l'effort total permis entre les différents pays ; (ii) de différencier les licences pélagiques en deux catégories (Clupéidés/tels que les sardinelles et sardines vs

Carangidés/tels que les chinchards noirs et jaunes et autres); et (iii) d'interdire l'utilisation des engins de pêche non sélectifs vis-à-vis de la sardinelle ronde (principalement pour la pêche artisanale) comme l'indique le code la pêche du Sénégal.

Dans le contexte national (Sénégal), il est clairement apparu que les autorités sénégalaises affichent une réelle volonté de développer des partenariats stratégiques avec les acteurs non étatiques (ANE) en vue de la définition de politiques plus participatives et plus cohérentes (Sow *et al.* 2016) pour concilier l'objectif de réduction de la pauvreté et de gestion durable des ressources halieutiques, prenant ainsi en compte la lettre de politique sectorielle adoptée par le Gouvernement sénégalais en 2008. Ces plans de gestion doivent constituer la clef de voûte de l'ajustement des capacités de pêche et des mesures de contrôle de l'accès à la ressource halieutique. La cogestion a le potentiel de jouer un rôle important dans les futures stratégies de développement côtier, en particulier si elle englobe la pêche en tant qu'instrument de politique sociale plutôt que comme contributeur à la productivité nationale. En tant qu'instrument de politique sociale, il est possible, par le biais de ciblage, de répondre aux besoins socio-économiques des communautés qui dépendent fortement de la pêche pour leur survie, afin de satisfaire ceux des communautés jugées très pauvres et à commencer à répondre à des préoccupations environnementales plus larges (Campbell *et al.* 2006). Dans le cadre de la cogestion, l'accent est mis davantage sur la participation accrue des communautés de pêcheurs à la gestion des pêches. L'approche filière doit être encouragée pour inciter une utilisation responsable des ressources en permettant une meilleure intégration du marché et une forte valorisation des produits de la pêche.

La gestion de la pêcherie de *E. fimbriata* est nécessaire pour améliorer le renouvellement du stock au Sénégal. La réflexion devrait être portée sur des plans d'aménagement de *E. fimbriata* différentiels entre la Petite côte et l'estuaire du Saloum. En effet, d'après Döring *et al.* (2018), il existe une distinction entre les éléments reproducteurs de *E. fimbriata* sur la Petite côte, l'embouchure du Saloum et l'intérieur de l'estuaire, qui est probablement due aux caractéristiques hydrologiques distinctes de l'estuaire. De ce fait, afin de préserver le potentiel de reproduction de l'ensemble du stock de *E. fimbriata*, nous recommandons d'adopter des méthodes de gestion spécialisées, telles que des fermetures temporelles variables (fonction des différences observés) entre la Petite côte et le delta du Saloum (ex. Döring *et al.* 2018). La distinction entre les éléments reproducteurs *E. fimbriata* sur la Petite côte et l'extérieur du cours moyen du fleuve, est vraisemblablement due aux caractéristiques hydrologiques distinctes de l'estuaire. De ce fait, afin de de préserver le potentiel de reproduction de l'ensemble du stock de *E. fimbriata* nous recommandons aussi de: (1) maintenir et appliquer la réglementation actuelle sur la taille des mailles qui est de 40 mm, (2) recourir à une réduction drastique de l'effort de pêche, (3) sanctionner négativement,

préalablement à une bonne campagne de sensibilisation-information, la capture, la vente et la transformation de juvéniles et (4) diminuer le nombre des senneurs (ST) en activité car ces flottilles opèrent avec un type d'engin non sélectif qui a un fort potentiel de capture accessoire.

4. Limites de l'étude

Ce travail a permis d'obtenir des résultats importants pour améliorer les avis scientifiques nécessaires pour une gestion durable de deux principaux stocks de petits pélagiques côtiers exploités dans la zone sénégalaise. Les analyses des données historiques ont permis de dégager de facteurs potentiellement responsables de la variabilité de l'abondance, de la migration et de la fluctuation des captures de *S. aurita* et *E. fimbriata*. Cependant, il comporte des limites. La limite principale de cette étude réside dans l'étude de la biologie et de la dynamique de *S. aurita*. *Sardinella aurita* qui est une espèce migratrice entre le Maroc et la Guinée Bissau en passant par le Sénégal et la Mauritanie (Sarré *et al.* 2018), les données environnementales et biologiques de cette étude provenant essentiellement du Sénégal. Les sardinelles exploitées au Sénégal ne peuvent être isolées de celles capturées dans les pays voisins et toute exploitation faite en dehors des frontières maritimes du Sénégal a des répercussions importantes sur la production dans les eaux sénégalaises.

Les données mises à notre disposition pour ce travail présentent certains inconvénients importants à considérer. Les captures nominales sont parfois inexactes, regroupant les deux espèces de sardinelles (ronde et plate). En effet, elles comportent souvent une retranscription inexacte des poids et tailles des individus, données d'effort de pêche partielles, données statistiques peu fiables et non mise à jour. Les captures annuelles peuvent varier de façon considérable et toute perspective de développement de la pêche dans les pays riverains doit tenir compte de cette situation. Ceci nécessite de mettre en œuvre les approches que nous avons développées dans ce travail à l'échelle sous régionale dans les activités de recherches futures. Lorsqu'un stock se trouve à cheval entre deux ZEE (stock transfrontalier ou partagé), il existe un risque important qu'il soit surexploité par les deux pays, voire l'un des deux. Le cadre de gouvernance actuel de la pêcherie ne permet pas de définir et de mettre en œuvre des mesures de conservation et de gestion appropriées pour ces stocks partagés car les organisations sous régionales existantes, la CSRP en tête, n'ont que des mandats consultatifs et pas de mandat décisionnel en matière de gestion, prérogative qui reste l'apanage des Nations. Cette situation est regrettable, car non conforme aux dispositions de la Convention des Nations Unies sur le Droit de la Mer (Nations Unies 1994) qui astreignent les Etats à se consulter et à s'efforcer de trouver une conciliation afin de maintenir les populations exploitées dans des limites biologiques viables

pour une exploitation durable bénéfique à toutes les parties. Aux données de température, de salinité, de chlorophylle-a et d'indice d'Upwelling côtier, il serait intéressant d'ajouter celles sur l'oxygène dissout. Cette variable est d'intérêt dans d'autres EBU en particulier celui de Humboldt en Amérique du sud (Bertrand *et al.* 2008; Swartzman *et al.* 2008). Ainsi l'effet potentiellement limitant, i.e., notamment sur la croissance et la reproduction et la migration des espèces de petits pélagiques de l'oxygène dissout, mériterait d'être étudié dans notre zone d'étude. Est-il envisageable que la teneur en oxygène puisse être contraignante dans la migration des espèces de petits pélagiques et leur distribution spatiale ? Est-il possible que dans l'habitat pélagique de notre système d'étude des phénomènes d'hypoxie, voire d'anoxie, aient un effet sur les chances de survie des œufs et larves des petits pélagiques (ex. Hempel 1979) ? De nombreuses études sont encore à mener pour affiner nos connaissances relatives aux petits pélagiques côtiers. Dans le cadre de notre travail, il nous est apparu essentiel d'en prioriser quatre qui auraient permis une meilleure compréhension : (1) étude et suivi *in situ* de la ponte (en batch) à l'éclosion des larves de sardinelles, l'influence de la température sur le développement des différents stades larvaires, ainsi que d'autres paramètres environnementaux (ex. concentration en CHL-a, salinité, oxygène dissout) sur ces différents stades. Il faut noter que la survie des premiers stades de développement du poisson est l'un des processus les plus complexes en milieu marin et difficile à estimer (Hjort 1914; Tiedemann 2017). Hjort (1914) a affirmé que la survie des larves est déterminée par le fait qu'une larve de poisson se nourrit ou non avec succès pendant la "période critique" lorsqu'elle passe d'une alimentation endogène (sac vitellin) à une alimentation exogène. Ainsi, la quantité et qualité (ex. besoin d'acide gras ; Yanes-Roca *et al.* 2009; Döring *et al.* 2018) des aliments au moment du passage à une alimentation exogène sont très importants dans la survie des larves. (2) Réalisation d'une étude génétique pour statuer sur la controverse relative au nombre de stocks et de métapopulation de sardinelles dans la sous-région (ex. Bacha *et al.* 2016) . En effet Bacha *et al.* (2016) avaient noté, à partir des études sur la forme des otolithes de *S. aurita*, qu'au large des côtes nord-ouest de l'Afrique, les poissons du nord du Maroc forment un seul groupe clairement isolé des eaux sénégal-mauritaniennes. Ce qui confirme l'existence d'un stock distinct dans cette zone. Si ces résultats sont confirmés par des études génétiques, ils pourraient fortement contribuer à la stratégie de gestion du poisson dans la zone d'étude. (3) Conduire des études bio-économiques afin de voir l'impact des fluctuations des prix sur les prises selon les périodes de reproductions des espèces et de forte abondance. (4) Elargir les études de la stratégie démographique des petits pélagiques côtiers à l'échelle de l'aire de distribution des espèces et enfin, (5) valider puis intégrer les résultats issus des analyses biologiques et écologiques récentes dans les procédures d'évaluation des stocks (mise à jour), voire de mettre en place de nouvelles procédures.

5. Perspectives

Il faut rappeler que cette thèse se place dans un contexte de fortes pressions sur les petits pélagiques côtiers au Sénégal. Nous avons réalisé des études sur les principales espèces de petits pélagiques exploitées (des deux sardinelles et de l'ethmalose) à des fins d'amélioration des connaissances sur la biologie et la dynamique de l'exploitation. La mise en place des projets tripartite AWA (Ecosystem Approach to the management of fisheries and marine environment in West Africa) et PREFACE (Enhancing PREdiction oF tropical Atlantic ClimatE and its impacts) dont un des buts communs était de documenter le fonctionnement de l'écosystème Ouest africain dans un contexte de changement climatique, est, à n'en point douter, une bonne opportunité pour combler les lacunes, favoriser les collaborations sous régionales, et accompagner la mise en place progressive d'une importante base de connaissances, notamment sur la pêcherie des petits poissons pélagiques comme l'ethmalose, très peu connue. Ces projets sont arrivés à leur terme et l'opérationnalisation de leurs acquis pour la gestion des pêches ouvre de nouvelles perspectives. De telles informations aideraient également à étudier l'impact d'un changement de régime du climat océanique Nord-Ouest africain sur le comportement de reproduction de la sardinelle et plus largement de leur écologie. A cours terme, nous avons déjà entamé des démarches avec nos collègues mauritaniens pour étendre nos résultats et les valider à l'échelle sous régionale. Ce travail de thèse pourrait être extrapolé à l'ensemble des espèces de petits pélagiques côtiers de la sous-région. Les résultats obtenus de ces différentes études pourraient contribuer directement à la gestion durable de l'ensemble des espèces pélagiques qui peuplent la sous-région.

Une approche plus agro écologique devrait également être prise en compte dans les prochaines études. En effet, le développement des sociétés est dépendant des relations qui s'établissent entre l'Homme et son Environnement. L'agroécologie permet de ce fait, une consommation équitable, centrée sur la protection de l'environnement et la conservation de la biodiversité grâce à un usage judicieux des ressources naturelles locales. Et pour être durable, le processus de développement doit permettre la mise en place d'équilibres soutenables et dynamiques (non statiques) entre la production et la consommation de richesses par l'homme et la préservation des ressources naturelle renouvelable comme cela est le cas dans le secteur halieutique. Il y a, en conséquence, une nécessité à la fois sociétale et environnementale de mise en place d'un meilleur contrôle des externalités de l'activité humaine et d'une gestion parcimonieuse et efficace des ressources naturelles marines exploitées. Cela, à la fois pour des raisons d'équité entre les générations présentes mais aussi afin d'orienter le développement du secteur de la pêche vers une gestion plus durable et/ou rational, en concertation via la cogestion, avec les pêcheurs et les pays voisins via la coopération sous régionale.

RÉFÉRENCES

- Abowei JFN (2009) The morphology, abundance, condition factor and length-weight relationship of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1825) from Nkoro River Niger Delta, Nigeria. *Adv J Food Sci Technol* 1:51–56.
- Affi AA, Azen SP (1979) *Statistical analysis: a computer oriented approach*. Academic press, New York
- Ahnesjo I (1995) Temperature affects male and female potential reproductive rates differently in the sex-role reversed pipefish, *Syngnathus typhle*. *Behav Ecol* 6:229–233.
- Albaret J-J (1999) *Les peuplements des estuaires et des lagunes*, Ed. LEVEQUE, C., PAUGY, D. Editions IRD, Paris, France
- Albaret J-J, Charles-Dominique E (1982) Observation d'une taille à la première maturation sexuelle exceptionnellement faible chez *Ethmalosa fimbriata* Bowdich dans une baie polluée de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). In: *Biologie de l'Ethmalose, Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), en Côte d'Ivoire. Centre de Recherche Océanographique Abidjan, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp 23–31
- Albaret J-J, Gerlotto F (1976) Description de la reproduction et des premiers stades larvaires. In: *Biologie de l'Ethmalose, Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), en Côte d'Ivoire. Centre de Recherche Océanographique, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp 113–133
- Albaret J-J, Simier M, Sadio O (2005) Suivi biologique des peuplements de poissons d'une aire protégée en zone de mangrove: le bolon de Bamboung (Sine Saloum, Sénégal). OCEANIUM/IRD, Sénégal
- Ananiades C (1952) Quelques considérations sur l'allache biométriques (*Sardinella aurita* CV). *Prakt Hell Hydrobiol Inst* 5:5–45.
- Anderson Jr WD (2001) National Audubon Society Field Guide To Tropical Marine Fishes of the Caribbean, the Gulf of Mexico, Florida, the Bahamas, and Bermuda. *BioOne* 3:884–886. doi: 10.1643/0045-8511(2001)001[0884:]2.0.CO;2
- Anonyme (2016) *Statistiques de la pêche maritime sénégalaise en 2016 : Pêche artisanale, Pêche thonière et Pêche chalutière*. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, Sénégal
- Arístegui J, Barton ED, Álvarez-Salgado XA, Santos AMP, Figueiras FG, Kifani S, Hernández-León S, Mason E, Machú E, Demarcq H (2009) Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. *Prog Oceanogr* 83:33–48.
- Arkhipov AG (2009) Seasonal and interannual variation of ichthyoplankton off Mauritania. *J Ichthyol* 49:460–468.
- Armstrong JB, Schindler DE, Ruff CP, Brooks GT, Bentley KE, Torgersen CE (2013) Diel horizontal migration in streams: juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources. *Ecology* 94:2066–2075.
- Auger P-A, Gorgues T, Machu E, Aumont O, Brehmer P (2016) What drives the spatial variability of primary productivity and matter fluxes in the North-West African upwelling system? A modelling approach and box analysis. *Biogeosciences* 13:6419–6440.

- Augustin NH, Trenkel VM, Wood SN, Lorance P (2013) Space-time modelling of blue ling for fisheries stock management. *Environmetrics* 24:109–119.
- Ba A, Schmidt J, Dème M, Lancker K, Chaboud C, Cury P, Thiao D, Diouf M, Brehmer P (2017) Profitability and economic drivers of small pelagic fisheries in West Africa: A twenty year perspective. *Mar Policy* 76:152–158.
- Ba K, Thiaw M, Lazar N, Sarr A, Brochier T, Ndiaye I, Faye A, Sadio O, Panfili J, Thiaw OT, others (2016) Resilience of Key Biological Parameters of the Senegalese Flat Sardinella to Overfishing and Climate Change. *PLoS One* 11:e0156143.
- Bacha M, Jeyid AM, Jaafour S, Yahyaoui A, Diop M, Amara R (2016) Insights on stock structure of round sardinella *Sardinella aurita* off north-west Africa based on otolith shape analysis. *J Fish Biol* 89:2153–2166. doi: 10.1111/jfb.13117
- Bainbridge V (1963) The Food, Feeding Habits and Distribution of the Bonga *Ethmalosa dorsalis* (Curvier & Valenciennes). *J Cons Int Pour Explor Mer* 28:270–284.
- Bakun A (1990) Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* 247:198–201.
- Bakun A (1996) Patterns in the ocean. California Sea Grant, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Mexico, California, USA
- Bakun A, Black BA, Bograd SJ, Garcia-Reyes M, Miller AJ, Rykaczewski RR, Sydeman WJ (2015) Anticipated effects of climate change on coastal upwelling ecosystems. *Curr Clim Change Rep* 1:85–93.
- Baldé BS (2014) Contribution à la capitalisation des processus d'élaboration des plans d'Aménagement des pêcheries transfrontalières d'espèces ciblées par le Projet d'Appui à la Gestion des Pêches Artisanales Transfrontalières (PARTAGE) : mulets (*Mugil cephalus*, *Mugil capurii*), courbine (*Argyrosomus regius*) et tassergal (*Pomatomus saltatrix*). Mémoire Master, Université Cheikh Anata Diop
- Baldé BS, Brehmer P, Sow FN, Ekau W, Kantoussan J, Fall M, Diouf M (2018) Population dynamics and stock assessment of *Ethmalosa fimbriata* in Senegal call for fishing regulation measures. *Reg Stud Mar Sci* 24:165–173.
- Baldé BS, Sow FN, Ba K, Ekau W, Brehmer P, Kantoussan J, Fall M, Diouf M (2019) Variability of key biological parameters of round sardinella *Sardinella aurita* and the effects of environmental changes. *J Fish Biol* 1–11. doi: 10.1111/jfb.13903
- Barrios A, Guzmán R, Mendoza J, Gómez G, Vizcaino G (2010) Parámetros de crecimiento y mortalidad total de la sardina *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) en el Nororiente Venezolano durante el período 1990 a 2008. *Zootec Trop* 28:457–466.
- Barth JA, Menge BA, Lubchenco J, Chan F, Bane JM, Kirincich AR, McManus MA, Nielsen KJ, Pierce SD, Washburn L (2007) Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystems in the northern California current. *Proc Natl Acad Sci* 104:3719–3724.
- Barton ED, Field DB, Roy C (2013) Canary current upwelling: More or less? *Prog Oceanogr* 116:167–178. doi: 10.1016/j.pocean.2013.07.007
- Belveze H, Erzini K (1983) The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) in the Moroccan Atlantic fishery. In:

- Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO, Rome, pp 285–327
- Ben Tuvia A (1956) The biology of *Sardinella aurita* with a systematic account of the family Clupeidae of the Mediterranean coast of Israel. Bull Sea Fish Res Stn Isr 7:20–24.
- Ben-Tuvia A (1960) Synopsis of biological data on *Sardinella aurita* of the Mediterranean Sea and other waters. Proc World Sci Meet Biol 14:287–312.
- Bernardon M, Vall MOM (2005) Le mullet en Mauritanie: biologie, écologie, pêche et aménagement. FIBA, Fondation internationale du Banc d'Arguin, Mauritania
- Bertrand S, Dewitte B, Tam J, Díaz E, Bertrand A (2008) Impacts of Kelvin wave forcing in the Peru Humboldt Current system: Scenarios of spatial reorganizations from physics to fishers. Prog Oceanogr 79:278–289.
- Beverton RJ, Holt SJ (1957) On the dynamics of exploited fish populations. Ministry of Agriculture, Fisheries, and Food, London
- Beverton RJ, Holt SJ (1966) Manual of methods for fish stock assessment: Part 2-tables of yield functions. FAO, Rome
- Bianchi G, Carpenter KE, Roux JP, Molloy FJ, Boyer D, Boyer HJ (1999) FAO species identification field guide for fishery purposes. FAO, Rome
- Binet D (1988) Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. Aquat Living Resour 1:115–132.
- Binet T, Failler P, Agossah M (2010) Migrations contemporaines des pêcheurs artisans en Afrique de l'Ouest: synthèse et axes de recherche. CSRP UICN Dakar Sénégal Rapp Tech 3:29.
- Binet T, Failler P, Thorpe A (2012) Migration of Senegalese fishers: a case for regional approach to management. Marit Stud 11:1.
- Blanchard F, Thebaud O (2009) Changement global, dynamique de la biodiversité marine exploitée et viabilité des pêcheries (Rapport final du projet CHALOUPE).
- Blay J, Eyeson KN (1982) Observations on the reproductive biology of the shad, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), in the coastal waters of Cape Coast, Ghana. J Fish Biol 21:485–496.
- Boëly T (1979) Biologie de deux espèces de sardinelles *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 et *Sardinella maderensis* Lowe, 1841 des côtes sénégalaises. Thèse de doctorat, Université Paris VI
- Boëly T (1982a) Etude du cycle sexuel de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita* Val. 1847) au Sénégal. Océan Trop 17:3–13.
- Boëly T (1982b) Les ressources en poissons pélagiques des côtes ouest-africaines entre la Mauritanie et le fleuve Congo. Rapp. Rapp Proces-Verbaux La Réunion Cons Int Pour L'Exploration Mer 180:423–431.
- Boëly T, Fréon P (1979) Les Ressources pélagiques côtières. FAO, Rome

- Boëly T, Chabanne J, Fréon P, Stéquert B (1982a) Cycle sexuel migrations de *Sardinella aurita* sur le plateau continental ouest-africain, des Iles Bissagos à la Mauritanie. Rapp Proces-Verbaux La Réunion Cons Int Pour L'Exploration Mer 180:350–355.
- Boëly T, Fréon P, Stéquert B (1982b) La croissance de *Sardinella aurita* (Val. 1847) au Sénégal. Oceanogr Trop 17:103–119.
- Boltachev AR, Karpova EP (2014) Faunistic revision of alien fish species in the Black Sea. Russ J Biol Invasions 5:225–241.
- Borja A, Fontan A, Sáenz JON, Valencia V (2008) Climate, oceanography, and recruitment: the case of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*). Fish Oceanogr 17:477–493.
- Bouaziz A, Bennoui A, Brahmi B, Semroud R (2001) Sur l'estimation de l'état d'exploitation de la sardinelle (*Sardinella aurita*, Valenciennes, 1847) de la région centre de la côte algérienne. Comité International de la Mer Méditerranée, Algérie
- Bouso T (1994) Typologie des engins et techniques de pêche artisanale utilisés au Sine-Saloum (Sénégal). Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, Dakar, Senegal
- Bouso T (2000) Biodiversité et stratégies de pêche, exemple des pêcheries estuariennes du Sénégal. Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye, Sénégal
- Bowker J (2013) Parasites of Kunene horse mackerel *Trachurus trecae* (Smith-Vaniz, 1986) with a comparison of parasites of Cape horse mackerel *T. capensis* (Castelnau, 1861) in the northern Benguela. PhD Thesis, University of Cape Town
- Brehmer P (2004) Analyse comparée des caractéristiques dynamiques et spatiales des bancs de *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) de diverses populations: adaptations comportementales face à l'environnement et à l'exploitation; effet sur la capturabilité. These Doctorat, Ecole nationale supérieure d'agronomie
- Brehmer P, Guillard J, Guennégan Y, Bigot JL, Liorzou B (2006) Evidence of a variable “unsampled” biomass along the shallow water (< 20 m) coastline in small pelagic fish stock assessment method. ICES J Mar Sci 63:444–451.
- Brehmer P, Gerlotto F, Laurent C, Cotel P, Achury A, Samb B (2007) Schooling behaviour of small pelagic fish: phenotypic expression of independent stimuli. Mar Ecol Prog Ser 334:263–272.
- Brosset P, Lloret J, Muñoz M, Fauvel C, Van Beveren E, Marques V, Fromentin J-M, Ménard F, Saraux C (2016) Body reserves mediate trade-offs between life-history traits: new insights from small pelagic fish reproduction. R Soc Open Sci 3:160202.
- Butler JL, Smith PE, Lo NC-H (1993) The effect of natural variability of life-history parameters on anchovy and sardine population growth. Calif Coop Ocean Fish Investig Rep 34:104–111.
- Caillart B, Leader T, Beyens Y (2015) Etude sur l'évolution des pêcheries de petits pélagiques en Afrique du Nord-Ouest et impacts possibles sur la nutrition et la sécurité alimentaire en Afrique de l'Ouest. DAI Europe, United Kingdom
- Campbell J, Whittingham E, Townsley P (2006) Responding to coastal poverty: should we be doing things differently or doing different things. In: Environment and livelihoods in

- tropical coastal zones, Hoanh, C.T., Tuong, T.P., Gowing, J.W., Hardy, B. CABI, Wallingford, UK, pp 274–292
- Carr M-E, Kearns EJ (2003) Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. *Deep Sea Res Part II Top Stud Oceanogr* 50:3199–3221.
- Carvalho N, Perrotta RG, Isidro E (2002) Age, growth and maturity in the chub mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) from the Azores. *Arquipelago* 19:93–99.
- Cergole MC, Saccardo SA, Rossi-Wongtschowski CL (2002) Fluctuations in the spawning stock biomass and recruitment of the Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis*) 1977–1997. *Rev Bras Oceanogr* 50:13–26.
- Chaboud C, Fall M, Ferraris J, Fontana A, Fonteneau A, Laloë F, Samba A, Thiao D (2015) Comment on “Fisheries catch misreporting and its implications: the case of Senegal.” *Fish Res* 164:322–324.
- Champagnat C (1983) Pêche, biologie et dynamique du tassergal (*Pomatomus saltator*, Linnaeus, 1766) sur les côtes sénégal-mauritaniennes. ORSTOM, Paris
- Charles-Dominique E (1982) Exposé synoptique des données biologiques sur l’ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Rev D’Hydrobiologie Trop* 15:373–397.
- Charles-Dominique E, Albaret J-J (2003) African shads, with emphasis on the West African shad *Ethmalosa fimbriata*. *Am Fish Soc Symp* 35:27–48.
- Charouki N, Sarré A, Serghini M, Ebaye OS, Krakstad JO (2011) Contribution to acoustic targets identification in Northwest Africa by statistical schools properties. In: *Science and Management of Small Pelagics. Symposium on Science and the Challenge of Managing Small Pelagic Fisheries on Shared Stocks in Northwest Africa*, S. Garcia, M. Tandstad & A.M. Caramelo. FAO, Rome, pp 285–294
- Checkley D, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (2009) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge
- Chesheva ZA (1998) The method for determining age and growth rate of gilt sardines *Sardinella aurita* in the Senegal-Mauritania population. *J Ichthyol* 38:814–817.
- Cheung WW, Pitcher TJ, Pauly D (2005) A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol Conserv* 124:97–111.
- Chikhi L (1995) Différenciation génétique chez *Sardinella aurita* et *S. maderensis* Allozymes et ADN mitochondrial. Thèse nouveau doctorat, Université de Paris 06
- Collette BB (1986) Scombridae. In: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, Whitehead PJP, ML Bauchot, JC Hureau, J Nielsen & E Tortonese. UNESCO, Paris, pp 981–997
- Collette BB (1997) Mackerels, molecules, and morphology. In: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference*, Nouméa. Société Française d’Ichtyologie, Nouméa, pp 149–164
- Collette BB (2003) Family Scombridae Rafinesque 1815-mackerels, tunas, and bonitos. *Annotated Checklist of Fishes California Academy Sciences*, California, USA

- Collette BB, Reeb C, Block BA (2001) Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae). *Fish Physiol* 19:1–33.
- Conand C (1977a) 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 Océan* 15:301–312.
- Conand F (1977b) Oeufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cah ORSTOM Sér Océan* 15:201–214.
- Conand F, Fagetti E (1971) Description et distribution saisonnière des larves de sardinelles des côtes du Sénégal et de la Gambie en 1968 et 1969. *Cah ORSTOM Sér Océan* 9:293–318.
- Corten A, Asberr NM, Diop H (2012) The sardinella of northwest Africa: fisheries, stock assessment and management. Commission Sous Régionale des Pêches, Dakar, Senegal
- Corten A, Braham C-B, Sadegh AS (2017) The development of a fishmeal industry in Mauritania and its impact on the regional stocks of sardinella and other small pelagics in Northwest Africa. *Fish Res* 186:328–336.
- Craney TA, Surlles JG (2002) Model-dependent variance inflation factor cutoff values. *Qual Eng* 14:391–403.
- Cubillos LA, Ruiz P, Claramunt G, Gacitúa S, Núñez S, Castro LR, Riquelme K, Alarcón C, Oyarzún C, Sepúlveda A (2007) Spawning, daily egg production, and spawning stock biomass estimation for common sardine (*Strangomera bentincki*) and anchovy (*Engraulis ringens*) off central southern Chile in 2002. *Fish Res* 86:228–240.
- Cury P, Fontana A (1988) Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des côtes ouest-africaines. *Aquat Living Resour* 1:165–180.
- Cury P, Roy C (1989) Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can J Fish Aquat Sci* 46:670–680.
- Cushing DH (1975) *Marine ecology and fisheries*. Cambridge University Press, Cambridge
- Cushing DH (1982) *Climate and fisheries*. Academic press London
- Cushing DH (1990) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol* 26:249–293. doi: [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60202-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60202-3)
- De Mendiburu F (2014) *Agricolae: statistical procedures for agricultural research*.
- Demarcq H, Citeau J (1995) Sea surface temperature retrieval in tropical area with Meteosat: the case of the Senegalese coastal upwelling. *Int J Remote Sens* 16:1371–1395.
- Dème M (2012) Étude des connaissances socio-économiques des pêcheries de petits pélagiques au Sénégal. Rapport définitif. Commission Sous Régionale des Pêches, Dakar, Senegal

- Deme M, Thiao D, Sow FN, Sarre A, Diadhiou HD (2012) Dynamique des Populations de Sardinelles en Afrique du Nord-Ouest: Contraintes Environnementales, Biologiques et Socio-économiques. USAID/COMFISH, University of Rhode Island, Narragansett
- Diankha O, Sow BA, Thiaw M, Gaye AT (2013) Seasonal variability of sea surface temperature, chlorophyll-a and *Ethmalosa fimbriata* abundance off the coast of Senegal. *Rev Gest Costeira Integrada* 13:491–497.
- Diankha O, Demarcq H, Fall M, Thiao D, Thiaw M, Sow BA, Gaye AT, Brehmer P (2017) Studying the contribution of different fishing gears to the *Sardinella* small-scale fishery in Senegalese waters. *Aquat Living Resour* 30:27. doi: 10.1051/alr/2017027
- Diankha O, Ba A, Brehmer P, Brochier T, Sow BA, Thiaw M, Gaye AT, Ngom F, Demarcq H (2018) Contrasted optimal environmental windows for both sardinella species in Senegalese waters. *Fish Oceanogr* 27:351–365. doi: DOI: 10.1111/fog.12257
- Diara M (1999) Formation et évolution fini-holocènes et dynamique actuelle du Delta Saloum-Gambie (Sénégal-Afrique de l'Ouest): géomorphologie, stratigraphie, sédimentologie et dynamique sédimentaire. Thèse Sciences Naturelles, Université de Perpignan
- Diouf PS (1996) Les peuplements de poissons des milieux estuariens de l'Afrique de l'Ouest: L'exemple de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum. Thèse de doctorat, Université Montpellier II
- Domain F (1977) Carte sedimentologique du plateau continental senegambien. Extension a une partie du plateau continental de la Mauritanie et de la Guinee Bissau. ORSTOM, Paris
- Döring J, Tiedemann M, Stäbler M, Sloterdijk H, Ekau W (2017) *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1825), a Clupeid Fish That Exhibits Elevated Batch Fecundity in Hypersaline Waters. *Fishes* 2:13.
- Döring J, Wagner C, Tiedemann M, Brehmer P, Ekau W (2018) Spawning energetics and otolith microchemistry provide insights into the stock structure of bonga shad *Ethmalosa fimbriata*. *J Fish Biol.* doi: 10.1111/jfb.13881
- Durand J-D, Guinand B, Dodson JJ, Lecomte F (2013) Pelagic life and depth: coastal physical features in West Africa shape the genetic structure of the Bonga Shad, *Ethmalosa fimbriata*. *PloS One* 8:e77483.
- Durant JM, Hjermann DØ, Anker-Nilssen T, Beaugrand G, Myrseth A, Pettorelli N, Stenseth NC (2005) Timing and abundance as key mechanisms affecting trophic interactions in variable environments. *Ecol Lett* 8:952–958.
- Durant JM, Hjermann DØ, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim Res* 33:271–283.
- Ekman VW (1905) On the influence of the earth's rotation on ocean-currents. *Ark Foer Mat Astron Och Fys* 2:1–52.
- EI-Maghraby AM, Botros GA, Soliman IAM (1970) Age and growth studies on *Sardinella maderensis* Lowe and *Sardinella aurita* Cuv. and Val. from the Mediterranean Sea at Alexandria (UAR). *Bull Inst Oceanogr Fish* 1:47–82.

- Espiñeira M, Gonzalez-Lavín N, Vieites JM, Santaclara FJ (2009) Development of a method for the identification of scombroid and common substitute species in seafood products by FINS. *Food Chem* 117:698–704.
- Etim L, Lebo PE, King RP (1999) The dynamics of an exploited population of a siluroid catfish (*Schilbe intermedius* Reupell 1832) in the Cross River, Nigeria. *Fish Res* 40:295–307.
- Fagade S, Olaniyan CIO (1972) The biology of the West African shad *Ethmalosa fimbriata* (Bowditch) in the Lagos lagoon, Nigeria. *J Fish Biol* 4:519–533.
- Fall M (2009) Pêche démersale côtière au Sénégal – Essai de modélisation de la dynamique de l'exploitation des stocks. Université de Montpellier 2
- FAO (2008) Report of the FAO Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish Off Northwest Africa: Saly, Senegal, 6-15 May 2008. FAO, Dakar, Senegal
- FAO (2016) Report of the FAO working group on the assessment of small pelagic fish off Northwest Africa Casablanca, Morocco, 20–25 July 2015/ Rapport du groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique Nord-Occidentale Casablanca, Maroc, 20-25 juillet 2015 (Casablanca, Maroc: FAO). FAO, Casablanca, Maroc
- FAO (2018) Species fact sheet *T. trecae*. <http://www.fao.org/fishery/species/3106/en>.
- FAO-FIGIS (2005) *Pomatomus saltatrix*. In: A world overview of species of interest to fisheries. FAO-FIGIS, p 3
- Faye A, Sarr A, Thiaw M, Ndiaye I, Ba K, Fall J, Diouf M, Thiaw OT, Lazar N (2014) Reproductive Biology of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in Senegalese Coastal Waters. *J Biol Life Sci* 5:57–71.
- Faye S, Lazar A, Sow BA, Gaye AT (2015) A model study of the seasonality of sea surface temperature and circulation in the Atlantic North-eastern Tropical Upwelling System. *Front Phys* 3:76. doi: 10.3389/fphy.2015.00076
- Felder DL (2009) Gulf of Mexico origin, waters, and biota: Biodiversity, College Station. Texas A&M University Press, Texas
- Ferraris J (1994) Prise par unité d'effort et indice d'abondance en pêche artisanale: Quelques éléments de réflexion à partir de la pêche sénégalaise. In: L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise: documents scientifiques présentés lors du symposium. ORSTOM, Paris, pp 105–120
- Fontana A (1969) Etude de la maturité sexuelle des sardinelles *Sardinella eba* (Val) et *Sardinella aurita* C. et V. de la région de Pointe-Noire. *Cah ORSTOM Ser Oceanogr* VII:111–114.
- Fréon P (1988) Réponses et adaptations des stocks de Clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation: analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Thèse de doctorat, Université d'Aix Marseille II
- Fréon P (1991) L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production. In: Pêcheries Ouest-Africaines: Variabilité, instabilité et changement, P. Cury and C. Roy. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Paris, pp 395–424

- Fréon P, Boëly T, Stéquert B (1979) Les poissons pélagiques côtiers au Sénégal: relations taille poids des principales espèces d'intérêt commercial. In: Rapport du groupe de travail Ad hoc sur les poissons pélagiques côtiers ouest-africains de la Mauritanie au Libéria (26°N à 5°N). FAO, Rome, p 119–126.
- Fréon P, El Khattabi M, Mendoza J, Guzmán R (1997) Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Mar Biol* 128:363–372.
- Fréon P, Cury P, Shannon L, Roy C (2005) Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes: a review. *Bull Mar Sci* 76:385–462.
- Fricke R (1999) Fishes of the Mascarene Islands (Réunion, Mauritius, Rodriguez). Koeltz Scientific Books, Koenigstein
- Froese R (2004) Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish Fish* 5:86–91.
- Froese R, Pauly D (2016) FishBase: World Wide Web Electronic Publication Version. <http://www.fishbase.org>. Accessed 2 Dec 2017
- Froese R, Winker H, Gascuel D, Sumalia UR, Pauly D (2016) Minimizing the impact of fishing. *Fish Fish* 17:785–802.
- Froese R, Winker H, Coro G, Demirel N, Tsikliras AC, Dimarchopoulou D, Scarcella G, Probst WN, Dureuil M, Pauly D (2018) A new approach for estimating stock status from length frequency data. *ICES J Mar Sci*. doi: 10.1093/icesjms/fsy078
- Gaamour A, Missaoui H, Ben-Abdallah L, El Ahmed A (2001) Parametres biologiques de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847) dans la région du Cap Bon (canal siculo-tunisien). GFCM Kavala
- Gac JY, Kane A (1986) Le fleuve Sénégal: II. Flux continentaux de matières dissoutes à l'embouchure. *Sci Geol Bull* 39:151–172.
- Galaktionova AI, Domanevskiy LN, Oceanography—AtlantNIRO K (1989) A morphoecological description of the horse mackerel of the central and eastern Atlantic. *J Ichthyol* 29:120–128.
- Galil B, Goren M, Mienis H (2011) Checklist of marine species in Israel. In: Compil. Framew. EU FP7 PESI Proj. PESI project <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=source&de-tails&id=149096>.
- Garcia S (1986) Distribution, migration and spawning of the main fish resources in the Northern CECAF area. In: Description et évaluation des ressources halieutiques de la ZEE mauritanienne: rapport du groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM. FAO, Rome, pp 136–146
- Garcia S, Merete T, Caramelo AM (2012) Science and management of small pelagics. FAO, Rome
- Gassman J, Eslava N, González LW (2008) Reproducción de la sardina, *Sardinella aurita* (Cupleiformes: Clupeidae) del sureste de la Isla de Margarita, Venezuela. *Rev Biol Trop* 56:1813–1824.

- Gerlotto F (1979) Étude des Migrations en Lagune Ebrié. In: Biologie de *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte d'Ivoire. Centre de Recherche Océanographique, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp 3–41
- Giraudoux P (2012) pgirmess: Data analysis in ecology. R Package Version 1:617.
- Gning N, Vidy G, Thiaw OT (2008) Feeding ecology and ontogenic diet shifts of juvenile fish species in an inverse estuary: The Sine-Saloum, Senegal. *Estuar Coast Shelf Sci* 76:395–403.
- Gordo LS, Costa A, Abaunza P, Lucio P, Eltink A, Figueiredo I (2008) Determinate versus indeterminate fecundity in horse mackerel. *Fish Res* 89:181–185.
- Goudiaby KD, Samb B, Sylla M (2008) Contribution à la connaissance de la biologie des sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) du littoral sénégalais. In: Science et aménagement des petits pélagiques. Symposium sur la science et le défi de l'aménagement des pêcheries de petits pélagiques sur les stocks partagés en Afrique nord-occidentale, S. Garcia, M. Tandstad, Caramelo AM. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, pp 39–56
- Gourène AB, Pouyaud L, Agnès JF (1993) Importance de certaines caractéristiques biologiques dans la structuration génétique des espèces de poissons: le cas de *Ethmalosa fimbriata* et *Sarotherodon melanotheron*. *J Ivoir Océan Limnol* 2:55–69.
- Gowing JW, Tuong TP, Hoanh CT (2006) Land and water management in coastal zones: dealing with agriculture-aquaculture-fishery conflicts. In: Environmental Livelihoods in Tropical Coastal Zones: Managing Agriculture-Fishery-Aquaculture Conflicts, Hoanh, C.T., Tuong, T.P., Gowing, J.W., Hardy, B. CABI, Wallingford, UK, pp 48–60
- Greenpeace (2012) Main basse sur la Sardinelle. Greenpeace, Johannesburg, South Africa
- Gueye M, Tine M, Kantoussan J, Ndiaye P, Thiaw OT, Albaret J-J (2012) Comparative analysis of reproductive traits in black-chinned tilapia females from various coastal marine, estuarine and freshwater ecosystems. *PLoS One* 7:e29464.
- Guisan A, Edwards Jr TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol Model* 157:89–100.
- Gulland JA (1969) Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques- Première Partie. Analyse des populations. FAO
- Guyonnet B, Aliaume C, Albaret J-J, Casellas C, Zerbi A, Lasserre G, Do Chi T (2003) Biology of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) and fish diversity in the Ebrié Lagoon (Ivory Coast), a multipolluted environment. *ICES J Mar Sci J Cons* 60:259–267.
- Harrell Jr FE (2017) with contributions from Charles Dupont and many others: Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.17-2.
- Hastie T, Tibshirani R (1986) Generalized additive models. *Stat Sci* 1:297–318.
- Heald EJ, Griffiths RC (1967) The age determination, from scale reading of sardine. *Inv Pesq Ser Rec Explot Pesq* 10:374–446.
- Hempel G (1979) Early life history of marine fish: the egg stage. Washington Sea Grant: distributed by University of Washington Press, Washington

- Hilton-Taylor C (2000) 2000 IUCN red list of threatened species. IUCN, Gland (Suiza). Species Survival Commission, Switzerland and Cambridge
- Hixon MA, Johnson DW, Sogard SM (2014) BOFFFFs: on the importance of conserving old-growth age structure in fishery populations. *ICES J Mar Sci J Cons* 71:2171–2185.
- Hjort J (1914) Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Cons Int Pour L'Exploration Mer* 1–228.
- Holt SJ (1958) The evaluation of fisheries resources by the dynamic analysis of stocks, and notes on the time factors involved. *ICNAF Spec Publ* 1:77–95.
- Hunter JR (1997) International GLOBEC small pelagic fishes and climate change program. Implementation plan. *GLOBEC Rep* 11:36.
- Hunter JR, Lo NC, Leong RJ (1985) Batch fecundity in multiple spawning fishes. *NOAA Tech Rep NMFS* 36:67–77.
- Iglesias M, Miquel-Batle J, Oñate-Garcimartín D, Díaz N, Tugores MP, Ramos F, Millán M (2009) Acoustic assessment and distribution of the main pelagic fish species in the ICES Subdivision IXa South during the ECOCÁDIZ 0609 Spanish survey (June-July 2009). In: WD to the ICES Working Group on Acoustic and Egg Surveys for Sardine and Anchovy in ICES Areas VIII and IX (WGACEGG). p 42
- Infante C, Blanco E, Zuasti E, Crespo A, Manchado M (2007) Phylogenetic differentiation between Atlantic *Scomber colias* and Pacific *Scomber japonicus* based on nuclear DNA sequences. *Genetica* 130:1–8.
- Isselmou O, Baye C (2009) Evaluation et cartographie de l'abondance du stock de la sardinelle ronde dans la zone Nord Ouest Africaine. Thèse de maîtrise, Pôle Halieutique (Agrocamus Ouest) et CRH de Sète
- Jacobsen T, Fogarty MJ, Megrey BA, Moksness E (2009) Fish reproductive biology: implications for assessment and management. John Wiley & Sons, UK
- Jennings S, Kaiser M, Reynolds JD (2001) Marine fisheries ecology. Blackwell Science, Oxford
- Kamler E (2005) Parent–egg–progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Rev Fish Biol Fish* 15:399.
- Kantoussan J, Ecoutin JM, Simier M, de Morais LT, Laë R (2012) Effects of salinity on fish assemblage structure: An evaluation based on taxonomic and functional approaches in the Casamance estuary (Senegal, West Africa). *Estuar Coast Shelf Sci* 113:152–162.
- Kébé M (1994) Principales mutations de la pêche artisanale maritime sénégalaise. In: L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise. Barry-Gérard M., Diouf T., Fonteneau A., ORSTOM, Paris, pp 43–58
- Kébé M, Samba A, Touré AO (2015) L'ethmalose de l'Afrique du Nord-ouest Biologie, Socio-économie et Gouvernance. Commission sous régionale des pêches, Dakar, Senegal
- Keč VČ, Zorica B (2013) Length–weight relationship, age, growth and mortality of Atlantic chub mackerel *Scomber colias* in the Adriatic Sea. *J Mar Biol Assoc U K* 93:341–349.

- Kiparissis S, Tserpes G, Tsimenidis N (2000) Aspects on the demography of Chub Mackerel (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) in the Hellenic Seas. Belg J Zool 130:3–7.
- Kjesbu OS, Solemdal P, Bratland P, Fonn M (1996) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can J Fish Aquat Sci 53:610–620.
- Knijn RJ, Boon TW, Heessen HJ, Hislop JR (1993) Atlas of North Sea fishes. ICES Coop Res Rep 194:268.
- Koukouras A (2010) Check-list of marine species from Greece. In: Aristotle Univ. Thessalon. Assem. Framew. EU FP7 PESI Proj. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=sourcedetails&id=142068>.
- Koutrakis ET, Tsikliras AC (2003) Length–weight relationships of fishes from three northern Aegean estuarine systems (Greece). J Appl Ichthyol 19:258–260.
- Kraus G, Müller A, Trella K, Köuster FW (2000) Fecundity of Baltic cod: temporal and spatial variation. J Fish Biol 56:1327–1341.
- Krzepkowski M (1982) Growth characteristics of gilt sardine (*Sardinella aurita* Val., 1847) from Senegal. Acta Ichthyol Piscat 11:27–38.
- Kvarnemo C (1997) Food affects the potential reproductive rates of sand goby females but not of males. Behav Ecol 8:605–611.
- Laë R (1992) Les pêcheries artisanales lagunaires ouest-africaines: échantillonnage et dynamique de la ressource et de l'exploitation. MSc thesis, Université de Bretagne Occidentale
- Laë R (1997) Does overfishing lead to a decrease in catches and yields? An example of two West African coastal lagoons. Fish Manag Ecol 4:149–164.
- Laë R (2000) Etude écosystémique des pêches: les indicateurs biologiques de l'état des peuplements. In: Dynamiques de gestion des ressources halieutiques en Afrique de l'Ouest. CSRP, Dakar, pp 167–186
- Lasker R (1975) Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish Bull US 73:453–462.
- Lathuilière C, Echevin V, Lévy M (2008) Seasonal and intraseasonal surface chlorophyll-a variability along the northwest African coast. J Geophys Res Oceans. doi: 10.1029/2007JC004433
- Lawal HS, Mylnikov N (1988) Contribution à l'étude de la relation taille-poids, de la reproduction et du sex ratio des principales espèces pélagiques en Mauritanie. IMROP, Mauritania
- Le Bec C (1983) Cycle sexuel et fécondité de la sole *Solea vulgaris* (quensel, 1806) du golfe de Gascogne. Rev Trav Inst Pêch Marit 47:179–189.
- Le Cren ED (1951) The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). J Anim Ecol 20:201–219.
- Le Gall J (1934) Le tassergal ou blue fish (*Pomatomus saltatrix* Lacépède=*Temnodon saltator* linné). Résumé des connaissances acquises sur la biologie et l'utilisation de ce poisson. Rev Trav Inst Pêch Marit 7:27–85.

- Limam DAO (2005) Les ressources de petits pélagiques en Mauritanie et dans la zone nord ouest africaine: variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic. Université Montpellier II
- Lluch-Belda D, Lluch-Cota DB, Hernandez-Vazquez S, Salinas-Zavala CA, Schwartzlose RA (1991) Sardine and anchovy spawning as related to temperature and upwelling in the California current system. *Calif Coop Ocean Fish Investig* 32:105–11.
- Longhurst AR (1960) Local movements of *Ethmalosa fimbriata* of Sierra Leone from tagging data. *Bull L'Institut Fr D'Afrique Noire* 22:1337–1340.
- Lorenzo-Nespereira JM (1993) Determinación de la talla de primera madurez sexual y período reproductivo de la caballa *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) de las Islas Canarias. *Bol Inst Esp Ocean* 9:15–21.
- Lowerre-Barbieri SK, Ganas K, Saborido-Rey F, Murua H, Hunter JR (2011) Reproductive timing in marine fishes: variability, temporal scales, and methods. *Mar Coast Fish* 3:71–91.
- Lucio P (1993) Biological notes of Spanish mackerel (*Scomber japonicus*) in the Bay of Biscay, 1990-1993.
- MacCall AD (2009) Mechanisms of low-frequency fluctuations in sardine and anchovy populations. In: *Climate Change and Small Pelagic Fish*, Checkley DM Jr., Alheit J, Oozeki Y, Roy C. Cambridge University Press, Cambridge, pp 285–299
- Mackas DL, Peterson WT, Ohman MD, Lavaniegos BE (2006) Zooplankton anomalies in the California Current system before and during the warm ocean conditions of 2005. *Geophys Res Lett* 33:S07.
- MacKenzie BR, Köster FW (2004) Fish production and climate: sprat in the Baltic Sea. *Ecology* 85:784–794.
- Maigret J (1972) Campagne expérimentale de pêche des sardinelles et autres espèces pélagiques. Juillet 1970-octobre 1971. In: *Observations concernant l'océanographie et la biologie des espèces*. Société centrale pour l'équipement du territoire, Mauritanie, p 140
- Mangel M, Beder JH (1985) Search and stock depletion: theory and applications. *Can J Fish Aquat Sci* 42:150–163.
- Marchal E (1991) Un essai de caractérisation des populations de poissons pélagiques côtiers: cas de *Sardinella aurita* des côtes ouest-africaines. In: *Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement*. In: *Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement*. ORSTOM, Paris, pp 192–200
- Martins MM (1996) New biological data on growth and maturity of Spanish mackerel (*Scomber japonicus*) off the Portuguese coast (ICES Division IX a). *ICES CM* 1–23.
- Matsuura Y (1971) A study of the life history of Brazilian sardines, *Sardinella aurita*: I. Distribution and abundance of sardine eggs in the region of Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Bol Inst Ocean* 20:33–60.
- Matsuura Y (1999) Large-scale fluctuations of small pelagic fish populations and climate change: a review (Proceedings of BIO-COSMOS PROGRAM International Workshop on "Coastal Fisheries Development through Elucidating the Structure of Fisheries

- Ecosystems and its Management Application” November 15-19, 1998, Sendai)– (Part5 Pelagic Fish Management). 東北区水産研究所研究報告 195–205.
- Maxim C, Maxim C (1988) Evaluation du stock de sardinelle ronde (*Sardinella aurita*, Valenciennes, 1874) sénégal-mauritanienne. *Cercet Mar IRDM Constata* 20:313–344.
- Mbaye BC, Brochier T, Echevin V, Lazar A, Lévy M, Mason E, Gaye AT, Machu E (2015) Do *Sardinella aurita* spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese–Mauritanian upwelling region? *Fish Oceanogr* 24:69–89.
- McBride RS, Somarakis S, Fitzhugh GR, Albert A, Yaragina NA, Wuenschel MJ, Alonso-Fernández A, Basilone G (2015) Energy acquisition and allocation to egg production in relation to fish reproductive strategies. *Fish Fish* 16:23–57.
- McDonald JH (2009) *Handbook of biological statistics*. Sparky House Publishing Baltimore, MD, Baltimore, Maryland, USA
- McGregor HV, Dima M, Fischer HW, Mulitza S (2007) Rapid 20th-century increase in coastal upwelling off northwest Africa. *Science* 315:637–639.
- McQuinn IH, Cleary L, O’Boyle RN (1990) Estimation de la mortalité naturelle. In: *Méthodes d’évaluation des stocks halieutiques*, J.-C. Brêthes et R. N. O’Boyle. Projet CIEO-860060, Centre International d’Exploitation des Océans, Halifax, Nouvelle- Ecosse, Canada, pp 441– 464
- Medina-Gaertner M (1985) Etude du zooplancton côtier de la Baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale
- Mendoza JJ, Fréon P, Guzmán R (1994) VPA estimates of fishing mortality and exploited biomass from *Sardinella aurita* catch-at-length data in eastern Venezuela. *NAGA ICLARM Q* 17:32–36.
- Mildenberger TK, Taylor MH, Wolff M (2017) TropFishR: an R package for fisheries analysis with length-frequency data. *Methods Ecol Evol*. doi: 10.1111/2041-210X.12791
- Mullon C, Fréon P, Parada C, Van Der Lingen C, Huggett J (2003) From particles to individuals: modelling the early stages of anchovy (*Engraulis capensis/encrasicolus*) in the southern Benguela. *Fish Oceanogr* 12:396–406.
- Munro JL, Pauly D (1983) A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte* 1:5–6.
- Murphy GI (1973) Clupeoid fishes under exploitation with special reference to the Peruvian anchovy. Tech Rept No 30 Univ Hawaii Hawaii Inst Mar Biol 73p.
- Murta AG (2000) Morphological variation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Iberian and North African Atlantic: implications for stock identification. *ICES J Mar Sci* 57:1240–1248.
- Mustać B, Sinovčić G (2012a) Inshore versus offshore length distribution of round sardinella (*Sardinella aurita*) in the middle eastern Adriatic Sea.

- Mustać B, Sinovčić G (2012b) Reproductive cycle of gilt sardine, *Sardinella aurita*, Valenciennes 1847, in the eastern middle Adriatic Sea. J Appl Ichthyol 28:46–50.
- Nakazawa M, Nakazawa MM (2017) Package “fmsb.”
- Nations Unies (1994) Convention des Nations Unies sur le droit de la mer. Nations Unies, New York, USA
- Navarro F (1932) Nuevos estudios sobre la alacha (*Sardinella aurita* CV) de Baleares y de Canarias. Notas E Estud Inst Biol Maritima 60:1–35.
- Ndao S, Bonnin M (2016) La pêche maritime. In: Droit de l'environnement marin et côtier au Sénégal, Bonnin Marie, Ly I., Queffelec B., Ngaido M. IRD ; PRCM, Dakar, pp 197–222
- Ndiaye PG, Kébé M (2017) Étude sur la coordination des politiques de pêche et d'environnement dans l'écorégion WAMER. REPAO, Sénégal
- Ndour I, Diadiou HD, Thiaw OT (2014) Some reproductive aspects of black mullet *Mugil capurrii* on the Northern coast of Senegal, West Africa. AACL Bioflux 7:405–411.
- Ndoye F, Moity-Maïzi P, Broutin C (2002) Le poisson fumé sur la Petite Côte sénégalaise. CIRAD, Dakar
- Ndoye S, Capet X, Estrade P, Sow B, Dagorne D, Lazar A, Gaye A, Brehmer P (2014) SST patterns and dynamics of the southern Senegal-Gambia upwelling center. J Geophys Res Oceans 119:8315–8335.
- Ndoye S, Capet X, Estrade P, Sow B, Machu E, Brochier T, Döring J, Brehmer P (2017) Dynamics of a “low-enrichment high-retention” upwelling center over the southern Senegal shelf. Geophys Res Lett. doi: 10.1002/2017GL072789
- Niang-Diop I (1995) Erosion côtière sur la petite côte du Sénégal à partir de l'exemple de Rufisque. Passé. Présent. Futur. Thèse de Doctorat Géologie, Université d'Angers
- Nieland H (1980) Qualitative and quantitative aspects of the food of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in the Ebrié lagoon (Côte d'Ivoire). Doc Sci Cent Rech Océan Abidj 11:85–95.
- Pagès J, Citeau J (1990) Rainfall and salinity of a Sahelian estuary between 1927 and 1987. J Hydrol 113:325–341.
- Panfili J, Durand J-D, Mbow A, Guinand B, Diop K, Kantoussan J, Thior D, Thiaw OT, Albaret J-J, Laë R (2004) Influence of salinity on life history traits of the bonga shad *Ethmalosa fimbriata* (Pisces, Clupeidae): comparison between the Gambia and Saloum estuaries. Mar Ecol Prog Ser 270:241–257.
- Panfili J, Thior D, Ecoutin J-M, Ndiaye P, Albaret J-J (2006) Influence of salinity on the size at maturity for fish species reproducing in contrasting West African estuaries. J Fish Biol 69:95–113.
- Parrish RH, Mallicoate DL, Klingbeil RA (1986) Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish Bull 84:503–517.

- Pascual-Alayón P, Sancho A, Hernández E, Santamaría MTG, Duque V, Balguerías E, de Laguna LB, López C, Presas C (2008) Reproductive aspects of sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792), round sardinella (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847), flat sardinella (*Sardinella maderensis* Lowe, 1838) and mackerel (*Scomber colias* Gmelin, 1789). In: Symposium on Science and the challenge of managing small pelagic fisheries on shared stocks in northwest Africa. pp 11–14
- Pauly D (1983) Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. FAO, Rome
- Pauly D (1994) On the sex of fish and the gender of scientists: a collection of essays in fisheries science. Chapman & Hall, London
- Pauly D (1995) On the sex of fish and the gender of scientists. A collection of essays in fisheries science. *Oceanogr Lit Rev* 9:785–786.
- Pauly D, Soriano ML (1986) Some practical extensions to Beverton and Holt's relative yield-per-recruit model. In: Maclean, J.L., Dizon, L.B., Hosillo, L.V. (Eds.), The first Asian fisheries forum. Manila: Asian Fisheries Society, Philippines, pp 491–496
- Peck MA, Reglero P, Takahashi M, Catalán IA (2013) Life cycle ecophysiology of small pelagic fish and climate-driven changes in populations. *Prog Oceanogr* 116:220–245.
- Pecquerie L, Petitgas P, Kooijman SA (2009) Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *J Sea Res* 62:93–105.
- Petermann A, Schwingel PR (2016) Overlap of the reproductive cycle and recruitment of the four main species caught by the purse seine fleet in Brazil. *Lat Am J Aquat Res* 44:1069–1079. doi: 10.3856/vol44-issue5-fulltext-17
- Pezennec O, Bard F-X (1992) Importance écologique de la petite saison d'upwelling ivoiro-ghanéenne et changements dans la pêche de *Sardinella aurita*. *Aquat Living Resour* 5:249–259.
- Pitcher TJ (1999) Beverton and Holt equations: spreadsheet functions and uncertainty. *Naga ICLARM Q* 22:37–41.
- Planchon V (2005) Traitement des valeurs aberrantes: concepts actuels et tendances générales. *Biotechnol Agron Société Environ* 9:19–34.
- Pope JG (1972) An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. *Int Comm Northwest Atl Fish Res Bull* 9:65–74.
- Postel E (1950) Note sur *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich). *Bull Inf Doc Sevices Elev Ind Anim AOF* 3:45–59.
- Postel E (1955) Résumé des connaissances acquises sur les Clupéidés de l'Ouest Africain. *Rapp. Rapp Cons D'Exploration Mer* 137:14–17.
- Rebert J-P (1982) Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, Dakar, Senegal
- Rodriguez-Roda J (1982) Biología de la caballa (o estornino), *Scomber japonicus* (Pneumatophorus) Houttuyn (1782) del Golfo de Cadiz. *Investig Pesq* 46:143–159.

- Rohlf FJ (1975) Generalization of the gap test for the detection of multivariate outliers. *Biometrics* 93–101.
- Rossignol M (1955) Premières observations sur la biologie des sardinelles dans la région de Pointe-Noire: *Sardinella eba*-Val., *Sardinella aurita*-Val. *Rapp Cons D'Exploration Mer* 137:17–21.
- Roy C (1992) Réponse des stocks de poissons pélagiques à la dynamique des upwelling en Afrique de l'Ouest: Analyse et modélisation. ORSTOM éditions. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale
- Roy C, Cury P, Fontana A, Belvèze H (1989) Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquat Living Resour* 2:21–29.
- Roy C, Cury P, Kifani S (1992) Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. *South Afr J Mar Sci* 12:135–146.
- Saccardo SA, Rossi-Wongtschowski CL, Cergole MC, Bittencourt MM (1988) Age and growth of the southeastern Brazilian sardine, *Sardinella brasiliensis* 1981-1983. *Bol Inst Ocean* 36:17–35.
- Sakho I (2011) Évolution et fonctionnement hydro-sédimentaire de la lagune de la Somone, Petite Côte, Sénégal. Université de Rouen; Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Sénégal
- Samba A, Samb B (1995) Senegalese canoe fishery for sardinella. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, Dakar, Senegal
- Samba O (2011) Nouvelle évaluation des caractéristiques biologiques de *Sardinella aurita* (valenciennes, 1847) et *Sardinella maderensis* (lowe, 1841). Mémoire DEA, Université Cheikh Anata Diop de Dakar (UCAD)
- Santos AMP, de Fátima Borges M, Groom S (2001) Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *ICES J Mar Sci* 58:589–596.
- Sarré A, Krakstad J-O, Brehmer P, Mbye EM (2018) Spatial distribution of main clupeid species in relation to acoustic assessment surveys in the continental shelves of Senegal and The Gambia. *Aquat Living Resour* 31:9.
- Savenije HH, Pagès J (1992) Hypersalinity: a dramatic change in the hydrology of Sahelian estuaries. *J Hydrol* 135:157–174.
- Scheffers WJ, Conand F (1976) A study on *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich). 3rd note: the biology of the ethmalosa in the Gambia waters. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, O.R.S.T.O.M
- Scheffers WJ, Correa JB, Diagne O (1971) Survey and development of pelagic fish resources. Investigations on the biology and fisheries of Bonga (*Ethmalosa fimbriata* Bowdich) in the Senegambia, during May 1971-Report 10/71. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, Dakar
- Shen SG, Thompson AR, Correa J, Fietzek P, Ayón P, Checkley DM (2017) Spatial patterns of Anchoveta (*Engraulis ringens*) eggs and larvae in relation to pCO₂ in the Peruvian upwelling system. *Proc R Soc Ser B Biol Sci* 284:20170509.

- Shiganova TA (1998) Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fish Oceanogr* 7:305–310.
- Simier M, Blanc L, Aliaume C, Diouf PS, Albaret J-J (2004) Spatial and temporal structure of fish assemblages in an “inverse estuary”, the Sine Saloum system (Senegal). *Estuar Coast Shelf Sci* 59:69–86.
- Sinclair M (1988) *Marine populations: An essay on population regulation and speciation*. University of Washington Press, Seattle
- Sloterdijk H, Brehmer P, Sadio O, Müller H, Döring J, Ekau W (2017) Composition and structure of the larval fish community related to environmental parameters in a tropical estuary impacted by climate change. *Estuar Coast Shelf Sci* 197:10–26.
- Smith CL (1997) *National Audubon Society field guide to tropical marine fishes of the Caribbean, the Gulf of Mexico, Florida, the Bahamas, and Bermuda*, Chanticleer Press. Alfred A. Knopf, New York
- Smith PJ (1994) *Genetic diversity of marine fisheries resources: possible impacts of fishing*. FAO, Rome
- Sokal RR, Rohlf FJ (1969) *The principles and practice of statistics in biological research*. WH Freeman and company San Francisco, New York, USA
- Sow B (2014) *Etat moyen et variabilité saisonnière de l’upwelling Sénégal-mauritanien: approche modélisation*. Thèse de doctorat, Université Cheikh Anata Diop de Dakar
- Sow FN, Thiaw M, Mbaye A (2016) *Appui à la mise en place des plans de gestion des petits pélagiques au Sénégal*. Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye, Dakar, Senegal
- Stiassny ML, Teugels GG, Hopkins CD (2007) The fresh and brackish water fishes of Lower Guinea, West-Central Africa. In: Mugilidae, M.L.J. Stiassny, G.G. Teugels and C.D. Hopkins. IRD Editions, Paris (France), Tervuren, pp 450–471
- Stilwell J (2008) *Sustainable development and the governance of fisheries frequented by heterogeneous user groups: a political economy perspective on the case of European Union participation in the Senegalese marine fishery*. Paris: Université de Versailles St-Quentin-en-Yvelines
- Suda Y, Machii T, Orrego H (1995) Some fishery and biological aspects of jack mackerels, genus *Trachurus* (Carangidae). *Sci Mar* 59:571–580.
- Swartzman G, Bertrand A, Gutiérrez M, Bertrand S, Vasquez L (2008) The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. *Prog Oceanogr* 79:228–237.
- Sylla M, Brochier T, Pecquerie L, Ndiaye O, Richaume M, Brehmer P (2016) Senegalese *Sardinella aurita* from 1995 to 2011: review of size spectra, sex ratio, gonadal somatic and condition indexes from small scale main national landing sites. In: International Conference ICAWA 2016: Extended Book of Abstract: The AWA Project: Ecosystem Approach to the Management of Fisheries and the Marine Environment in West African Waters. SRFC/CSRP; IRD, Dakar, Senegal, pp 51–51
- Takasuka A, Aoki I (2006) Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters. *Fish Oceanogr* 15:139–149.

- Taylor TG, Prochaska FJ (1985) Fishing power functions in aggregate bioeconomic models. *Mar Resour Econ* 2:87–107.
- Ter Hofstede R, Dickey-Collas M, Mantingh IT, Wague A (2007) The link between migration, the reproductive cycle and condition of *Sardinella aurita* off Mauritania, north-west Africa. *J Fish Biol* 71:1293–1302.
- Thiam E-HI, Singh VP (2002) Space-time-frequency analysis of rainfall, runoff and temperature in the Casamance River basin, southern Senegal, West Africa. *Water SA* 28:259–270.
- Thiao D (2009) Un système d'indicateurs de durabilité des pêcheries côtières comme outil de gestion intégrée des ressources halieutiques sénégalaises. Ph.D. Thesis, Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines
- Thiao D (2012) Bioécologie et exploitation des petits pélagiques au Sénégal. Sub-Regional Fisheries Commission, Dakar
- Thiao D, Sow FN, Thiam N, Fall M, Thiam M (2016) Statistiques de la pêche maritime sénégalaise en 2015 : Pêche artisanale, Pêche thonière et Pêche chalutière. Institut Sénégalais Recherches Agricoles (ISRA), Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT), Sénégal
- Thiao D, Mbaye A, Dème M, Diadhiou HD (2017) Focusing on monofilament nets while overlooking the priorities of artisanal fisheries governance in Senegal. *Afr J Mar Sci* 39:339–348.
- Thiaw M, Auger P-A, Sow FN, Brochier T, FAYE S, Diankha O, Brehmer P (2017) Effect of environmental conditions on the seasonal and inter-annual variability of small pelagic fish abundance off North-West Africa: the case of both Senegalese sardinella. *Fish Oceanogr* 26:583–601. doi: 10.1111/fog.12218
- Thomas AC, Brickley P (2006) Satellite measurements of chlorophyll distribution during spring 2005 in the California Current. *Geophys Res Lett* 33:L22S05. doi: 10.1029/2006GL026588
- Thomson JM (1997) The Mugilidae of the world. *Mem Qld Mus* 41:457–562.
- Thuoc P, Szyplula J (1973) Biological characteristics of gilt sardine, *Sardinella aurita* Cuv. et Val. 1847, from northwest African coast. *Acta Ichthyol Piscat* 3:19–37.
- Tiedemann M (2017) Larval fish dynamics in coastal and oceanic habitats in the Canary Current Large Marine Ecosystem (12–23° N). Thèse de doctorat, University Hamburg
- Tiedemann M, Brehmer P (2017) Larval fish assemblages across an upwelling front: Indication for active and passive retention. *Estuar Coast Shelf Sci* 187:118–133.
- Tiedemann M, Fock HO, Brehmer P, Döring J, Möllmann C (2017) Does upwelling intensity determine larval fish habitats in upwelling ecosystems? The case of Senegal and Mauritania. *Fish Oceanogr* 26:655–667.
- Tsangridis A, Filippousis N (1991) Use of length-frequency data in the estimation of growth parameters of three Mediterranean fish species: bogue (*Boops boops* L.), picarel (*Spicara smaris* L.) and horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.). *Fish Res* 12:283–297.

- Tsikliras AC (2004) Biology and population dynamics of round sardinella (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847) in Kavala Gulf (Northern Aegean Sea, Greece). Ph.D. Thesis, Aristotle University of Thessaloniki
- Tsikliras AC, Antonopoulou E (2006) Reproductive biology of round sardinella (*Sardinella aurita*) in north-eastern Mediterranean. *Sci Mar* 70:281–290.
- Tsikliras AC, Koutrakis ET, Stergiou KI (2005) Age and growth of round sardinella (*Sardinella aurita*) in the northeastern Mediterranean. *Sci Mar* 69:231–240.
- Velasco EM, Del Arbol J, Baro J, Sobrino I (2011) Age and growth of the Spanish chub mackerel *Scomber colias* off southern Spain: a comparison between samples from the NE Atlantic and the SW Mediterranean. *Rev Biol Mar Oceanogr* 46:27–34.
- Vidy G (2000) Estuarine and mangrove systems and the nursery concept: which is which? The case of the Sine Saloum system (Senegal). *Wetl Ecol Manag* 8:37–51.
- von Bertalanffy L (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Hum Biol* 10:181–213.
- Wague A, Mbodj OB (2002) Etude de quelques aspects de la reproduction chez La sardinelle ronde *Sardinella aurita* (valenciennes, 1847) Pechee le long des cotes mauritaniennes. *Bull Sci Inst Mauritanien Rech Océan Pêch* 29:13–18.
- WECAFC WCAF (2014) Status of the stocks of the Western Central Atlantic-FAO statistical area 31. Port of Spain, Trinidad and Tobago, 26-28 March 2014. FAO, Port of Spain, Trinidad and Tobago
- Weise MJ, Costa DP, Kudela RM (2006) Movement and diving behavior of male California sea lion (*Zalophus californianus*) during anomalous oceanographic conditions of 2005 compared to those of 2004. *Geophys Res Lett* 33:S10.
- Weiss R (1974) Feeding behaviour and formation of fish concentrations in the chub mackerel (*Scomber colias*) in the Northwest African fishing grounds. *ICES Doc* 15:17.
- Whitehead PJP (1985) Clupeoid fishes of the world (suborder Clupeioidi). *Synopsis* 125:1–303.
- Wilk SJ (1977) Biological and fisheries data on bluefish. NOAA Northeast Fisheries Science Center, Wood Hole, USA
- Wood S, Wood MS (2017) Package “mgcv.” R Package Version 1–7.
- Wootton RJ (1992) Fish ecology. Chapman & Hall, New York
- Wootton RJ (1998) Ecology of teleost fishes, 2nd edn. Kuwer Academic Publishers, Dordrecht
- Wyatt T, Larrañeta MG (1988) Long term changes in marine fish populations. Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Imprenta Real, Bayona
- Yanes-Roca C, Rhody N, Nystrom M, Main KL (2009) Effects of fatty acid composition and spawning season patterns on egg quality and larval survival in common snook (*Centropomus undecimalis*). *Aquaculture* 287:335–340.

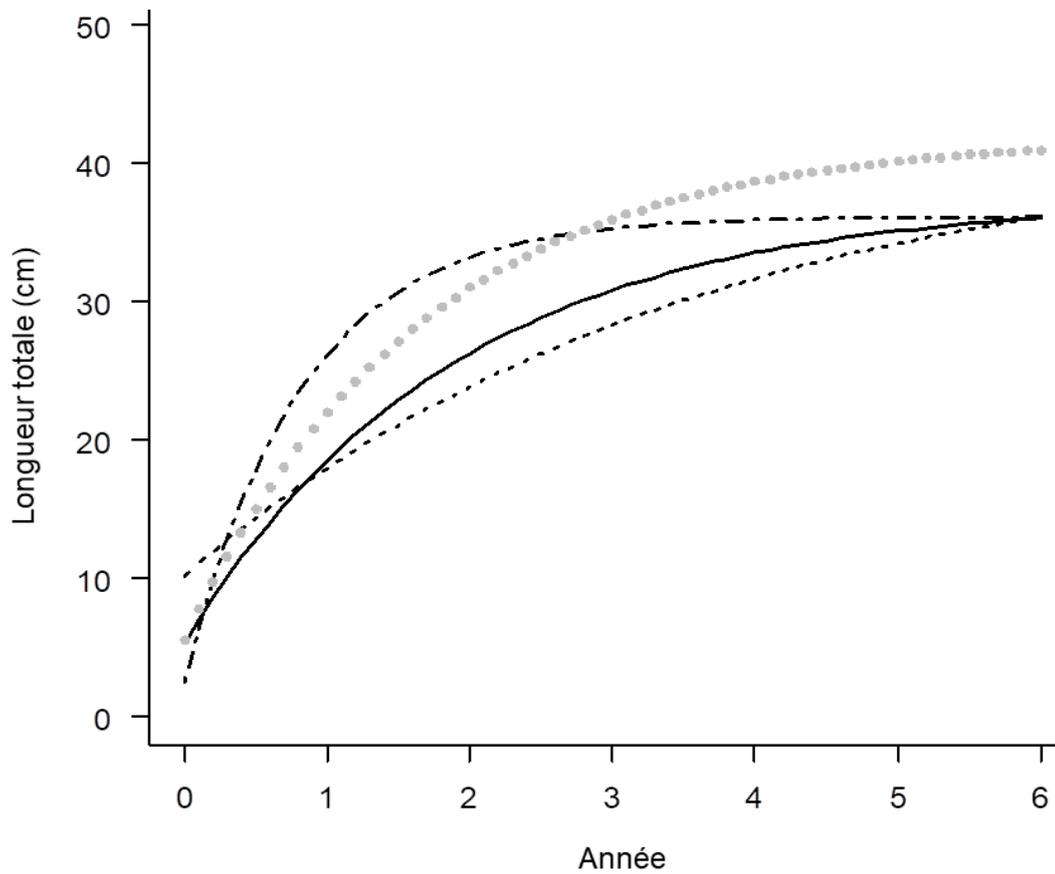
- Zardoya R, Castilho R, Grande C, Favre-Krey L, Caetano S, Marcato S, Krey G, Patarnello T (2004) Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*), in the Mediterranean Sea. *Mol Ecol* 13:1785–1798.
- Zeeberg J, Corten A, Tjoe-Awie P, Coca J, Hamady B (2008) Climate modulates the effects of *Sardinella aurita* fisheries off Northwest Africa. *Fish Res* 89:65–75.
- Zuur AF, Ieno EN, Elphick CS (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods Ecol Evol* 1:3–14.

ANNEXES

Annexe 1 : Résultats supplémentaires sur la biologie de *Sardinella aurita*

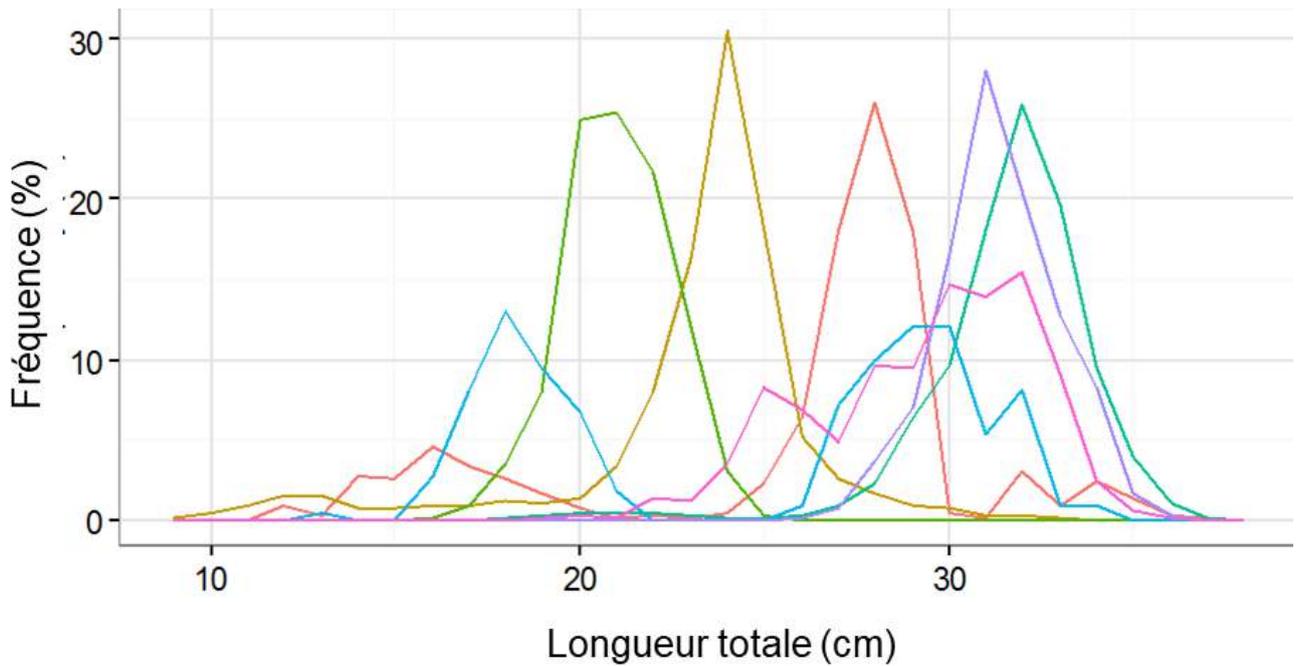
Comparaison de plusieurs courbes de croissance de *Sardinella aurita*

Comparaison de plusieurs courbes de croissance de *Sardinella aurita* obtenues au Sénégal dans différentes études. Étude actuelle (trait plein noir), Krzeptowski (1981) (pointillé), puis Boëly *et al.* (1982) (ligne dotdash), Postel (1955) (cercle plein grisé).

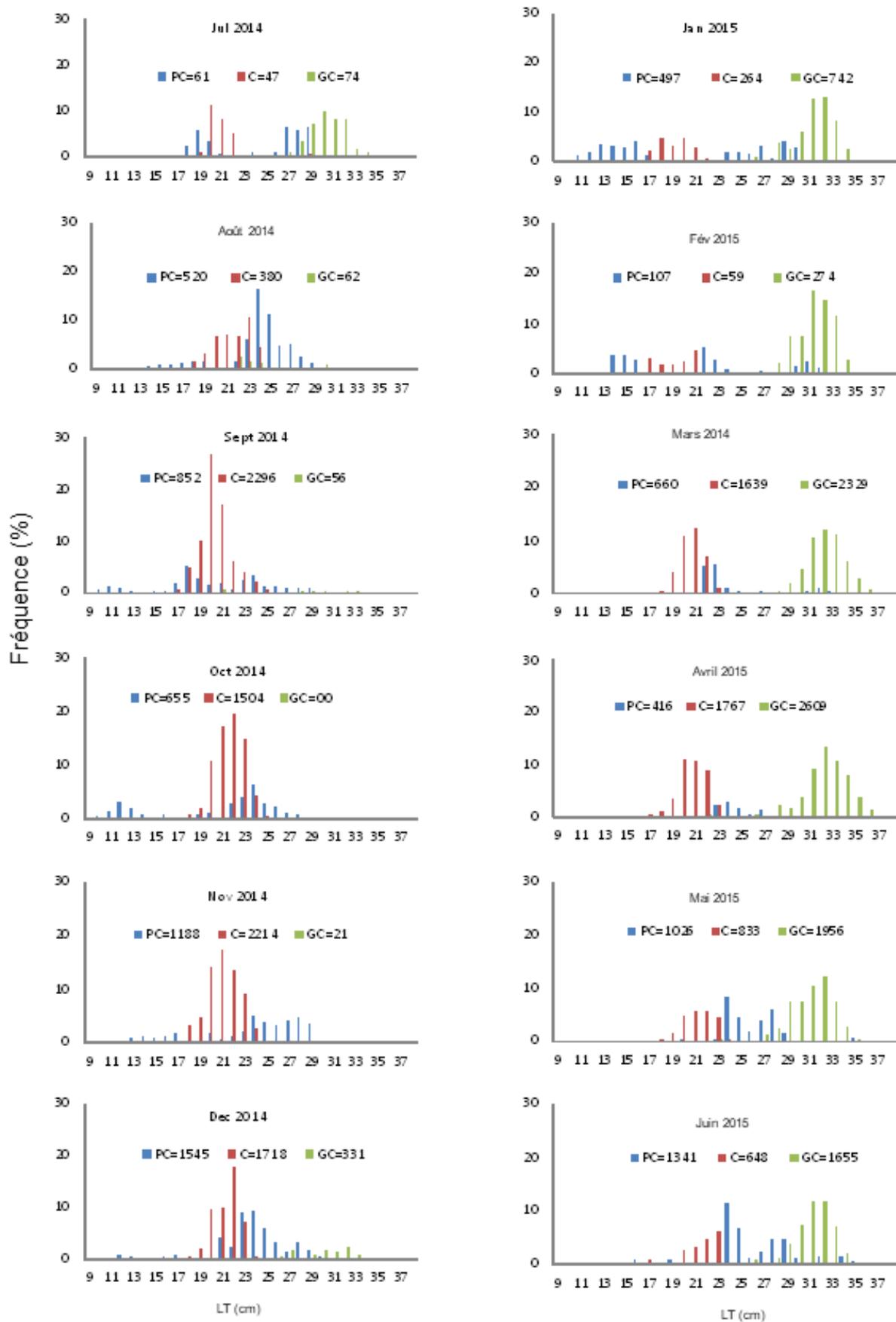


Distribution de fréquences de taille de *Sardinella aurita*

(A) Distribution de fréquences de taille (longueur totale) par sites de débarquement (Ligne rouge (Hann); Bleu (Mbour); Vert (Kayar); Orange (Yoff); Marron (Joal); Violet (Saint-Louis); Verdigris (Kafountine)). (B). Distribution annuelle de la taille mensuelle (longueur totale TL, en cm) des fréquences de la *Sardinella aurita*, réparties dans les trois zones principales: Grande côte «GC», Petite côte «PC» et Casamance «C».



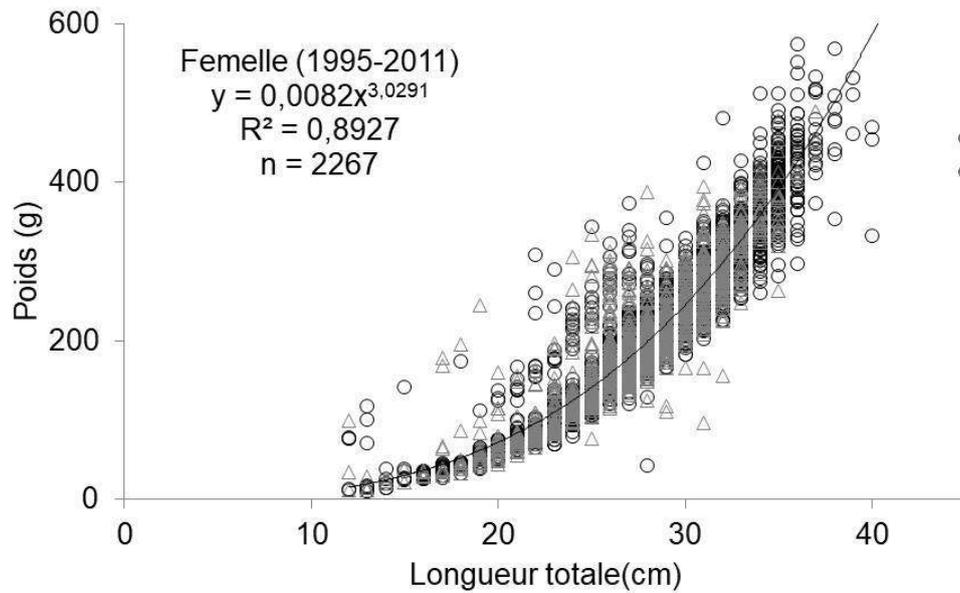
A)



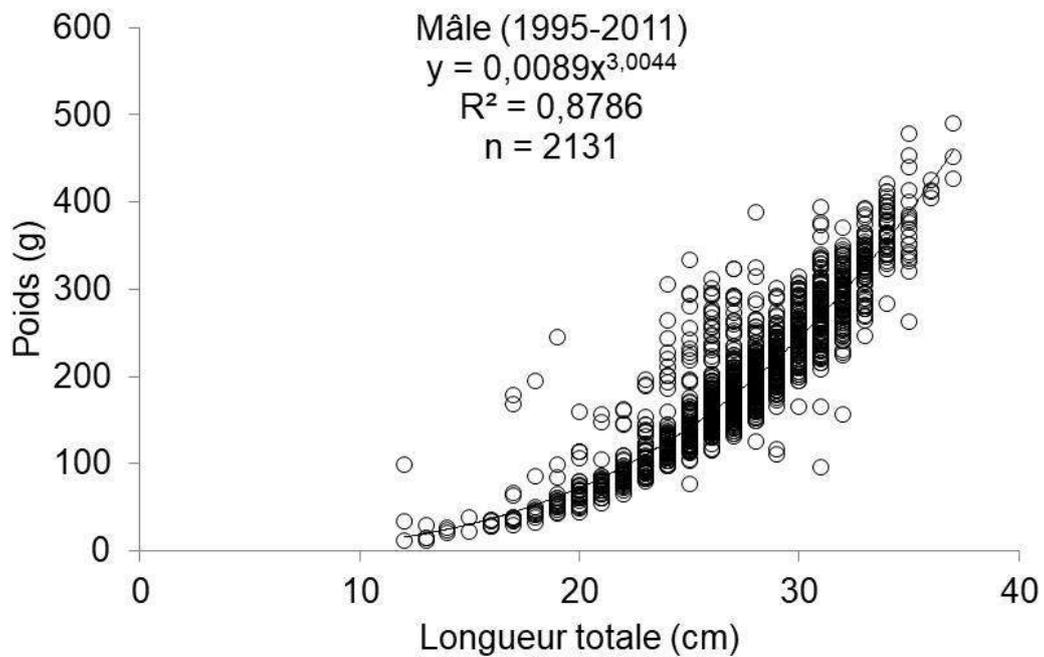
B)

Relations taille-poids de *Sardinella aurita*

Relations taille-poids pour les femelles (A) et mâles (B) de *Sardinella aurita* dans les eaux sénégalaises (données combinées de 1995 à 2011). La ligne noire est le modèle adapté à toutes les mesures.



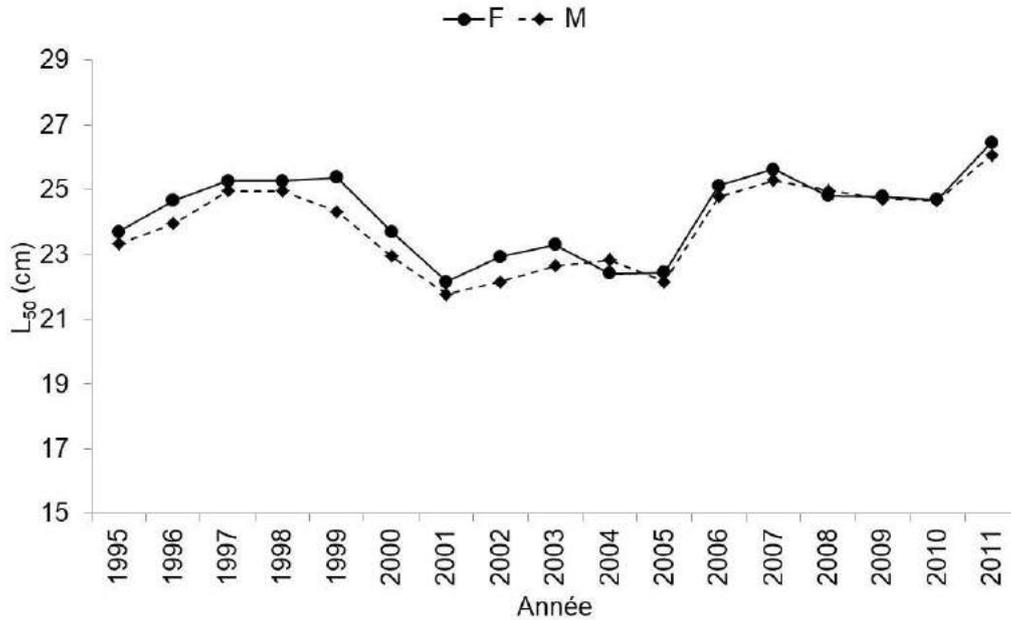
A)



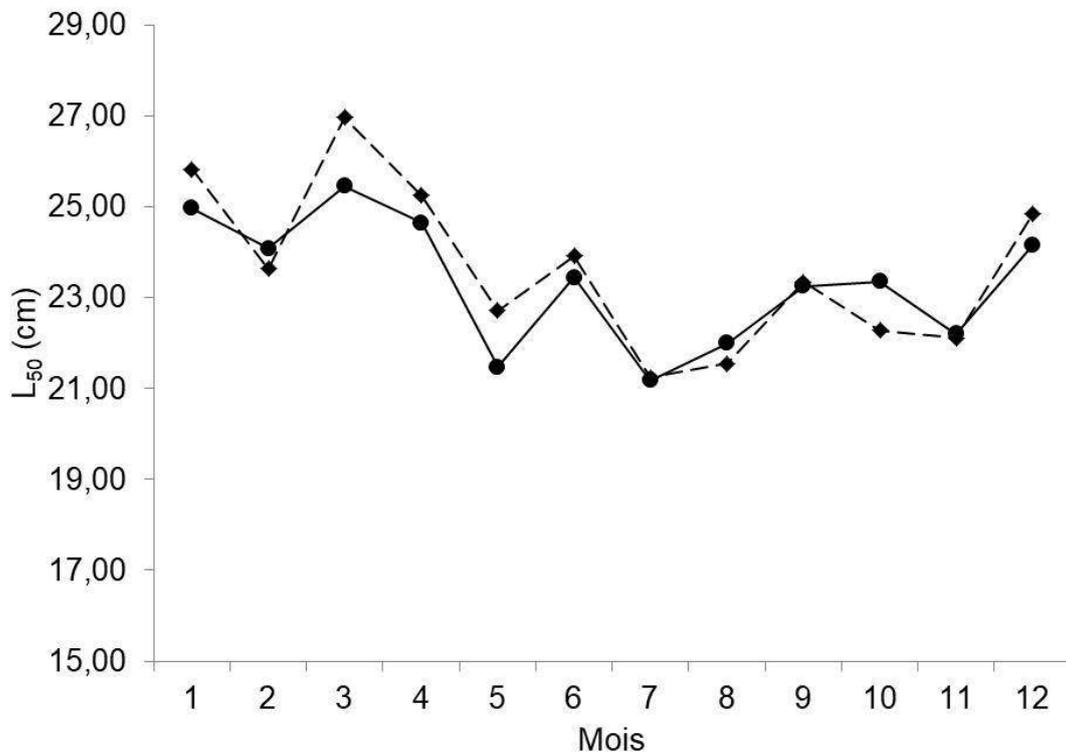
B)

Tailles de première maturité sexuelle pour *Sardinella aurita*

Tailles de première maturité sexuelle (L_{50}) annuelles (A) et saisonnières (B) pour les mâles (triangle avec ligne pointillée) et les femelles (cercle avec trait plein) de *Sardinella aurita* dans les eaux sénégalaises. (données combinées de 1995 à 2011).



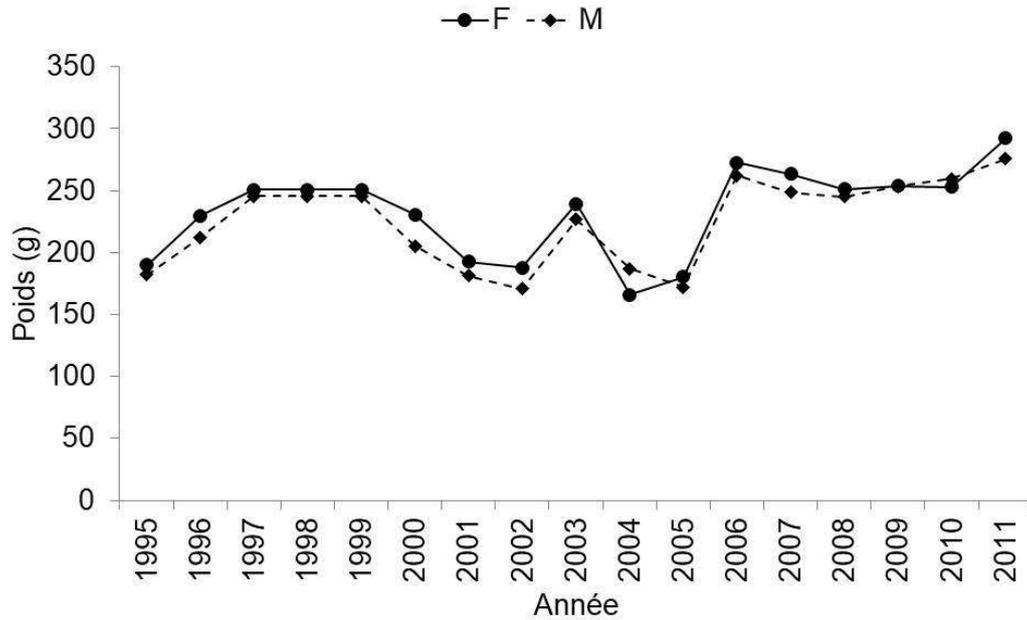
A)



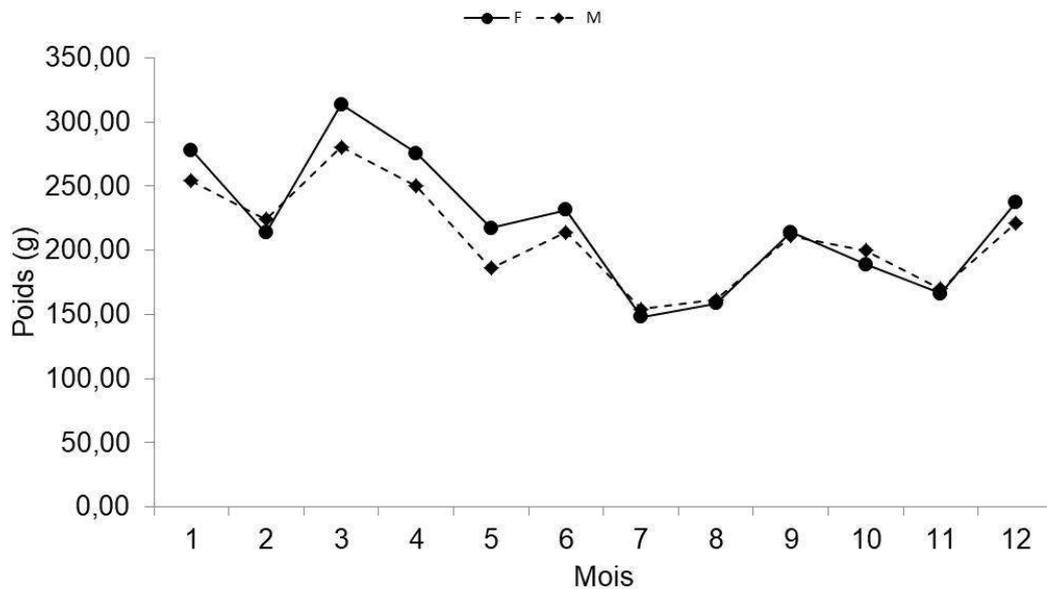
B)

Poids moyens annuels de *Sardinella aurita*

Poids moyens annuels (A) et saisonniers (B) pour les mâles (triangle avec ligne pointillée) et les femelles (cercle avec trait plein) de *Sardinella aurita* dans les eaux sénégalaises (données combinées de 1995 à 2011).



A)



B)

Annexe 2 : Contributions scientifiques sous forme d'articles publiés et / soumis

Regional Studies in Marine Science 24 (2018) 165–173



Contents lists available at ScienceDirect

Regional Studies in Marine Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/rsma



Population dynamics and stock assessment of *Ethmalosa fimbriata* in Senegal call for fishing regulation measures



Bocar Sabaly Baldé^{a,b,c,d,*}, Patrice Brehmer^{b,c}, Fambaye Ngom Sow^b, Werner Ekau^d, Justin Kantoussan^e, Massal Fall^b, Malick Diouf^a

^a Université Cheikh Anta Diop (UCAD), Institut Universitaire de Pêche et d'Aquaculture, UCAD II, BP 45784, Dakar-Fann, Sénégal

^b Institut Sénégalais de Recherche Agricole (ISRA), Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT), BP 2241 Centre PRH, Dakar, Sénégal

^c Institut de Recherche pour le Développement - France (IRD), UMR LEMAR (CNRS, UBO, IRD, Ifremer), BP 1386 Dakar, Sénégal

^d Leibniz Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), GmbH-Fahrenheitstraße 6, 28359 Bremen, Germany

^e Université Gaston Berger (UGB), Unité de Formation et de Recherche des Sciences Agronomiques, de l'Aquaculture et des Technologies Alimentaires (UFR SZATA), Saint-Louis, Sénégal

ARTICLE INFO

Article history:

Received 2 March 2018

Received in revised form 16 August 2018

Accepted 17 August 2018

Available online 28 August 2018

Keywords:

Artisanal fisheries

Data poor fisheries

Fisheries management

Small pelagic

West africa

ABSTRACT

Small pelagic fish occupy a significant component of the food supply in West Africa and are vitally important for the nutritional needs of local people. The bonga shad (*Ethmalosa fimbriata* Bowdich, 1825) is the third most-exploited of the small pelagic species fished from coastal waters of Senegal (after *Sardinella aurita* and *S. maderensis*) and is routinely consumed by Senegalese people. Bonga shad fishing is practised mainly by artisanal fishermen and of great importance to the Senegalese economy and food security in the region. Our study was designed to examine population dynamics of bonga shad to support the development of fishery management options that may improve the livelihoods of artisanal fishermen. The current rate of exploitation ($E = 0.8$) suggests that the bonga shad in Senegal is over-fished. In addition, we describe seasonal variability in recruitment and biomass of bonga shad along the Senegal coast, its downward trend in landings over a 17-y study period, and its decline (18%) in maximum size over a 63-y period. We attribute the declines to an increase in fishing pressure and/or changes in local climate. To reverse the effects of overexploitation of the bonga shad stock, it will be necessary to drastically reduce fishing effort, apply and enforce regulatory restrictions on the capture, sale and processing of juveniles, and prohibit seiners and monofilament nets in the fishery.

© 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

In Northwest Africa (Senegal, Mauritania, and Western Sahara), small pelagic fishes represent the primary marine resource exploited by artisanal fisheries. Landings off this coast vary between 600 000 and 1 400 000 tons y^{-1} (Limam, 2005). In Senegal, small pelagic species are intensively exploited by artisanal fleets and predominate fishery landings (in both volume and value) (Diankha et al., 2017). Despite their low market value, the pelagic fishery plays a major social and economic role in the economy of the region, particularly in Senegal (Ba et al., 2017).

Bonga shad, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825), is an estuary-dependent tropical species, distributed from Mauritania to Angola (Lozano-Rey, 1950; Poll, 1953; Charles-Dominique, 1982; Lévêque et al., 1990) and is the most wide-spread clupeid inhabiting

brackish waters of the West African coastal estuaries (Charles-Dominique, 1982). *Ethmalosa fimbriata* can live in a wide and varying range of salinity between 5 and 90 ppt (Charles-Dominique and Albaret, 2003; Abowei, 2009). Although, the individuals of this species spend most of their life in estuaries and spawn in the open sea near the coast (Charles-Dominique, 1982). Bainbridge (1963) observed that the species distribution of *E. fimbriata* shows two main areas of concentration, one from the mouth of the Senegal River to the coast of Sierra Leone, and the other along the coast of Nigeria and Cameroon to the mouth of the Congo River. *Ethmalosa fimbriata* are restricted to shallow waters (<20 m depth). Durand et al. (2013) identified a genetic difference among *E. fimbriata* stocks inhabiting the coasts of Guinea, Mauritania and Senegal. This difference is thought to be due a restriction in gene flow by deep waters of the Cap Timiris Trench (off Mauritania), the Kayar Trench (off Senegal) and the Bijagos region (region between Guinea and Casamance) (Charles-Dominique and Albaret, 2003), which prevent dispersal of fish among the areas (Barry-Gérard, 1990; Gourène et al., 1993).

* Corresponding author at: Institut Sénégalais de Recherche Agricole (ISRA), Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT), BP 2241 Centre PRH, Dakar, Sénégal.

E-mail address: bocarbalde2005@hotmail.com (B.S. Baldé).

<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.003>

2352-4855/© 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

Figures Captions

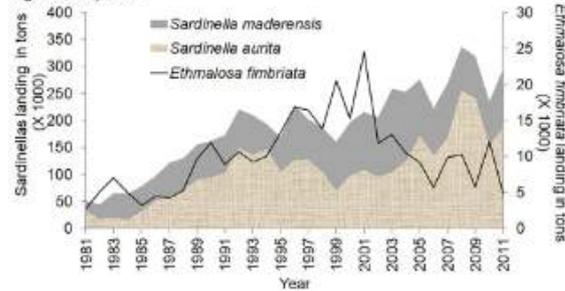


Fig. 1. Landing of sardinella species [*Sardinella aurita* (beige fill), *S. maderensis* (grey fill) and *Ethmalosa fimbriata* (back line)] of the artisanal fishery of Senegal (1981 to 2011). *Ethmalosa fimbriata* is on a separate scale (second y-axis) than the Sardinella species.

Source: Data obtained from the Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT).

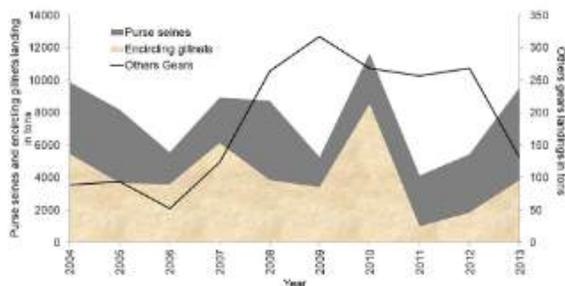


Fig. 2. Annual catch of *Ethmalosa fimbriata* along the southern coast of Senegal (2004 to 2013). Purse seines (grey), encircling gillnets (beige), other gear (black line), including surface gill nets, set gillnets, bottom set gillnets, bottom-drift gillnets, surface-drift gillnets, surrounding gillnets and trammel nets. “Other gear” category follows a separate scale (second y-axis) than the purse seine and encircling gillnets.

Source: (Source: CRODT).

Ethmalosa fimbriata is exploited mainly by artisanal fisheries in Gambia, Senegal and more recently in Mauritania (for fish meal) (Corten et al., 2017). According to the last stock assessment *E. fimbriata* done by Food Agriculture and Organisation [FAO (2016) (covering the 2008–2014 period)], the species is considered to be a single fishery stock and is considered to be fully-exploited in Northwest Africa (Gambia, Mauritania and Senegal). It is the third most-exploited small pelagic fish species in Senegal, after *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis* (Fig. 1), comprising 19 500 tons of landings in 2015 (Thiao et al., 2016). In 1950, *E. fimbriata* catches in Senegal, mostly using “Epervier” cast-net fishing gear, were estimated to be 2500 tons (Postel, 1950). According to Bouso (1994), this fishing gear is used by a single person, wading in shallow water (i.e., without a boat). However, since 1950, an artisanal fleet developed in Senegal that rapidly developed its fishing capacity and technology (Diankha et al., 2017). From 2004 to 2013 (Fig. 2), fishermen along the southern Senegal coast mostly used purse seines (45% of landings) and encircling gillnets (52% of landings). The purse seine is a non-selective type of fishing gear that captures small fish, while the encircling gillnet mostly captures *E. fimbriata* (Bouso, 1994).

For the sector of the coastal economy that processes small pelagic fish, especially *E. fimbriata*, the fishery is an important source of income and employment for coastal people, including women involved in processing and marketing the fish in local Senegal markets. In fact, the *E. fimbriata* fishery generates 24 200

direct and indirect jobs (8 100 fishermen, 6631 processors and 9500 fish sellers) in Senegal (Kébé et al., 2015). In Senegal, *E. fimbriata* provides a large part of the diet of coastal-dwelling Senegalese, who consume between 7 and 25 kg of fish per capita. In fact, the local population consumes 90% of the landings, with value of 17 million Euro (Sub-regional fisheries commission: <http://www.spcsrp.org/fr>, last visited: 16/11/2017). Despite the importance of *E. fimbriata* in providing food security to Senegal, the magnitude and dynamics of *E. fimbriata* exploitation are still mostly unknown.

Several studies on growth and population dynamics of *E. fimbriata* have been documented for the Gulf of Guinea (i.e., off Nigeria) (Moses, 1986; Ama-Abasi et al., 2004; Soyinka, 2013), Ghana (Blay and Eyeson, 1982a, b), off the Ivory Coast (Albaret and Gerlotto, 1976; Gerlotto, 1979, 1976), and in the Canary Current Large Marine Ecosystem. A recent study by Ama-Abasi et al. (2004) indicated that the stock of *E. fimbriata* is overexploited off Nigeria. This overexploitation is blamed on an increased number of artisanal fishermen and on the diversification and modernization of fishing gear, which makes the resource more accessible (Ama-Abasi et al., 2004).

In this study, we determine if changes in landings are related to increases in fishing effort and/or efficiency. To do this, we use biological and landing data for *E. fimbriata*, collected over almost two decades, to estimate: (1) annual growth rates obtained from fishery literature on landings for the West Africa coast and (2) Recruitment, stock size in numbers and fishing mortality of *E. fimbriata* stock. These data were used to describe the *E. fimbriata* fishery in relation to the development and modernization of artisanal fisheries. We hope that our results show the potential benefits of a simple adaptive management policy and underline the importance of taking into account the specific interactions between the artisanal sector and fisheries managers.

2. Materials and methods

2.1. Study area

Our study area was divided into two sections of the south Senegal coast: the Petite Côte (from 14°36'N to 13°36'N) and the Casamance coast (from 13°04'N to 12°20'N). The Petite Côte extends from south of the peninsula of Cap Vert (Dakar) to the Saloum Delta, located at the Senegal and Gambia border. The Petite Côte includes a 130-km-long by 10-km-wide continental shelf (Fig. 3). It is Senegal's primary artisanal fishing region in biomass landing and the main tourist region (Ackermann et al., 2006). Most *E. fimbriata* catches are landed at Joal, located at the mouth of the Saloum estuary along the southern end of the Petite Côte.

The Casamance River, located between the borders of Gambia and Guinea Bissau, drains more than 1000 km². The Casamance estuary, a vast ria type estuary, consists of an extensive network of tidal creeks, particularly at its downstream (coastal) end and its tidal prism extends 220 km upstream to Diana Malaria (Sakho, 2011). The river receives freshwater input only during the rainy season, which lasts four months from June to October (Simier et al., 2004). The dry season extends from November to June, but air temperatures are hottest from April to June when average temperatures range between 24 °C and 29 °C (Thiam and Singh, 2002). During this hot dry period, the many small, freshwater tributaries that feed the Casamance River often run dry. A decline in precipitation (beginning in the 1980s) and an increase in water temperature in the Casamance River drainage basin have led to saltwater intrusion inland (Savenije and Pagès, 1992; Thiam and Singh, 2002).

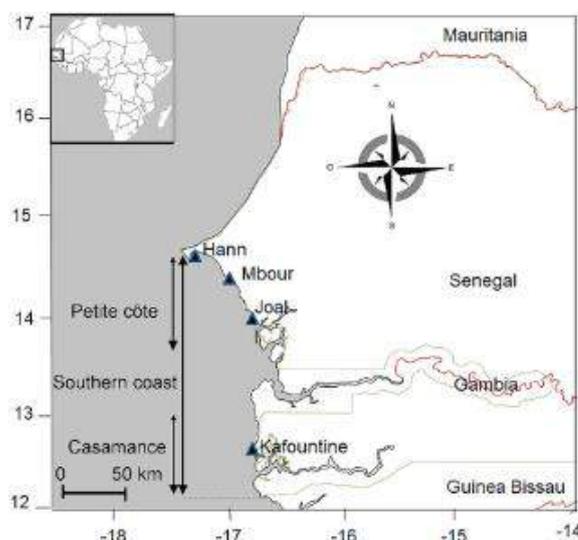


Fig. 3. Locations of the *Ethmalosa fimbriata* fishing grounds in estuaries along the southern coast of Senegal, West Africa, including the Petite côte and Casamance coasts. Triangles mark the main landing ports at which fish were sampled.

2.2. Biological data

In light of genetic differences among *E. fimbriata* stocks (Durand et al., 2013), we monthly sampled landed fish (July 2014 to June 2015) at the four main *E. fimbriata* landing ports along the southern coast of Senegal: Hann, Mbour, Joal and Kafountine (Fig. 3). Total length (TL) to the nearest cm and the body weight (W) to the nearest 0.01 g were measured for each sampled fish at each site (total sample: $n = 28\,500$). Three life-stage categories were distinguished based on TL, as previously defined by Longhurst (1960) and Fagade and Olaniyan (1972): (a) juveniles (< 7 cm TL), (b) young breeders (7–17 cm TL) and (c) adults (> 17 cm TL).

A second data set of monthly landings (1996 to 2013) along the Southern Coast of Senegal, by port, was provided by the Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT) (Fig. 3). These landing data were categorized by type of gillnet used (encircling gillnets).

2.3. Growth parameter estimates and statistical analyses

The von Bertalanffy (1938) growth parameters (K , L_{∞} , and t_0) were estimated from monthly length-frequency data using 'TropFishR' (Tropical Fisheries Analysis with R) package (Mildenberger et al., 2017).

Growth in body length follows the von Bertalanffy (1938) growth equation:

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (1)$$

The age t_L corresponding to L_t is obtained from:

$$t_L = t_0 - \frac{\ln\left(1 - \frac{L_t}{L_{\infty}}\right)}{K} \quad (2)$$

The growth performance index was calculated from the formula given by Pauly and Munro (1984):

$$\theta' = \log_{10}K + 2\log_{10}L_{\infty} \quad (3)$$

This equation can be used to compare growth rates between species and to evaluate growth performance potential under various environmental stresses (Pauly, 1995). The growth index is a species-specific constant related to the shape and the gill surface area of the species (Longhurst and Pauly, 1987).

All growth parameters used were converted to total length (TL) according to the relationship given by Sylla et al. (2016):

$$LF \text{ (cm)} = 1.08264 + 0.08066TL \text{ (cm)} \quad (4)$$

where

$$TL = (LF - 1.08264) / 0.08066 \quad (5)$$

The weight growth equation is obtained by combining the linear growth equation and the height-weight relationship:

$$W_t = W_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)})^3 \quad (6)$$

where W_t is the body weight at age t , W_{∞} is the asymptotic body weight, and $W_{\infty} = aL_{\infty}^b$ with a and b are the parameters of the size-weight relationship. The parameters of the length-weight ratio used are derived from Fréon (1979) in the same area with $a = 0.90$, $b = 3.244$.

The corresponding age at maximum growth rate is:

$$t_{max} = \frac{\ln(3)}{K} + t_0 \quad (7)$$

Statistical analyses were performed using the "stats", "Hmisc" R packages (McDonald, 2009; Harrell Jr, 2017), with a significance level of $\alpha < 0.05$. We used a Chi-square (χ^2) test to compare growth performance indices for *E. fimbriata* caught along the southern coast of Senegal and other countries in the region. Correlations of recruitment, catches, biomass over the years were tested using the Pearson test.

2.4. Virtual population analysis

We used the virtual population analysis cohort modelling technique, based on landing data by size class, to estimate *E. fimbriata* recruitment. This approach is widely used in fisheries science (Pope, 1972; Jones, 1984; Lassen and Medley, 2001). Two data sets were combined for our VPA. The first data set comprised the total landings of *E. fimbriata* by the artisanal fishery over the 1996–2013 period, collected from the four main, southern Senegal landing ports: Hann, Mbour, Joal and Kafountine (Fig. 3). These data set were extracted from a CRODT database. The number of trips, by gear type (encircling gillnets), was recorded on a daily basis, whereas landing data were collected randomly about five days per week. After aggregating the data by port, gear type and period (fortnightly intervals), total landings per port were estimated by multiplying the mean number of fish landed for the sampled trips by the total number of fishing trips made (Thiao, 2009; Chaboud et al., 2015). The landings were then summed, by month, for each landing port (Chaboud et al., 2015; Thiao et al., 2016). A second data set, which was used only for our VPA modelling, consisted of the monthly size distributions of *E. fimbriata* landed, by port, within a 12-month period from July 2014 to June 2015. Weight (W) and TL were measured for 28 500 randomly sampled fish (provided by fishermen), i.e., the total sample for all sites. To estimate recruitment using VPA modelling, the number of individuals per size class was first categorized into size frequency distributions. We then assumed that all monthly landings, by port, were distributed according to this average size frequency. Therefore, fish with missing size data for any given month and landing port could then be assigned the average value for fish sampled for that month and port. Then we used an age-length key to convert size class data into seasonal age groups by applying the growth equation of von Bertalanffy (1938) using growth parameters we obtained for *E. fimbriata*.

(see below). Seasonal time steps [winter (January–March), spring (April–June), summer (July–September) and autumn (October–December)] were chosen to evaluate growth characteristics of *E. fimbriata*, by assuming a fast growth and short life cycle (Charles-Dominique, 1982). Seasonal and inter-annual mortality sums were also computed. Calculations were computed using MS-Excel, and alternatively used three basic equations: Catch equation

$$C_{t,i} = \frac{F_{t,i}}{F_{t,i} + M} \times N_{t,i} \times (1 - e^{-(F_{t,i} + M)}) \quad (8)$$

Survival equation

$$N_{t+1,i+1} = N_{t,i} \times e^{-(r_{t,i} + M)} \quad (9)$$

Pope approximation of the survival equation (Pope, 1972)

$$N_{t,i} = N_{t+1,i+1} \times e^{-M_{t,i}} + C_{t,i} \times e^{-\frac{M_{t,i}}{2}} \quad (10)$$

where i denotes the month, t the age group, C the total catch (in number), F the fishing mortality, M the natural mortality, and N the number of individuals.

2.5. Simulation model

The body weight W_{opt} where unexploited cohort biomass reaches a maximum is given by Holt (1958) as

$$W_{opt} = W_{\infty} \left(\frac{K}{K + \frac{M}{3}} \right) \quad (11)$$

where M is the average rate of natural mortality. The method (McQuinn et al., 1990) to approximate the value of natural mortality (M) to 0.4/quarter to account for the behaviour of *E. fimbriata*.

The length L_{opt} corresponding to W_{opt} is given by Beverton (1992) as

$$L_{opt} = L_{\infty} \frac{3}{3 + \frac{M}{K}} \quad (12)$$

The age at the peak of unexploited cohort biomass t_{opt} is given by replacing L_t in Eq. (2) with L_{opt} .

$$t_{opt} = \frac{\ln \left(\frac{3+M}{M} \right)}{K} + t_0 \quad (13)$$

Solving for L_c gives the length at first capture $L_{c,opt}$ that results in the mean length of L_{opt} in the catch and in the exploited part of the population. Starting fishing at this length results in a mean length of L_{opt} for the catch and the exploits part of the population (Froese et al., 2016).

$$L_{c,opt} = L_{\infty} \frac{2 + 3F/M}{(1 + F/M)(3 + M/K)} \quad (14)$$

The age $t_{c,opt}$ corresponding to $L_{c,opt}$ is obtained by inserting Eq. (14) into Eq. (2):

$$t_{c,opt} = \frac{\ln \left(\frac{(Z)(3K+M)}{M(Z+K)} \right)}{K} + t_0 \quad (15)$$

Eq. (14) and Eq. (15) are new and can be used to allow fish to grow and reproduce, by adjusting the size at first capture such that the mean length where the biomass of an unexploited cohort would be maximum (L_{opt}).

Total mortality (Z) can be measured by age or average length in the exploited population, which be the same as in catches if fishing is not selective (Gulland, 1969). It is thus possible to use a method derived from Beverton and Holt (1957):

$$Z = \frac{K(L_{\infty} - L_{mean})}{L_{mean} - L_c} \quad (16)$$

L_c the first size fully recruited, and L_{mean} the mean size of all fish in the sample equal to or greater than L_c . The method can be applied when there is little data available because it is based on a representative estimate of the average size rather than the detailed size composition. It is based on the hypothesis of “sharp” selectivity (full vulnerability of fish above L_c). The exploitation rate (E) was estimated using the formula

$$E = \frac{F}{Z} \quad (17)$$

From the basic equations presented above, an index of yield per recruit expressed as a function of the length at first capture L_c is given by Beverton and Holt (1966) as

$$Y'/R = \frac{F/M}{1 + F/M} (1 - L_c/L_{\infty})^{M/K} \left(1 - \frac{3(1 - L_c/L_{\infty})}{1 + \frac{1}{M/K(1+F/M)}} \right) + \frac{3(1 - L_c/L_{\infty})}{1 + \frac{2}{M/K(1+F/M)}} - \frac{(1 - L_c/L_{\infty})^3}{1 + \frac{3}{M/K(1+F/M)}} \quad (18)$$

The theoretical maximum yield per recruit can be obtained with infinite fishing mortality at $L_c = L_{\infty}$ (Froese et al., 2016). It was named potential yield Y'_{pot}/R (Holt, 1958):

$$Y'_{pot}/R = \max \frac{Y'}{R} = \left(\frac{M/K}{3 + M/K} \right)^{M/K} \left(\frac{3}{3 + M/K} \right)^3 \quad (19)$$

Yield per recruit (Y/R) curves were calculated using the Beverton–Holt yield per recruit model (Beverton and Holt, 1957):

$$Y/R = Fe^{[-M(t_c - t_r)]} W_{\infty} \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{F + M + nK} \quad (20)$$

Lastly biomass-per recruit (B/R) curves was calculated using the following equation derived by Beverton and Holt (1957):

$$B/R = e^{[-M(t_c - t_r)]} W_{\infty} \sum_{n=0}^3 \frac{U_n e^{-nK(t_c - t_0)}}{Z + nK} \quad (21)$$

We have calculated Y/R and B/R for a range of F -values, which produced a Y/R and B/R curve as a function of F (Pitcher, 1999; Eskandari et al., 2013).

3. Results

3.1. Growth parameters

Based on the length–frequency relationships determined from July 2014 to June 2015, L_{∞} , K and ϕ' were estimated to be 38.1 cm, 0.3 year⁻¹ and 2.6, respectively (see Table 1). *E. fimbriata* grows rapidly during its first year and then its growth rate declines gradually with age (Fig. 4). Its maximum growth rate (t_{max}) was calculated to occur at 1.9 years of age.

3.2. Recruitment, biomass and fishing mortality

Recruitment varies seasonally and annually, but there was a downward trend in the rate of recruitment during our 18-y study period (1996–2013) (Fig. 5). The recruitment curve showed three major peaks in recruitment (August 1999 at 3E+09, August 2003 at 3E+09 and December 2007 at 2E+09), with a significant decline in recruitment over the 17-y study period (Pearson: $r^2 = -0.4907$, $p < 0.001$). We also observed a downward trend in monthly catch (Pearson: $r^2 = -0.1582$, $p < 0.001$). Although there was an increase in number of fish caught from January 1997 (4 million) to April 2000 (5 million), there was a significant decline in catch in the following years (i.e., 1 million by April 2013). Recruitment of *E. fimbriata* peaked in spring (26% of all recruits), while catch (Fig. 5)

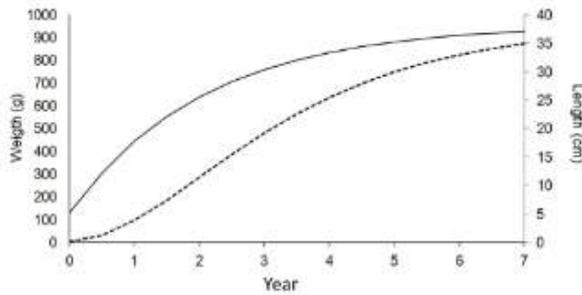


Fig. 4. von Bertalanffy growth (solid lines) and weight (dashed line) curves for *Ethmalosa fimbriata* along the southern coast of Senegal, West Africa, including the Petite côte and Casamance coasts.

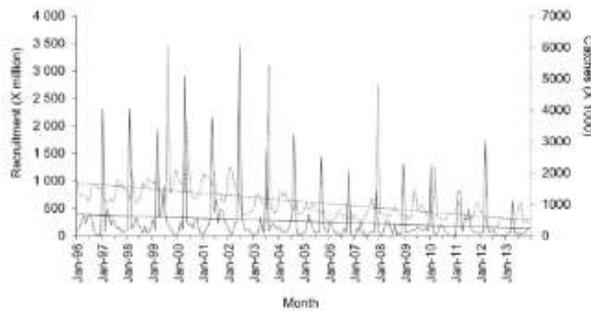


Fig. 5. Linear trends of quarterly recruitment (dashed line) and catches (solid line) of *Ethmalosa fimbriata* caught from 1996 to 2013 in estuaries along the south coast of Senegal.

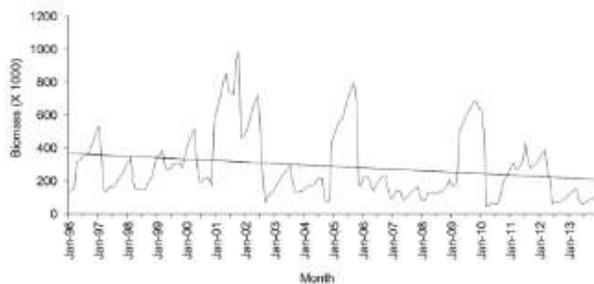


Fig. 6. Fluctuations in the biomass of *Ethmalosa fimbriata* over the 1996–2013 period caught in estuaries along the southern coast of Senegal (solid line depicts the linear trend).

off the southern coast of Senegal was highest in summer (33% of *E. fimbriata* total catch), which explains the importance of the *E. fimbriata* fishery to the local economy.

The biomass regression curve peaked each spring (26% of total biomass), but showed a significant decline (Pearson: $r^2 = -0.2215$, $p < 0.001$) over the study period (Fig. 6). Quarterly (seasonal) estimates of biomass, by age group, revealed that summer peaks were mostly composed of juveniles.

Quarterly estimates of average fishing mortality varied seasonally and annually. Fishing mortality also varied annually (ANOVA: $F = 3.223$, $p = 0.0257$) (Fig. 7), but no significant difference was found among seasons (Fig. 8). The seasonal pattern of fishing pressure on *E. fimbriata* was relatively similar among seasons (i.e., the same profile among age classes), but fishing pressure differed in intensity throughout the year and was highest in summer (Fig. 8). Mortality due to fishing was highest for the largest four size

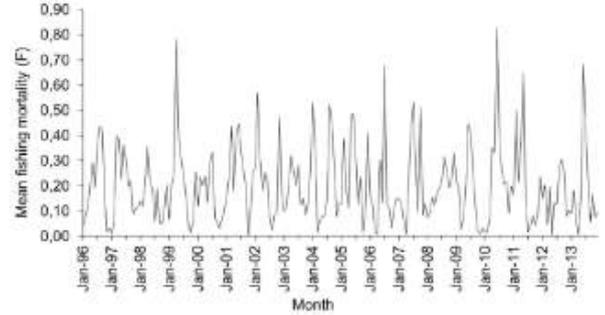


Fig. 7. Monthly mean fishing mortality of *Ethmalosa fimbriata* (1996 to 2013) along the southern coast of Senegal, based on estimates obtained with a virtual population analysis model.

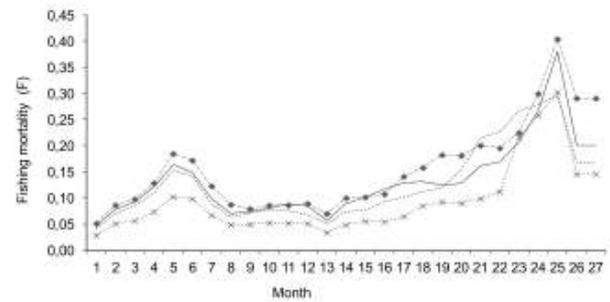


Fig. 8. Mortality of *Ethmalosa fimbriata* due to fishing pressure (from cohort analysis), by age (in months), over four seasons [January–March (solid line), April–June (dashed line with square), July–September (dotted line) and October–December (dashed line with X)]. Data averaged over a 17-year period (1996 to 2013) for fish caught off the southern coast of Senegal.

classes (adults; 22–25 cm TL) and was lowest for the smallest size class. The fishing-induced mortality rate increased progressively throughout the lifespan of individuals within a cohort, and reached a maximum for older *E. fimbriata* that were most abundant in summer.

3.3. Annual exploitation of *Ethmalosa fimbriata*

The biomass of unexploited cohorts of *E. fimbriata* was highest (L_{opt}) at 30 cm TL at 2.8 years (t_{opt}) of age (Fig. 9). Optimal length at first capture ($L_{c,opt}$) was 33.1 cm TL. Based on a full recruitment of fish ≥ 26 cm TL, the mortality estimate for samples was $Z = 1.8$ with $F = 1.4 \text{ year}^{-1}$ and $M = 0.4$. Using a Powell–Wetherall plot, Z/K was estimated to be 3.9. The yield contour predicts the response of the yield-per-recruit to changes in L_c and rate of exploitation E ; $L_c/L_\infty = 0.7$ and so represents varying scenarios equivalent to changes in mesh size. For *E. fimbriata* caught in Senegal waters, the current rate of exploitation (E) was 0.8, the index of yield per recruit (Y/R) was estimated to be 0.32, and the theoretical maximum yield per recruit (Y'_{pot}/R) was estimated as 0.13.

Responses of Y/R and B/R to various values of F and t_c are given in Fig. 10. Y/R reached its maximum value after two to three years (t_c) when M was 0.4. For B/R , the line of unexploited biomass occurred at approximately the same time as age of entry (1.5 years). B/R decreased rapidly as F increased. Maximum B/R occurred at $t_c < 2$ years.

Table 1
Descriptive variables for *Ethmalosa fimbriata* specimens collected along the southern coast of Senegal from July 2014 to June 2015 (n = 28 500).

Variable	Symbol	Estimated value
Asymptotic length	L_{∞}	38.1 cm
Asymptotic weight	W_{∞}	956 g
Coefficient of growth rate	K	0.3 y^{-1}
Time "t" when the fish length is zero	t_0	-0.6
Variation of performance index	ψ^1	2.6
Constant	a	0.012
Allometric coefficient	b	3.098
Natural mortality	M	0.4
Fishing mortality	F	1.4
Total mortality	Z	1.8
Length at first capture	L_c	26 cm
Mean catch length for exploited population	L_{mean}	32.4 cm
Mean age at first maturity	t_m	0.9 y
Species longevity	t_{max}	1.9 y
Unexploited cohort biomass reaches a maximum	W_{opt}	447.3 g
Length corresponding to W_{opt}	L_{opt}	30 cm
Age at the peak of unexploited cohort biomass	t_{opt}	2.8 y
Mean catch length of L_{opt} in exploited population	$L_{c,\text{opt}}$	33.1 cm
Time corresponding to $L_{c,\text{opt}}$	$t_{c,\text{opt}}$	2.3 y

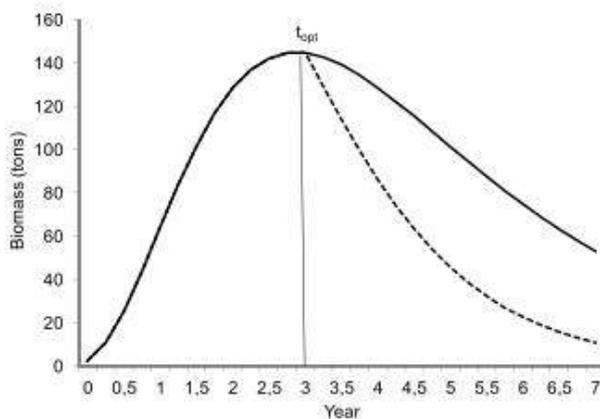


Fig. 9. Development of unexploited biomass (dotted line) and exploited biomass (solid line) of *Ethmalosa fimbriata*. t_{opt} = age at the peak of unexploited cohort biomass.

4. Discussion

4.1. Growth parameters

We found that for the 1999–2013 period, the maximum TL of *E. fimbriata* caught along the southern coast of Senegal was 39 cm and its maximum weight was 956 g. In contrast, in 1950 the species' maximum TL in the Saloum estuary was 47 cm, with a maximum weight of 1150 g (Postel, 1950). However, the Postel (1950) study only comprised fish from one estuary; the TL may not represent the entire region.

Environmental conditions, such as salinity and poor water quality, influence the growth of *E. fimbriata* (Postel, 1950; Kalish, 1989; Panfili et al., 2004; Labonne et al., 2009). In our study, we found that *E. fimbriata* reached 18 cm TL its first year. Scheffers and Conand (1976) noted that along the Petite Côte of Senegal with the Gambia coast, *E. fimbriata* reached 20 cm TL at about 2 years old, while Faye et al. (2014a) measured a size of 16 cm TL after its first year of growth. Growth rate of young fish is lower in hypersaline (downstream) conditions, suggesting that high salinities are relatively unfavourable for growth (Labonne et al., 2009). In fact, if we examine the growth of *E. fimbriata* in other areas (Table 2) (e.g., along Ivory Coast), size at year one was estimated

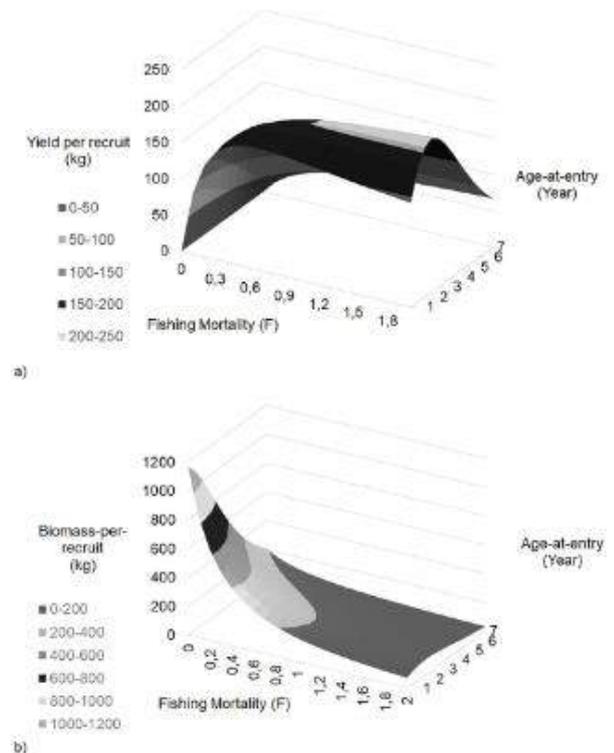


Fig. 10. Isopleth diagrams of yield-per-recruit for *Ethmalosa fimbriata* (2014–2015). (a) fishing mortality (F), (b) age-at entry into fishery along the southern coast of Senegal and (c) biomass-per-recruit (n = 28 500).

to be 15 cm TL (Gerlotto, 1976). In the polluted Ebrie Lagoon and in the hypersaline part of the Saloum estuary, *E. fimbriata* exhibits a reduced growth rate and reaches a smaller TL at sexual maturity than it does in nearby, unpolluted and typical saline waters (Guyonnet et al., 2003; Panfili et al., 2006, 2004). *E. fimbriata* inhabiting oligohaline and mesohaline waters rarely exceed 20 cm TL (Charles-Dominique, 1982). Döring et al. (2017) showed that *E. fimbriata* adults breed in Saloum estuary (on the Petite Côte).

The growth performance index (ψ^1), which corresponds to estimated growth parameters in our present study, was 2.6, which

Table 2

Growth variables for *Ethmalosa fimbriata* collected from various tropical locations in coastal West Africa (Atlantic Ocean). Locations are near several the large marine ecosystems: the Canary Current [south of Senegal (i.e., off Sierra Leone)] and the Guinea Current off Nigeria and Ivory Coast. Data obtained from length-frequency data, except data from Senegal by Panfili et al. (2004), who had examined otoliths. Abbreviations: L_{∞} (L_t value when the growth rate is zero), K (coefficient of growth rate), and ψ' (variation of performance index).

Area	Method	L_{∞}	K	ψ'	References
Ivory Coast	Length frequencies	24.5	0.79	2.68	Gerlotto (1976)
Nigeria	Length frequencies	26.3	0.43	2.47	Moses (1988)
Nigeria	Length frequencies	29.2	0.36	2.49	Essen (1995)
Sierra Leone	Length frequencies	40.8	0.25	2.62	Showers (1995)
Nigeria	Length frequencies	31.2	0.90	2.94	Ama-Abasi et al. (2004)
Senegal	Otolith	27.0	0.48	2.54	Panfili et al. (2004)
Senegal	Length frequencies	31.4	0.47	2.67	Faye et al. (2014a)
Senegal	Length frequencies	38.1	0.31	2.65	Present study

is close to the mean value of ψ' ($\Delta = 0.09$, $X^2 = 0.09$, $df = 7$, $p > 0.05$) previously determined for estuaries in Senegal and elsewhere along the coast of West Africa (Table 2).

4.2. Cohort modelling and fishing mortality

Higher recruitment occurred from February to May (i.e., during the upwelling period). Such recruitment, though very weak, implies that when fish reach a certain size and/or age, they leave brackish estuaries and migrate to the ocean. According to Faye et al. (2014b), spawning of *E. fimbriata* is asynchronous, but is intense during the cold season in the estuary and during the hot season off the coast. Döring et al. (2017) also showed that *E. fimbriata* increase their reproductive investment (to maximize recruitment) at higher temperatures (26–30 °C) and salinities (42–51 ppt), which far exceed typical marine conditions. Thus, although recruitment of the *E. fimbriata* occurs throughout the year, fishery catches are higher 5–6 months after spring recruitment.

Mortality rates, exploitation rates, yield per recruit, and biomass per recruit data indicate that purse seines and encircling gillnets (Bousso, 2000) used along the southern Senegal coast are exerting an intensive fishing pressure on the *E. fimbriata* stock, which confirms a population study by Bousso (2000). This excessive pressure could be linked to the recent development of a small-scale commercial fishery for *E. fimbriata*.

4.3. Diagnosis of the *Ethmalosa fimbriata* fishery

On a Powell–Wetheral plot, if $Z/K < 1$ the population is growth-dominated, if $Z/K > 1$ it is mortality-dominated, and when $Z/K = 1$ mortality balances growth (Etim et al., 1999). In our study of *E. fimbriata* populations along the coast of West Africa, Z/K was 3.9 and E was 0.8, meaning that fishing pressure on *E. fimbriata* is at its (or very close to) maximum intensity. Pauly and Soriano (1986) state that the critical size ratio (L_c/L_{∞}) can be used as a proxy for fishing gear mesh size and that current exploitation rate (E) can be used as a proxy for fishing effort.

Our Y/R data showed that when fishing mortality increased, young individuals (2–3 years old) were the most-caught age class, while our B/R calculations showed that from $F = 0.3$, individuals of all ages were captured, but in smaller quantities. Our calculated index of yield-per-recruit ($Y'/R = 0.32$) relative to the potential index of yield-per-recruit ($Y'_{pot}/R = 0.13$), suggests a high exploitation rate for *E. fimbriata*. One could argue that fishing pressure has little impact on population dynamics of *E. fimbriata* because its mortality (0.4) is already being extremely impacted by natural predators (even when early life-stage mortality is discounted) (Murphy, 1973; Conand, 1977; Wootton, 1991). However, human fishing pressure differs from natural predation, which makes humans more akin to a super predator (Brehmer, 2004).

Stock assessments of *E. fimbriata* in West Africa should take into account the potential that there might be several stocks of *E.*

fimbriata inhabiting estuaries between Mauritania and Senegal. In fact, Gerlotto (1979) hypothesized that several different stocks of *E. fimbriata* occur along Ivory Coast, Senegal and Mauritania, which was later validated by the genetic study of Durand et al. (2013). This means that each independent stock should be subjected to its own assessment to provide a true picture of the condition of fish stocks. A stock assessment carried out by FAO (2016), based on the assumption that only a single stock inhabits the coast of Mauritania, Senegal, and Gambia, found that *E. fimbriata* is a fully-exploited fishery. In contrast, our data suggest that the *E. fimbriata* fishery is overexploited along the southern coast of Senegal.

The recent development of a fish meal industry has intensified fishing pressure on small pelagic fish. We identified six meal factories in the Dakar region and three in Thies (on the Petite Côte of Senegal). Where such factories exist, fishing is more intense (e.g., fishing fleets departure more frequently and night-time fishing is more prevalent (Sub-regional fisheries commission: <http://www.spcsrp.org/fr>, last visited 16/11/2017). In 2015, the landings of *E. fimbriata* was estimated to be 19 500 tons, an 8-fold increase in catch since 1950 (Postel, 1950), while the maximum size of fish declined from 47 cm TL in 1950 (Postel, 1950) to 38.2 cm TL (present study), an 8.8 cm decline in TL over 63 years. The catch profile also changed considerably over this period, with a decline in average size and an increase in the number of juveniles. According to the 2015 Fisheries Law for Senegal, the mesh size for fishing for *E. fimbriata* species is restricted to 40 mm and 60 mm (stretched mesh). We speculate that this mesh size is reasonable for sustaining an *E. fimbriata* fishery when *E. fimbriata* are abundant. However, the 40 mm and 60 mm mesh sizes are not currently accepted or used by fishermen, who argue that the size of fish caught has fallen sharply over the years and that fishing it is not profitable using such large-meshed nets.

We assume that the main change in the *E. fimbriata* fishery between 1950 and 2013 is the significant increase in the fishing intensity (effort and efficiency). However, changes in climate (reduced rainfall and higher temperature) may have increased salinity in the Saloum Delta, which could have played a role in the decline of *E. fimbriata* populations there (i.e., the Saloum Delta became an inverse estuary between 1950 and 2013) (Barousseau et al., 1985; Pagès and Citeau, 1990; Simier et al., 2004). Also, Sloterdijk et al. (2017) found an important nursery area for *E. fimbriata* larvae in the Saloum Delta, while Faye et al. (2014b) and Döring et al. (2017) observed that *E. fimbriata* reached sexual maturity at 20.5 cm (TL) and 21.5 cm (TL), respectively.

Fishery management is needed to help the stock of *E. fimbriata* recover, including plans to: (1) maintain and enforce the current mesh-size regulation (40 mm), (2) force a drastic reduction in the fishing effort to allow the stock of *E. fimbriata* to recover, (3) regulate and enforce the catching, selling and processing of juveniles and (4) exclude seiners (a type of non-selective gear that has high bycatch potential) and monofilament nets, especially in the spawning areas of *E. fimbriata*. Because fishing regulations are

rarely enforced in Senegal, fishery management requires buy-in from artisanal fishermen. This means that fishermen would need to be convinced that management would improve profit and long-term sustainability of the resource. Thus, for any fisheries management plan to work in Senegal, the fisherman themselves would need to enforce regulations developed by national and regional fisheries managers.

Acknowledgements

Data analysis was done inside the AWA project funded by IRD, Germany and the BMBF, Germany (grant 01DG12073E), www.awa.ird.fr (SRFC: Sub Regional Fisheries Commission), the Preface project funded by the European Commission's Seventh Framework Program, Germany (2007–2013) under Grant Agreement number 603521, <https://preface.b.uib.no/> and the DAAD program, UK under Grant Agreement number 57314022. The data for this study were collected through the CRODT (Senegal) fisheries information system from 1996–2013 and the ComFish project from 2014–2015 (funded by USAID, USA).

References

- Abowei, J.F.N., 2009. The morphology, abundance, condition factor and length-weight relationship of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1825) from Nkoro River Niger Delta, Nigeria. *Adv. J. Food Sci. Technol.* 1, 51–56.
- Ackermann, G., Alexandre, F., Andrieu, J., Mering, C., Ollivier, C., 2006. Dynamique des paysages et perspectives de développement durable sur la petite cote et dans le delta du Sine-Saloum (Sénégal). *Vertigo- Rev. Electronique En Sci. Environ.* 7. <http://dx.doi.org/10.4000/vertigo.2206>.
- Albaret, J.-J., Gerlotto, F., 1976. Description de la reproduction et des premiers stades larvaires. In: *Biologie de l'ethmalose, Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), en côte d'Ivoire. Centre de Recherche Océanographique, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp. 113–133.
- Ama-Abasi, D., Holzloehner, S., Enin, U., 2004. The dynamics of the exploited population of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825, Clupeidae) in the Cross River Estuary and adjacent Gulf of Guinea. *Fish. Res.* 68, 225–235. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2003.12.002>.
- Ba, A., Schmidt, J., Dème, M., Lancker, K., Chaboud, C., Cury, P., Thiaw, D., Diouf, M., Brehmer, P., 2017. Profitability and economic drivers of small pelagic fisheries in West Africa: A twenty year perspective. *Mar. Policy* 76, 152–158.
- Bainbridge, V., 1963. The Food, Feeding Habits and Distribution of the Bonga *Ethmalosa dorsalis* (Curvier & Valenciennes). *J. Cons. Int. Pour Explor. Mer.* 28, 270–284.
- Barry-Gérard, M., 1990. Le Complexe Fosse de Kayar-presqu'île du cap-vert constitue-t-il un obstacle aux migrations des poissons le long des côtes sénégalaises? (Document Scientifique). Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiarye, Dakar, Senegal.
- Barousseau, J.P., Diop, E.H.S., Saos, J.-L., 1985. Evidence of dynamics reversal in tropical estuaries, geomorphological and sedimentological consequences (Salum and Casamance Rivers, Senegal). *Sedimentology* 32, 543–552.
- Beverton, R.J.H., 1992. Patterns of reproductive strategy parameters in some marine teleost fishes. *J. Fish Biol.* 41, 137–160.
- Beverton, R.J., Holt, S.J., 1966. *Manual of Methods for Fish Stock Assessment: Part 2-Tables of Yield Functions*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Beverton, R.J., Holt, S.J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations, *Fishery Investigations Series 2*. ed. Ministry of Agriculture, Fisheries, and Food, London.
- Blay, J., Eyeson, K.N., 1982a. Feeding activity and food habits of the shad, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), in the coastal waters of Cape Coast, Ghana. *J. Fish Biol.* 21, 403–410.
- Blay, J., Eyeson, K.N., 1982b. Observations on the reproductive biology of the shad, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich), in the coastal waters of Cape Coast, Ghana. *J. Fish Biol.* 21, 485–496.
- Boussa, T., 1994. Typologie Des Engins et techniques de pêche artisanale utilisés au Sine-Saloum (Sénégal). Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiarye, Dakar, Senegal.
- Boussa, T., 2000. Biodiversité et stratégies de pêche, exemple des pêcheries estuariennes Du Sénégal (Document Scientifique). Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiarye, Sénégal.
- Brehmer, P., 2004. Analyse comparée des caractéristiques dynamiques et spatiales des bancs de *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) de diverses populations: adaptations comportementales face à l'environnement et à l'exploitation; effet sur la capturabilité. These Dr. ENSAR Univ. Rennes.
- Chaboud, C., Fall, M., Ferraris, J., Fontana, A., Fonteneau, A., Laloë, F., Samba, A., Thiaw, D., 2015. Comment on Fisheries catch misreporting and its implications: the case of Senegal. *Fish. Res.* 164, 322–324.
- Charles-Dominique, E., 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Rev. D'Hydrobiologie Trop.* 15, 373–397.
- Charles-Dominique, E., Albaret, J.-J., 2003. African shads, with emphasis on the West African shad *Ethmalosa fimbriata*. In: *American Fisheries Society Symposium*, pp. 27–48.
- Conand, F., 1977. Oeufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Ch. ORSTOM Sér. Océan.* 15, 201–214.
- Corten, A., Braham, C.-B., Sadegh, A.S., 2017. The development of a fishmeal industry in Mauritania and its impact on the regional stocks of sardinella and other small pelagics in Northwest Africa. *Fish. Res.* 186, 328–336.
- Diankha, O., Demarcq, H., Fall, M., Thiaw, D., Thiaw, M., Sow, B.A., Gaye, A.T., Brehmer, P., 2017. The relative contribution of fishing gears on *Sardinella* small scale fishery in Senegalese waters. *Aquat. Living Resour.*
- Döring, J., Tiedemann, M., Stähler, M., Stoterdijk, H., Ekau, W., 2017. *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1825), a Clupeid Fish That Exhibits Elevated Batch Fecundity in Hypersaline Waters. *Fishes* 2, 13.
- Durand, J.-D., Guinand, B., Dodson, J.J., Lecomte, F., 2013. Pelagic life and depth: coastal physical features in West Africa shape the genetic structure of the Bonga Shad, *Ethmalosa fimbriata*. *PLoS one* 8, e77483.
- Eskandari, G., Koochaknejad, E., Hashemi, S.A., Mayahi, Y., 2013. Yield and Biomass-per-recruit Analysis of Tiger Tooth Croaker (*Otolithes ruber*) in the Northwest of the Persian Gulf. *J. Persian Gul* 3, 1.
- Essen, A.A., 1995. Aspects of the biology and production economics of the Nigerian bonga fishery *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1825) (Pisces: Clupeidae) east of the Niger Delta. (Masters thesis) Univ. Uyo Uyo Niger.
- Etim, L., Lebo, P.E., King, R.P., 1999. The dynamics of an exploited population of a silurid cichlid (*Schilbe intermedium* Reupell 1832) in the Cross River, Nigeria. *Fish. Res.* 40, 295–307.
- Fagade, S., Olaniyan, C.O., 1972. The biology of the West African shad *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in the Lagos lagoon, Nigeria. *J. Fish Biol.* 4, 519–533.
- Faye, A., Sarr, A., Thiaw, M., Ba, K., Ndiaye, I., Lazar, N., Diouf, M., Thiaw, O.T., 2014a. Contribution to the Study of the Growth of the Bonga *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in Senegalese Coastal Waters. *J. Biol. Life Sci.* 5, 82–93.
- Faye, A., Sarr, A., Thiaw, M., Ndiaye, I., Ba, K., Fall, J., Diouf, M., Thiaw, O.T., Lazar, N., 2014b. Reproductive Biology of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) in Senegalese Coastal Waters. *J. Biol. Life Sci.* 5, 57–71.
- Fréon, P., 1979. Relations Tailles-Poids, Facteurs de Condition, et Indices de Maturité Sexuelle: Rappels Bibliographiques, Interprétations, Remarques Et Applications (Document Scientifique No. 38). Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiarye.
- Froese, R., Winker, H., Gascuel, D., Sumalia, U.R., Pauly, D., 2016. Minimizing the impact of fishing. *Fish. Fish.* 17, 785–802.
- Gerlotto, F., 1976. Étude de la croissance en lagune par la méthode de Petersen. In: *Biologie de l'ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte d'Ivoire. Centre de Recherche Océanographique, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp. 1–27.
- Gerlotto, F., 1979. Étude des Migrations en Lagune Ebrié. In: *Biologie de l'ethmalosa fimbriata* (Bowdich) en Côte d'Ivoire. Centre de Recherche Océanographique, Abidjan, Côte d'Ivoire, pp. 3–41.
- Gouéré, A.B., Pouyaud, L., Agnès, J.F., 1993. Importance de certaines caractéristiques biologiques dans la structuration génétique des espèces de Poissons: le cas de *Ethmalosa fimbriata* et *Sarotherodon melanotheron*. *J. Ivoir. Océan. Limnol.* 2, 55–69.
- Gulland, J.A., 1969. Manuel des méthodes d'évaluation des stocks d'animaux aquatiques-Partie. Analyse des populations. In: *Manual Fisheries Technical Paper*. FAO.
- Guyonnet, B., Aliaume, C., Albaret, J.-J., Casellas, C., Zerbi, A., Lasserre, G., Do Chi, T., 2003. Biology of *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich) and fish diversity in the Ebrié Lagoon (Ivory Coast), a multipolluted environment. *ICES J. Mar. Sci. J. Cons.* 60, 259–267.
- Harrell Jr., F.E., 2017. with contributions from Charles Dupont and many others: Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.17-2.
- Holt, S.J., 1958. The evaluation of fisheries resources by the dynamic analysis of stocks, and notes on the time factors involved. *ICNAF Spec. Publ.* 1, 77–95.
- Jones, R., 1984. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data (with notes on VPA and cohort analysis). In: *FAO Fisheries Technical Paper*. FAO, Rome.
- Kalish, J.M., 1989. Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 132, 151–178.
- Kébè, M., Samba, A., Touré, A.O., 2015. L'ethmalose de l'Afrique du Nord-ouest Biologie, Socio-économie et Gouvernance, Commission sous régionale des pêches. ed. Dakar, Senegal.
- Labonne, M., Morize, E., Scolan, P., Lae, R., Dabas, E., Bohn, M., 2009. Impact of salinity on early life history traits of three estuarine fish species in Senegal. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 82, 673–681.

- Lassen, H., Medley, P., 2001. Virtual population analysis: a practical manual for stock assessment. In: FAO Fisheries Technical Paper. FAO.
- Lévêque, C., Paugy, D., Teugels, G.G., 1990. Faune des Poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest. The fresh and brackish water fishes of West Africa: Tome 1. Musée Royal de l'Afrique Centrale/Éditions de l'ORSTOM, Tervuren (Belgium)/Paris (France), ed.
- Limam, D.A.O., 2005. Les ressources de petits pélagiques en M auritanie et dans la zone nord ouest africaine: variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic. Université Montpellier II, France.
- Longhurst, A.R., 1960. Local movements of *Ethmalosa fimbriata* of Sierra Leone from tagging data. Bull. L'Institut Fr. D'Afrique Noir 22, 1337–1340.
- Longhurst, A.R., Pauly, D., 1987. Ecology of Tropical Oceans. Academic Press Inc, New York.
- Lozano-Rey, L., 1950. Etude systématique des clupéidés et des engraulidés de l'Espagne, du Maroc et du Sahara Espagnol. Rapp. Procès Verbaux La Réunion. Cons. Int. Pour L'Exploration Mer 126, 7–20.
- McDonald, J.H., 2009. Handbook of Biological Statistics. Sparky House Publishing Baltimore, MD, Baltimore, Maryland, USA.
- McQuinn, I.H., Cleary, L., O'Boyle, R.N., 1990. Estimation de la mortalité naturelle. In: Méthodes D'évaluation Des Stocks Halieutiques. Projet CIEO-860060, Centre International d'Exploitation des Océans, Halifax, Nouvelle-Écosse, Canada, pp. 441–464.
- Mildenberger, T.K., Taylor, M.H., Wolff, M., 2017. Extending ELEFAN in R. Figshare.
- Moses, B.S., 1986. Contribution of the study of Bonga, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1852) of Nigerian inshore waters. Its fisheries, size distribution, growth pattern, mortality and potential yield. In: National Workshop on Oceanography, University of Calabar, Cross Rivers State, Nigeria, pp. 26–27.
- Moses, B.S., 1988. Growth, mortality and potential yield of bonga, *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich 1825) of Nigerian inshore waters. Fish. Res. 6, 233–247.
- Murphy, G.J., 1973. Clupeoid fishes under exploitation with special reference to the Peruvian anchovy. In: Tech Rept No 30 Univ. Hawaii Hawaii Inst Mar Biol, p. 73.
- Pagès, J., Cîteau, J., 1990. Rainfall and salinity of a Sahelian estuary between 1927 and 1987. J. Hydrol. 113, 325–341.
- Panfili, J., Durand, J.-D., Mbow, A., Guinand, B., Diop, K., Kantoussan, J., Thior, D., Thiaw, O.T., Albaret, J.-J., Laë, R., 2004. Influence of salinity on life history traits of the bonga shad *Ethmalosa fimbriata* (Pisces, Clupeidae): comparison between the Gambia and Saloum estuaries. Mar. Ecol. Prog. Ser. 270, 241–257.
- Panfili, J., Thior, D., Ecoutin, J.-M., Ndiaye, P., Albaret, J.-J., 2006. Influence of salinity on the size at maturity for fish species reproducing in contrasting West African estuaries. J. Fish Biol. 69, 95–113.
- Pauly, D., 1995. On the sex of fish and the gender of scientists. A collection of essays in fisheries science. Oceanogr. Lit. Rev. 9, 785–786.
- Pauly, D., Munro, J.L., 1984. Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. Fishby 2, 21–22.
- Pauly, D., Soriano, M.L., 1986. Some practical extensions to Beverton and Holt's relative yield-per-recruit model. In: Maclean, J.L., Dizon, L.B., Hosillo, L.V. (Eds.), The First Asian Fisheries Forum. Asian Fisheries Society, Philippines, Manila, pp. 491–496.
- Pitcher, T.J., 1999. Beverton and Holt equations: spreadsheet functions and uncertainty. Naga ICLARM Q. 22, 37–41.
- Poll, M., 1953. *Ethmalosa dorsalis* (cv). Résultats Sci. Exploitation océanographique belge dans les eaux de la côte africaine de l'Atlantique Sud (1948-1949) 4, 29–32.
- Pope, J.G., 1972. An investigation of the accuracy of virtual population analysis using cohort analysis. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Res. Bull. 9, 65–74.
- Postel, E., 1950. Note sur *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich). Bull. Inf. Doc. Services Elev. Ind. Anim. AOF 3, 45–59.
- Sakho, I., 2011. Évolution et Fonctionnement Hydro-Sédimentaire de la Lagune de la Somone, Petite Côte, Sénégal. Université de Rouen; Université Cheikh Anta Diop de Dakar, Sénégal.
- Savenije, H.H., Pagès, J., 1992. Hypersalinity: a dramatic change in the hydrology of Sahelian estuaries. J. Hydrol. 135, 157–174.
- Scheffers, W.J., Conand, F., 1976. A Study on *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich). 3rd Note: The Biology of the *Ethmalosa* in the Gambia Waters (Document Scientifique No. 59), Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiarye, O.R.S.T.O.M.
- Showers, P.A.T., 1996. Comparative growth performance for species of the family Clupeidae of Sierra Leone. Naga ICLARM Q. 19, 42–45.
- Simier, M., Blanc, L., Aliaume, C., Diouf, P.S., Albaret, J.-J., 2004. Spatial and temporal structure of fish assemblages in an "inverse estuary", the Sine Saloum system (Senegal). Estuar. Coast. Shelf Sci. 59, 69–86.
- Stoterdijk, H., Brehmer, P., Sadio, O., Müller, H., Döring, J., Ekau, W., 2017. Composition and structure of the larval fish community related to environmental parameters in a tropical estuary impacted by climate change. Estuar. Coast. Shelf Sci. 197, 10–26.
- Soyinka, O.O., 2013. Aspects of the biology and culture trials of cichlids from Iagos lagoon. J. Sci. Res. Dev. 14, 47–54.
- Sylla, M., Brochier, T., Pecquerie, L., Ndiaye, O., Richaume, M., Brehmer, P., 2016. Senegalese *Sardinella aurita* from 1995 to 2011: review of size spectra, sex ratio, gonadal somatic and condition indexes from small scale main national landing sites. In: Brehmer, Patrice, Ba, B., Kraus, G. (Eds.), Presented At the International Conference AWA (ICAWA). SRFJ/CSRP: IRD, Dakar, Senegal, pp. 51–51.
- Thiam, E.-H.I., Singh, V.P., 2002. Space-time-frequency analysis of rainfall, runoff and temperature in the Casamance River basin, southern Senegal, West Africa. Water SA 28, 259–270.
- Thiao, D., 2009. Un système d'indicateurs de durabilité des pêcheries côtières comme outil de gestion intégrée des ressources halieutiques sénégalaises (Ph.D. thesis). Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines, France.
- Thiao, D., Sow, F.N., Thiam, N., Fall, M., Thiam, M., 2016. Statistiques de la pêche maritime sénégalaise en 2015: Pêche Artisanale, Pêche Thonière et Pêche Chalutière (Archives Scientifiques No. 226). Institut Sénégalais Recherches Agricoles (ISRA). Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiarye (CRODT), Sénégal.
- von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). Hum. Biol. 10, 181–213.
- Wootton, R.J., 1991. Fish Ecology. Springer Science & Business Media.

REGULAR PAPER

Variability of key biological parameters of round sardinella *Sardinella aurita* and the effects of environmental changes

Bocar S. Baldé^{1,2,3,4}  | Fambaye N. Sow¹ | Kamarel Ba^{1,4} | Werner Ekau² | Patrice Brehmer^{1,3} | Justin Kantoussan⁵ | Massal Fall¹ | Malick Diouf⁴

¹Institut Sénégalais de Recherche Agricole (ISRA), Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT), Pôle de Recherche de Hann (PRH), Dakar, Sénégal

²Department of Ecology, Leibniz Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), Bremen, Germany

³Institut de Recherche pour le Développement - France (IRD), UMR Lemar (CNRS, UBO, IRD, Ifremer), Dakar, Sénégal

⁴Institut Universitaire des Pêches et d'Aquaculture (IUPA), Université Cheikh Anta Diop (UCAD), UCAD II, Dakar, Sénégal

⁵Université Gaston Berger (UGB), Unité de Formation et de Recherche des Sciences Agronomiques, de l'Aquaculture et des Technologies Alimentaires (UFR S2ATA), Saint-Louis, Sénégal

Correspondence

Bocar S. Baldé, Institut Sénégalais de Recherche Agricole (ISRA), Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT), BP 2241, Centre PRH, Dakar, Sénégal.
Email: bocarbalde2005@hotmail.com

Funding information

Data analysis was done inside the AWA project funded by IRD and the BMBF (grant 01DG12073E), www.awa.ird.fr (SRFC: Sub Regional Fisheries Commission), the Preface project funded by the European Commission's Seventh Framework Program (2007–2013) under Grant Agreement number 603521, www.preface.b.uib.no/ and the DAAD program under Grant Agreement number 57314022. The data for this study were collected through the CRODT (Senegal) fisheries information system from 1996–2013 and the ComFish project from 2014–2015 (funded by USAID); AWA project, Grant/Award Number: 01DG12073E; DAAD program, Grant/Award Number: 57314022; Preface project, Grant/Award Number: 603521

We examined growth rates and reproductive characteristics of *Sardinella aurita* off Senegal and other coastal areas over a 20 year period (1995–2014) to determine how they relate to variations in environmental characteristics of coastal waters. Based on fish length-frequency data and a coastal upwelling index, we found that *S. aurita* recruitment tends to occur during the periods of most intensive upwelling (March–April off Senegal). Peak reproduction corresponds to periods of low sea-surface temperature (in February or March). The sex ratio was remarkably consistent during the 30 year study period and so was not affected by environmental changes. We hypothesise that *S. aurita* takes advantage of the higher zooplankton productivity that occurs in coastal waters when upwelling brings nutrient-rich water to the surface (i.e., it increases its growth rate and accumulates energy reserves for spawning). Growth performance appears to be strongly dependent on environmental conditions. The timing of spawning seems to occur when food (zooplankton) is most available for supplying the energy requirements needed by adults for spawning and early development of larvae. Environmental changes seem to have a significant effect on *S. aurita* growth and reproduction, which endorses their high phenotypic plasticity.

KEYWORDS

data poor fisheries, environmental variability, size structure, small pelagic, spawning period, west Africa

1 | INTRODUCTION

The Canary Current off the west African coast initiates an upwelling zone that modifies the trophic structure of coastal ecosystems profoundly (Auger *et al.*, 2016). The coastal upwelling region from 10° N to 35° N has been identified as one of many large marine ecosystems (LME) of the world, with the southern part of this LME represented by the Senegal–Mauritanian upwelling system (Auger *et al.*, 2016). In the more southern portion of this system off Senegal (12–17° N, upwelling occurs only during the winter–spring period. This upwelling is a response to the southern extension of the trade wind, which is defined by the position of the intertropical convergence zone (Auger *et al.*, 2016). The wind-forced upwelling of deep, nutrient-rich water is responsible for high phytoplankton primary productivity in coastal waters, which provides the food for higher trophic levels. In the Senegal–Mauritanian region (10–19° N), the geographic expansion of offshore phytoplankton production that occurs during winter and spring is followed by an abrupt decline in summer production (Auger *et al.*, 2016). Bakun (1990) hypothesised that climate change may lead to an intensification of coastal upwelling in response to increasing favourable upwelling wind and Barton *et al.* (2013) has predicted there is an increase in SST in general. In either case, changes in the upwelling intensity of the Senegal–Mauritanian system will influence the abundance of small pelagic fish, including round sardinella *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 and flat sardinella *Sardinella maderensis* (Lowe 1838) (Diankha *et al.*, 2018; Thiaw *et al.*, 2017). Thiaw *et al.* (2017) and Diankha *et al.* (2018) report that abundance and recruitment success of *S. aurita* are associated with distinct ranges of SST, upwelling intensity, wind-induced turbulence, concentration of chlorophyll-*a* and North Atlantic oscillation (NAO) index in Senegal.

Sardinella aurita inhabits tropical and subtropical regions of the eastern Atlantic Ocean and occurs in high concentrations along the west coast of Africa in three main areas (Roy *et al.*, 1989): between southern Morocco (Western Sahara) and Guinea (10–26° N), between Ivory Coast and Ghana (7–5° N) and further south between Gabon and southern Angola (0–18° S; Froese & Pauly, 2016). *Sardinella aurita* also occurs in the western Atlantic Ocean from Cape Cod (USA) to Argentina, including the West Indies, Caribbean Sea and Gulf of Mexico (Felder, 2009). It also inhabits the Mediterranean Sea (Boltachev & Karpova, 2014). In all regions, the species preferentially inhabits continental shelves where it prefers saline (34.0–36.5) and warm sea temperatures (17–30°C; Boëly, 1979). In Senegal, massive reproduction events occur south of the Cap Vert peninsula (Dakar) to the delta of Saloum at the border with The Gambia (Boëly, 1982; Conand, 1977). In terms of exploitation, *S. aurita* has already been intensively exploited by artisanal fleets in Senegal (Thiao, 2009) and in Mauritania by foreign fishing fleets under fisheries agreements (e.g., European Union and Russian Federation) and Morocco with a small artisanal fleet fishing near the coast (Isselmou & Baye, 2009). Due to the increasing demand for *S. aurita* for human consumption, the fishing effort of artisanal fleets in Senegal and Mauritania has steadily increased in recent years.

Growth characteristics and breeding season of *S. aurita* populations vary among areas. For example, in the eastern Atlantic Ocean

(e.g., off Senegal), *S. aurita* have an asymptotic total length (L_T) of 36.5 cm (Boëly *et al.*, 1982) and a breeding season that extends from February to May and from October to November (Boëly, 1982). In the western Atlantic Ocean (off Venezuela), the species has an asymptotic length of 32.6 cm (L_T) and a breeding period from January to March and from October to December (Gassman *et al.*, 2008). In the Mediterranean (off Greece), *S. aurita* reaches an asymptotic length of 21.4 cm L_T (Tsikliras *et al.*, 2005) and has a rather limited breeding period between May and June (Tsikliras & Antonopoulou, 2006). Biological characteristics of *S. aurita*, such as growth and reproduction, have been shown to be strongly influenced by environmental conditions (e.g., upwelling intensity and sea surface temperature) in both the Mediterranean Sea (Tsikliras *et al.*, 2005; Tsikliras & Antonopoulou, 2006) and the western Atlantic Ocean (Frèon *et al.* 1997). Such findings suggest that growth and reproductive periods of *S. aurita* in the eastern Atlantic Ocean (off Senegal) might also be influenced by upwelling intensity and SST.

To determine how environmental conditions might be affecting *S. aurita* populations and their biology, we analysed landing data available for coastal Senegal from 1995 to 2014. The data collections included reproductive condition (age of sexual maturity, length-frequency distributions and condition factor) and growth parameters. The results of this study were compared and discussed in relation to relevant past studies in various north tropical Atlantic Ocean (eastern and western) and Mediterranean Sea areas.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Biological data

Data on the growth of *S. aurita* were obtained from fish landed at the seven main artisanal fishing harbours along the Senegal coast from July 2013 to June 2014 (Figure 1). Three harbours (Kayar, Saint-Louis and Yoff) are located in the northern part of the coast (16° 04'–14° 36' N) where the continental shelf is narrow. The other harbours (Hann, Mbour, Joal and Kafountine) are located along the southern coast (14° 36'–13° 36' N and 13° 04'–12° 20' N) where the continental shelf is wider than the northern part. Length-frequency data were collected randomly on c. 5 days per week. This study sampled only specimens caught using purse seines to have the same fishing gear selectivity for monthly comparisons of the length distribution.

Total length (L_T , cm) of fish sampled ($n = 32,346$) was measured to the nearest mm, while the body mass (M) was determined to the nearest 0.01 g. Sampled individuals were grouped into 1 cm size classes to calculate size-frequency distributions and to estimate growth parameters. Length-weight relationship (Le Cren, 1951) was determined for both males and females: $M_T = aL_T^b$, where M_T is the total mass of a fish and a and b allometric coefficients.

The data for the study of *S. aurita* reproduction were collected by other surveys of the artisanal fisheries along the southern Senegal coast from 1995 to 2011, including surveys by the F.R.V. *Fridtjof Nansen* (Charouki *et al.*, 2011) and by the Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT) covering Senegal. These fish surveys were conducted regularly November–December with a few

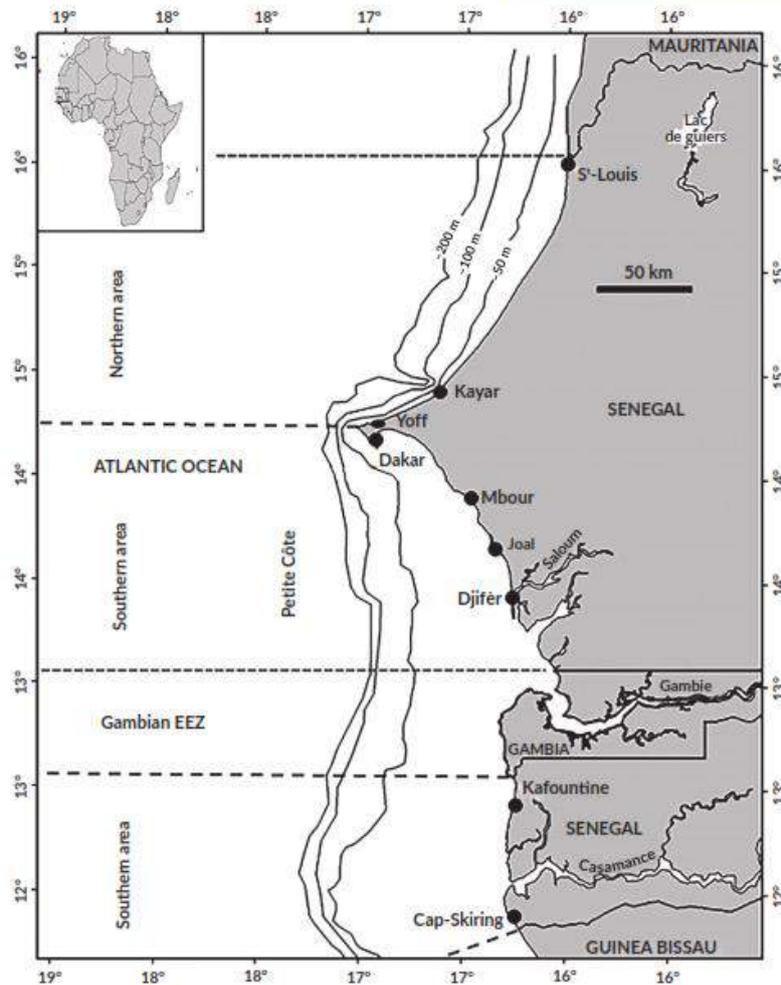


FIGURE 1 Map of the study area showing sampling stations (●) corresponding to the main landing ports along the Senegal coast. The northern section includes Saint-Louis, Kayar, and Yoff; the southern section includes the Petite côte (Hann, Mbour, and Joal) and Casamance (Kafountine). Gambian exclusive economic zone (EEZ) was not taking into account in the study, neither were Mauritanian EEZ and Bissau Guinean EEZ

surveys covering June–July. In Senegal, mass reproduction events occur south of the Cap Vert peninsula (Dakar) to the delta of Saloum at the border with The Gambia (Boëly, 1982; Conand, 1977; Figure 1). A total of 4397 fish samples were recorded during the surveys (Table 1). The F.R.V. *Fridtjof Nansen* stopped collecting samples in 2006, at the end of its research project, but technicians involved in the surveys from the CRODT continued to collect seasonal samples until 2011. Gonad mass (M_G , 0.1 g) and sex were determined for 4397 fish. Stages of maturity were determined macroscopically using the Fontana (1969) maturity scale (Table 2).

The von Bertalanffy (1938) growth parameters (coefficient of growth rate, k , asymptotic length, L_∞) and theoretical time t when the fish length is zero t_0) were estimated from monthly length-frequency data using the tropical fisheries analysis package in R (TropFishR; Mildenberger et al., 2017; www.r-project.org), while natural mortality (M)

was estimated using the McQuinn et al. (1990) method: $M = 3t_{max}^{-1}$, where t_{max} is the longevity of the species that is by definition the age corresponding to the mean L_{Tmax} (=95% L_∞) that a fish can reach and estimated by the following equation of Pauly (1983): $t_{max} = (3k^{-1}) + t_0$. The growth performance index (ϕ') was used to compare growth rates among *S. aurita* and evaluate growth performance potential under different environmental constraints (Tsikliras et al., 2005). Growth parameters of *S. aurita* from the different Mediterranean Sea and central Atlantic Ocean stocks were used to construct an auximetric double logarithmic plot of an individual's coefficient of growth rate (k) against an estimate of its asymptotic length (L_∞).

The spawning period of *S. aurita* was determined using two approaches: a qualitative approach based on monitoring monthly fluctuations in the percentage of different stages of gonad development and a quantitative approach based on the monthly change in the

TABLE 1 Number of *Sardinella aurita* sampled by month for sex and maturity stage

		Month												Total
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
Sex	Female	219	135	170	276	229	401	113	112	86	113	244	168	2266
	Male	209	115	167	227	199	362	119	93	91	140	255	154	2131
	Total	428	250	337	503	428	763	232	205	177	253	499	322	4397
Stage*	I	22	60	18	56	110	160	98	56	6	27	56	4	673
	II	33	27	45	66	105	184	38	51	9	12	56	21	647
	III	28	31	34	36	39	135	17	11	1	7	35	13	387
	IV	91	58	73	75	40	114	39	33	22	29	122	78	774
	V	175	38	97	173	64	68	20	36	107	139	132	119	1168
	VI	65	18	33	68	51	77	14	12	31	25	77	67	538
	VII	14	18	37	29	19	25	6	6	1	14	21	20	210
	Total	428	250	337	503	428	763	232	205	177	253	499	322	4397

*See Table 2.

gonado-somatic index (I_{GS} , %). The I_{GS} was calculated for each sampled individual based on Le Bec (1983): $I_{GS} = 100M_G/M_{E_V}$, where M_G is gonad mass and M_{E_V} is eviscerated fish mass. We used the equation proposed by Le Cren (1951) to calculate each individual's condition factor (K): $K = M_T/M_{Tth}$, where M_T is the individual fish total mass and M_{Tth} is the theoretical total mass at length calculated from the mass-length relationship (above). The relationship for K indicates that the bigger the fish, the better the environment. The study of this factor makes it possible to see which cycle, seasonal and annual, obeys mass gain of individuals.

Mean length at first sexual maturity (L_{T50} , cm) was estimated using only fish collected during reproductive periods (February–June and October–November; Boëly, 1982; Cury & Fontana, 1988) from 1995 to 2011. A logistic function with an inflection point at 0.5 (L_{T50}) was used to model the relationship between the percentage of mature females (\geq stage III) and total length L_T . The following equation was used, where b is a constant of the model: Maturity stage = $[1/(1 + e^{-b(L_T - L_{T50})})^{-1}]100$.

For comparison with the results of this study, growth and reproductive parameters from various eastern and western tropical North Atlantic Ocean and Mediterranean Sea areas are given in Supporting Information Table S1.

2.2 | Landing data

The CRODT database provided total landing of *S. aurita* by the Senegal artisanal fishery from 1995 to 2014 by the type of fishing gear used (purse seine) and landing port (Kayar, Saint-Louis and Yoff, Hann, Mbour, Joal and Kafountine; Figure 1). The number of trips per fishing gear was recorded on a daily basis, whereas landing data were collected randomly on about 5 days per week. After sorting the data by port, gear type and period (fortnightly intervals), total landings per port were estimated by multiplying the mean number of fish landed for the sampled trips by the total number of fishing trips made (Chaboud et al., 2015). The landings were summed by month for each landing port (Chaboud et al., 2015). Growth (July 2013–June 2014) and reproduction (1995–2011) data by size, sex, maturity stages and landing sites were extrapolated with landing data from 1995 to 2014.

2.3 | Environmental data

We used local environmental indices (coastal upwelling index (CUI) and SST) for the period 1995–2011 to analyse the effect of environmental conditions on seasonal and interannual variability of key biological parameters (mainly reproduction) of *S. aurita*. Both data sets were obtained from the southern Senegal coast (Figure 1). The monthly mean SST were calculated from advanced, very-high-resolution radiometer (AVHRR) satellite images (5 km resolution) covering from the southern Senegal coast to the 200 m isobath, where upwelling-induced SST anomalies are generally maximal (Thiaw et al., 2017). The CUI was deduced from wind speed data obtained from the U.S. NOAA Environmental Research Division website (ERD, upwelling and environmental index products, www.pfeg.noaa.gov). In order to calculate the CUI in southern Senegal, we used Ekman's (1905) method of the transportation of masses of surface water by wind in the north or north-east direction, coupled with the rotation of the earth: $CUI = \tau(\rho\omega f)$, where τ is the along-shore component of wind stress within 270 km of the coastline (positive southward), ρ is the seawater density (1025 kg m^{-3}) and f is the Coriolis parameter ($=2 \Omega \sin \theta$, with Ω and θ equal to the Earth's angular velocity and latitude, respectively).

2.4 | Statistical analysis

All fork length (L_F) measurements were converted to L_T according to the relationship: $L_F = 10.8264 + 0.8066L_T \rightarrow L_T = (L_F - 10.8264) / 0.8066$ (Sylla et al., 2016). All statistical analyses were performed using the stats, mgcv and Hmisc packages in R (De Mendiburu, 2014; Harrell Jr, 2017; Wood & Wood, 2017), with a significance level of $\alpha < 0.05$.

Condition factor (K) was assessed over annual and interannual temporal scales to test whether environmental parameters affected *S. aurita* reproduction. The generalized additive model (GAM; Diankha et al., 2018; Hastie & Tibshirani, 1986) was used to quantify the contribution of the environmental variables (CUI, SST) and to investigate ranges of each environmental variable associated with K . This model does not require any prior assumption on the functional link between each variable and the condition factor. The explanatory variables included in the model were: SST, CUI. We used the smooth function s ,

TABLE 2 A brief description of the maturity stages of *Sardinella aurita* used in this study according to Fontana (1969)

Stage	State	Description
I	Immature	Female gonad small and firm, transparent or light pink, invisible oocytes. Male gonad white or slightly translucent, very fine.
II	Rest	Characteristics of female and male gonads substantially identical to Stage I.
I	Maturation start	Female gonad, firm with colour varying from pale pink to light orange; some oocytes are sometimes visible through the ovarian membrane. Male gonad whitish firm; no liquid will flow if an incision is made.
IV	Pre-egg; pre-release	Female gonad bigger and less firm usually light orange then dark; oocytes visible through the ovarian membrane make the surface of the ovary granular Male gonad softer and white; whitish liquid flows as soon as an incision is made.
V	Sperm laying; emission	Female gonad very large occupying the entire abdominal cavity. Very fine ovarian membrane; hyaline and large-sized ovules are perfectly visible and are expelled at the slightest pressure on the abdomen. Large and soft male gonad; sperm flows at the slightest pressure exerted on the abdomen.
VI	End of spawning; emission and recovery before subsequent spawning	The female ovary is flaccid and very vascularized; its colour varies from salmon pink to red; oocytes of 460 µm are perfectly visible through the ovarian membrane; numerous hyaline spaces. Flaccid male gonad with a very fine vascularization especially in the posterior part.
VII	End of the last laying; emission and involution of the ovary	Female ovary completely collapsed very flaccid, red colour due to a very strong vascularization; the ovary has the characteristic appearance of an empty bag. Male gonad very flaccid, exhausted and strongly vascularized.

estimated from the data. This function is used to define smooth terms in the GAM model formulas. The function does not evaluate a smooth (spline), but exists only to help configure a model using spline-based smoothing (Wood & Wood, 2017). Multi-collinearity of explanatory variables was tested using the variance inflation factor (VIF) on SST, CUI (Tiedemann & Brehmer, 2017). The VIFs were calculated for all environmental variables to detect possible high dimensional

collinearities (Diankha *et al.*, 2018; Tiedemann & Brehmer, 2017; Zuur *et al.*, 2010). A VIF < 2 for all tested explanatory variables was considered adequate (Zuur *et al.*, 2010). Because recruitment was estimated by season (to focus on species biology, the seasonal influence on fecundity; Boëly, 1982), season was the temporal unit used to evaluate the effect of environmental variables. The seasonal and interannual means of these three variables were also computed; model < GAM(K~s(CUI) + s(SST), data = input data. The χ^2 -test was used to compare sex ratios and proportion of individual in each stage, which made it possible to determine whether the variables observed for the Petite Côte and the Northern part of *S. aurita* were independent. The Petite Côte (14° 36' -13° 36' N) extends from the south of the peninsula of Cap Vert (Dakar) to the delta of Saloum at the border with The Gambia and includes a 130 km long and 10 km wide continental shelf (Figure 1). We used analyses of variance (ANOVA) to compare reproductive parameters between males and females and the growth performance index (ϕ') of different oceanic regions (Mediterranean Sea, western and eastern central Atlantic Ocean), followed by Kruskal-Wallis tests. The ϕ' was used to compare growth rates and to assess the potential for growth under various environmental stresses.

2.5 | Ethics statement

No specific authorization was required for any activities undertaken during this work at any of the sites visited. The study was conducted in the waters of the Senegalese State. The activities carried out were in collaboration with the local fishing committee (CLP) and the local fishermen. Threatened or protected species have not been involved in any part of the field studies. No approval was required from the institutional animal care and use committee and no field licence was required during any part of the experiment.

3 | RESULTS

3.1 | Size spectra and length-mass relationships

The length-frequency distributions between coastal areas (northern and southern part) showed that *S. aurita* off the northern part are larger (mode \pm SD, 32 \pm 2 cm) than fish caught off the southern coast (two modes, 13 \pm 1 and 24 \pm 3 cm; Figure 2). The size distribution of the southern population exhibited a higher peak at a smaller size (24 cm) relative to the northern individuals (peak at 32 cm).

The $M_T:L_T$ relationship was positively allometric (mean \pm SD, $a = 0.008 \pm 0.001$, $b = 3.02 \pm 0.01$, $r = 0.93$, $P < 0.05$, $n = 4397$) but young fish grew faster in length than mass; i.e., were negatively allometric, $b < 3.0$. Only in a very short period, it seems that the fish is relatively seen gaining weight and length at the same rate (isometric).

3.2 | Temporal variability of condition factor and environmental parameters

The condition factor (K) varied seasonally ($\chi^2 = 22.01$, $df = 11$, $P < 0.001$) with maximum values in May and September (Figure 3a).

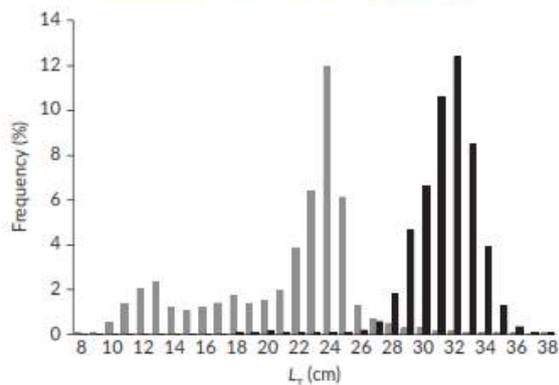


FIGURE 2 Total length (L_T)-frequency distributions for *Sardinella aurita* caught off the Senegal coast from July 2013 to June 2014. Three modes exist in the frequency data: one for fish located off the northern coast (■, 32 cm, $n = 10,109$) and two for fish caught off the southern coast (▨, 13 and 24 cm, $n = 22,237$)

The increase in K from February to May corresponds to a period of high upwelling intensity (CUI) and low sea surface temperature (SST) along the Petite Côte (Figure 1) in March–April. Thereafter, K declined until August as the CUI declined. A maximum K in September was again followed by a decline in CUI and an accelerated decline in SST. The seasonal cycle of declining SST coincides with an increase in CUI because strong offshore, wind-induced upwelling in winter brings cold water to the surface. The relationship between K and CUI and SST showed wider amplitude on an annual basis than did seasonal variations (0.88 to 1.14, Figure 3b). The condition factor for *S. aurita* remained fairly stable over the study 17 year period, except for two peaks, one in 1998 (1.2) and the other in 2003 (1.1). Over the period 1995–2011, SST and CUI varied inter-annually. Mean sea surface temperatures increased in 1998, 2001, 2005, 2008 and 2010, but decreased in 1999 and 2009. The most striking feature during this period was the slight drop in CUI in 1997 at $0.84 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$. However, as a result of this slight weakening of the CUI, the CUI showed a rapid and considerable increase in 2004 and 2009. Although both condition factor and environmental phenomena varied seasonally, the variation in K was related to CUI ($F_{1,1000} = 6.186$, $P < 0.05$) and not for the SST ($F_{1,469} = 3.238$, $P > 0.05$). The model explains 5.19% of the observed variability with R^2 (adj) = 0.03. During the study period (1995–2011), K reached its maximum at $\text{CUI} \approx 1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$ in 1995, 2003 and 2006 (Figure 4).

3.3 | Growth parameters

Based on the length frequency data, L_{∞} , k and φ' for July 2014 to June 2015 were estimated to be 35.4 cm, 0.26 year^{-1} and 2.51 respectively. *Sardinella aurita* grows quickly during its first year, while subsequent growth rates decline gradually with age. No statistical differences between φ' of historical data collected off the Senegal coast and data collected from other areas of the eastern central Atlantic Ocean were found (ANOVA: $F = 2.371$, $df = 4$, $P > 0.05$) (Supporting Information Table S1). However, there was a significant difference between φ' data from the Senegal coast and other regions

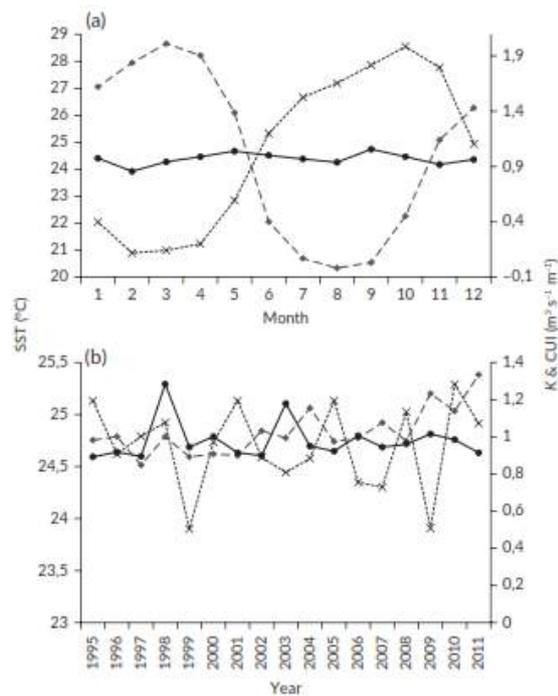


FIGURE 3 (a) Monthly and (b) annual mean *Sardinella aurita* condition factor (K) data (—●—), coastal sea surface temperature (SST; —◆—; Modis AVHRR) and coastal upwelling index (CUI; —×—) in Senegal coastal waters 1995–2011

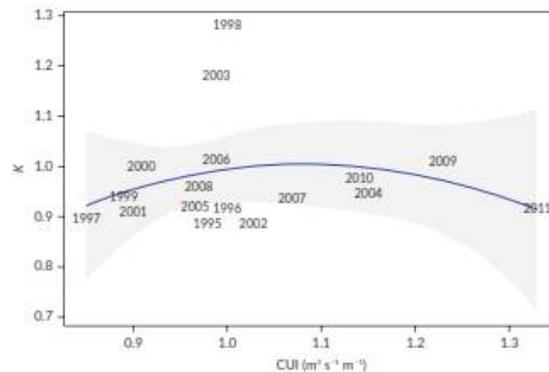


FIGURE 4 *Sardinella aurita* condition factor (K) as a function of coastal upwelling index (CUI) 1995–2011. —, Mean; ▭, \pm SD

(western and eastern Atlantic Ocean and Mediterranean Sea; ANOVA: $F = 10.81$, $df = 2$, $P < 0.001$; Supporting Information Table S1). The eastern and western central Atlantic Ocean did not differ statistically (Tukey: $df = 0.15$, $P > 0.05$), while the eastern central Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea differed significantly (Tukey: $df = 0.33$, $P < 0.001$). The growth parameters (L_{∞} , k and φ') of *S. aurita* in the eastern central Atlantic Ocean were higher than western central Atlantic Ocean and Mediterranean Sea (Figure 5) and decline over time (from 1932 to the present study), while in the west Atlantic

Ocean, there was an increasing L_{∞} . The L_{∞} was lower in the western central Atlantic Ocean than in the eastern central Atlantic Ocean (Tukey: $df = 0.15$, $P < 0.001$). *Sardinella aurita* inhabiting these two coastal systems (eastern and western central Atlantic Ocean) are characterized by higher lifespans (t_{max}), higher maximum lengths (L_{max}) and longer asymptotic lengths (L_{∞}) than those inhabiting the Mediterranean (Tukey: $df = 0.15$, $P < 0.001$; Supporting Information Table 1). However, growth parameters seem to have remained constant in the Mediterranean Sea 1932–2012 (Figure 5).

3.4 | Maturity

Sex ratio (SR) for *S. aurita* was in balance with c. 51% females. The cumulative frequency curve of individuals that had reached or passed maturity stage III indicated that 50% (I) of males were mature at (mean \pm SD) $L_{T50} = 24.8 \pm 1.0$ cm, while 50% of females were mature at $L_{T50} = 25.7 \pm 1.8$ cm. We found significant differences between maturity stages (proportions of fish in each stage) for the period investigated (1995–2011; Table 3 and Figures 6 and 7).

Two main reproductive periods were determined from our analysis of sexual maturity stages and I_{GS} . For this study, the reproductive period was defined as the period between gonad maturation (stage \geq III) and spawning. The first reproductive period occurred

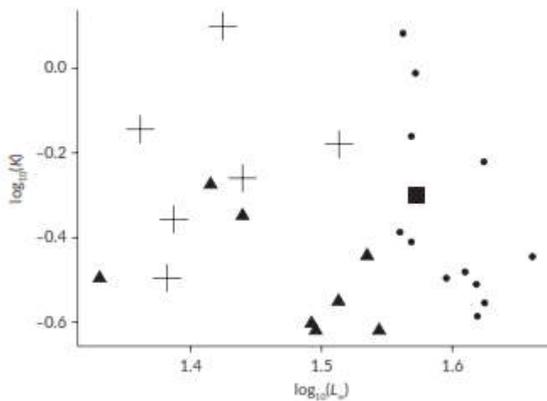


FIGURE 5 Auximetric plot (double logarithmic plot of von Bertalanffy parameters k and L_{∞}) for *Sardinella aurita* populations for four coastal areas: ■, this study in Senegal; ●, from a literature review of eastern central Atlantic Ocean; ▲, Mediterranean Sea; +, western central Atlantic Ocean

TABLE 3 Frequency distribution of male and female *Sardinella aurita* at the different sexual maturity stages in Senegal, 1995–2011 (all years combined). χ^2 : Chi-square test; +: <0.05

Stages	Female (%)	Male (%)	χ^2	P
I	56.8	43.2	2.658e + 09	<0.05
II	66.6	33.4	1.0519e + 10	<0.05
III	12.6	87.4	2.188e + 10	<0.05
IV	20.8	79.2	2.2785e + 10	<0.05
V	34.9	65.1	6.424E + 09	<0.05
VI	93.2	6.8	2.9401e + 10	<0.05
VII	98.9	1.1	1.3085e + 10	<0.05

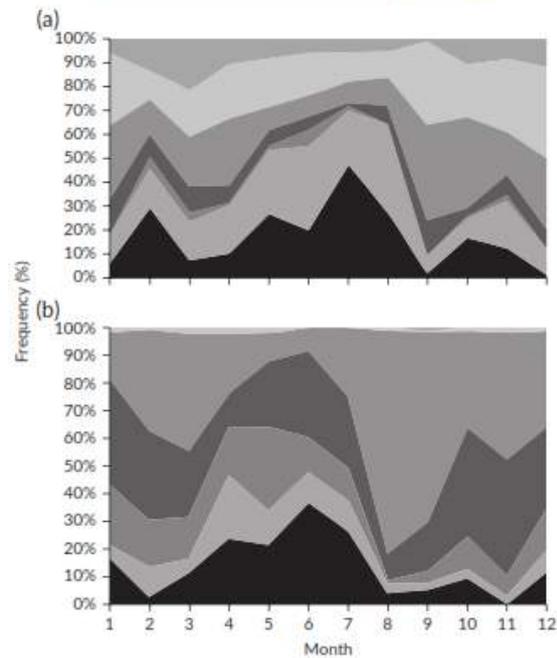


FIGURE 6 Monthly sexual maturity stage (Table 2) frequency distributions of (a) female ($n = 2131$) and (b) male ($n = 2266$) *Sardinella aurita* off the Senegal coast 1995–2011

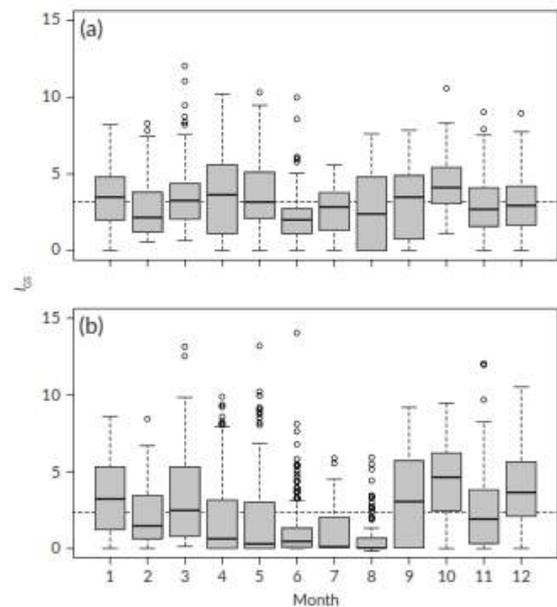


FIGURE 7 Box plot (—, median; ■, 25th and 75th percentiles; T, range; O, outliers) of gonado-somatic index (I_{GS}) of (a) female ($n = 2131$) and (b) male ($n = 2266$) *Sardinella aurita* in Senegal coastal waters 1995–2011. (○) VII, (○) VI, (○) V, (○) IV, (○) III, (○) II, and (○) I

from February to May off Senegal. Within this period, gonad maturation occurred in February, April and May. Our analysis of sexual maturity showed that individuals in stage V were present in January, March and April and from October to December after the first reproductive period. A second reproductive period, with continuous spawning (more intense than during the first period), occurred from October to the end of December. The monthly record of sexual maturity stages showed that females in stage VI and VII were more abundant from January to February and from July to December. The proportion of females at stages > IV peaked in January to April and September to December (Figure 6a). Stage III females were mainly present in June. Stage V males were present in February–March and August–December. Stage III and IV males were found throughout the year, but mostly from May to November (Figure 6b). Monthly changes in L_{GS} followed sexual maturity stages IV and V (Figure 7). There were two spawning peaks in April and October. In October, there was a higher presence of stage IV and V individuals and higher L_{GS} values relative to September and November for males and females. A resting period between spawning occurred in June and August.

4 | DISCUSSION

4.1 | Growth strategy of *Sardinella aurita*

Three main size classes exist among *S. aurita* inhabiting Senegal coastal waters, suggesting that the adults mainly inhabit more northern coastal waters, while juveniles and young breeders (<25 cm) are concentrated off the southern coast. The highest concentration of juveniles and young breeders off the Petite Côte of Senegal has been linked to a nursery area located there (Roy *et al.*, 1989; Tiedemann & Brehmer, 2017). Roy *et al.* (1989) assumed that the concentration of juveniles and young breeders in Senegal's southern coastal waters may be due to differential functioning, whereas the northern waters, northward the Cap Vert peninsula (Dakar), where physical properties differ significantly; *i.e.*, mesoscale activity, Ekman coastal divergence and upwelling patterns (Ndoye *et al.*, 2017), which play a role in system productivity and retention processes mean (*e.g.*, larval retention). Indeed, the Petite Côte of Senegal is characterized by high phytoplankton biomass (Auger *et al.*, 2016) and high chlorophyll-*a* content during upwelling events (Auger *et al.*, 2016), which are conditions optimal for providing a suitable nursery (Tiedemann & Brehmer, 2017). Tiedemann & Brehmer (2017) suggested that the retention of ichthyoplankton over the shelf was related to food availability and is important for the reproduction of many pelagic species during the planktonic stages. Indeed, they are able to detect variations in temperature and can follow masses of water, of which the behaviour or quality (nutritive, calorific) suits them (Chikhi, 1995). Thus, temperature and food availability are generally the most important factors for habitat selection.

Growth parameters (L_{∞} , k and ψ') for *S. aurita* in the eastern central Atlantic Ocean differ from patterns in the Mediterranean Sea, but no significant differences were found between the eastern and western central Atlantic Ocean. Differences in *S. aurita* growth between the central Atlantic Ocean and Mediterranean Sea may be related to

differences in food abundance or environmental conditions (Wootton, 1998). The growth parameter and asymptotic length for a same short life species are higher in the most productive area (Figure 5). The availability of food and temperature in the Mediterranean Sea is much lower than the eastern central Atlantic Ocean (Stergiou, 2000). Indeed, the instability of primary production and hydrographic conditions (Puerta *et al.*, 2015) could make the Mediterranean Sea less suitable for *S. aurita* populations. The complex mesoscale eddy complexes of the western Mediterranean Sea resulting from the influx of Atlantic Ocean water have different implications for feeding, transport and larval survival. This has important consequences for the productivity and functioning of the Mediterranean pelagic ecosystem (Puerta *et al.*, 2015). According to Bakun (2013), some mid-scale vorticity features provide improved feeding and retention conditions for pelagic larvae. While in the Californian Current, a significant delay in the spring transition (Barth *et al.*, 2007) might change the ecosystem, affecting primary production (Thomas & Brickley, 2006), zooplankton (Mackas *et al.*, 2006) and fish (Brodeur *et al.*, 2018). For example, the growth of Atlantic herring *Clupea harengus* L. 1758 related in part to the temperature of summer water (Anthony & Fogarty, 1985) while for Pacific herring *Clupea pallasii* Valenciennes 1847, Haist and Stocker (1985) found that SST of 12–13°C was optimal for juvenile growth. In the eastern central Atlantic, the seasonal variability of wind forcing is the main driver of seasonal variability in surface chlorophyll (Auger *et al.*, 2016) and affects the distribution and abundance of fish populations and their associated fisheries, over a large range of timescales (Thiaw *et al.*, 2017). The environmental processes responsible for changes in growth rates between different regions are not always clearly identified, but in most of the examples given, they seem to be related to temperature and abundance of food.

In addition to environmental factors, high rates of fishing mortality can alter population structure and growth rates. For example, in the Mediterranean Sea (Greece), it increased from 32 cm in 1952 (Ananiades, 1952) to 21 cm in 2005 (Tsikliras *et al.*, 2005; $\Delta = -11$ cm). In contrast, there is an increase in L_{∞} in the Venezuelan western central Atlantic Ocean (Mendoza *et al.*, 1994) estimated at 26 cm (in 1994) and recently, the study of Barrios *et al.* (Barrios *et al.*, 2010) showed a slight increase in asymptotic length to 27 cm ($\Delta = +1$ cm). In the eastern central Atlantic Ocean, we observed a decrease of asymptotic length L_{∞} of *S. aurita*, particularly in Senegal, from 42 cm in 1950 (Postel, 1955) to 35.4 cm in this study (2013–2014; $\Delta = -7$ cm). In Greece, the commercial exploitation of *S. aurita* has steadily increased since the early 1990s (www.statistics.gr/en/statistics/agr) due to a high fish market demand drive by the canning industry as bait for the profitable tuna (Thunnidae) and swordfish (Xiphidae) fisheries. Total landings increased from 69t in 1990 to 2733t in 2002 (Tsikliras, 2004). At the same time, in the west central Atlantic Ocean area, *S. aurita* has not yet reached the state of overexploitation. In addition, a drastic reduction in catches was reported in 2009 (WECAFC, 2014). *Sardinella aurita* has been over-exploited off west Africa for a decade (FAO, 2016) and Thiaw *et al.* (2017) assumed that increased fishing presence could have a strong influence on the decline in *S. aurita* growth in Senegal. As concluding remark, the environmental characteristics and the level of fishing pressure on a small pelagic fish species had a balanced effect on their

growth parameters (L_{∞} , k and φ'), at least for *S. aurita*, and thus should be considered as phenotypic parameters.

4.2 | Reproductive strategy of *Sardinella aurita*

A sex ratio biased slightly toward females (51.1%) agrees with results of several authors studying the *S. aurita* population off Senegal (Boëly, 1982; Conand, 1977), Mauritania (Wague & Mbodj, 2002) and in the Mediterranean Sea. Boëly (1979) noted there was a slight predominance of females (55%) among younger and older individuals off the Senegal coast. This slight difference in sex ratio could be attributed to differences in reproductive growth (more females are produced; Boëly, 1982), differential mortality or differences in the energy cost of reproduction between sexes (Tsikliras & Antonopoulou, 2006). Size at first sexual maturity (L_{T50}) for males and females was 24.8 and 25.7 cm, respectively in our present study. Conand (1977), Boëly (1982) and Fréon (1988) found smaller size at first sexual maturity than present study while Goudiaby et al. (2008) and Samba (2011) found larger L_{T50} than present study (Supporting Information Table S2) for both males and females. According to Boëly (1982), L_{T50} of *S. aurita* may vary from 1 year to another or within the same year. In the Mediterranean Sea, *S. aurita* L_{T50} range 15–16.8 cm is for females and 14–15.8 cm for males, whereas in the western central Atlantic Ocean (where most studies have focused on females) L_{T50} ranged from 18 to 20 cm. We can assume, therefore, that L_{T50} for *S. aurita* also varies throughout its distribution. Size at first maturity depends on environmental and genetic factors (Wootton, 1998), but may also be influenced by other factors, such as long-term fishing pressure (Thiaw et al., 2017). Adaptive phenotypic plasticity is often the only way for populations to react quickly to environmental change and thus ensure their survival. A change in L_{T50} for an *S. aurita* population is probably one of the best indicators of its response to changes and stress in its environment.

The length-mass relationship parameters calculated for *S. aurita* caught in the eastern central Atlantic Ocean (Mauritania and Senegal) are similar in values to those calculated for fish in the western central Atlantic Ocean (off Venezuela). However, lower values have been calculated for fish caught in the Mediterranean Sea (Koutrakis & Tsikliras, 2003). Many factors (e.g., morphology, proportion of fatty acids, sex, maturity stage, egg density, condition of the digestive tract, etc.) can lead to fluctuations in the mass of an individual fish (Wootton, 1998). Variations in K suggest that males and females adopt a similar energy intake strategy during gonad maturation and spawning in that K reaches its maximum value the month before the beginning of spawning (May or September). According to Boëly (1982) and Fréon (1988), the mass of *S. aurita* seems to be intimately related to upwelling intensity and agrees with the results obtained in present study.

Studies of *S. aurita* populations sampled off the coast of Senegal have shown that sexual activity occurs over most of the year and that the number and magnitude of spawning peaks change from year to year and from one area to another (Supporting Information Table S2). The spawning pattern we found in our study corresponds to the patterns identified by Cury and Fontana (1988) in Senegal. However, the pattern differed from those identified by Conand (1977), Boëly (1982), Goudiaby et al. (2008) and Samba (2011) for Senegal and by

Wague & Mbodj (2002) for Mauritania. Spawning seems to be correlate with periods of high zooplankton abundance. In west Africa, breeding strategies are associated with local environmental conditions (Fréon, 1988; Roy et al., 1989). In places where spawning occurs twice annually, *S. aurita* is better able to exploit its environment and maintain its population. A single peak of reproduction over a 2 month (Tsikliras & Antonopoulou, 2006), 3 month (Gaamour et al., 2001), or 4 month period (Ananiades, 1952) occurs in the Mediterranean Sea, whereas a more extended breeding season occurs in the western central Atlantic Ocean (October to April), which supports our results for those coastal areas. We observed that peak spawning corresponds to periods of low sea surface temperature (February or March, depending on the year). This may be due to temperature having a direct effect on the flow of energy through an ecosystem and population dynamics (Diankha et al., 2018; Thiaw et al., 2017). Species-specific differences in fish tolerance to abiotic factors (e.g., temperature, food availability and other abiotic factors) show species-specific changes in population fecundity. Embryonic stage duration and larval survival respond to physical processes, such as water temperature and food availability, thereby affecting recruitment in upwelling systems (Tiedemann & Brehmer, 2017). Repetitive breeding tends to have a longer spawning season than recruited spawners; thus, increasing the likelihood that their offspring will encounter favourable environmental conditions for growth and survival. For the many environments studied, it is generally accepted that changes in SST alter ecological stability. Ben-Tuvia (1960) found a positive relationship between the SST in March (pre-spawning period) and the strength of the year-round *Sardinella* age classes in the eastern Mediterranean Sea. In southern California, warm temperatures allow larval development and successful breeding of sardines (MacCall, 2009). Thus, water temperatures and food availability can affect abundance (Thiaw et al., 2017), recruitment (Diankha et al., 2018), stages of egg and larvae (Tiedemann & Brehmer, 2017), distribution (Sarré et al., 2018) and productivity (Auger et al., 2016) of pelagic fish. Any modification to the levels of temperature and upwelling might cause a mismatch between *S. aurita* reproduction and occurrence of their food and other organisms, leading to recruitment failures.

Sardinella aurita adopts a specific growth and reproductive strategy that is a reaction to specific environmental cues. We observed significant differences in the eastern Atlantic Ocean v. the Mediterranean Sea. The primary spawning period for *S. aurita* occurs in times of high zooplankton abundance (during upwelling) and in places that are generally the most favourable for early life-stage development. This strategy allows *S. aurita* abundance to respond to fluctuations in food availability. Surprisingly, even under the effect of multiple stressors (mainly environmental changes), the size at spawning for *S. aurita* does not vary in the Canary Current LME. Such results should be considered for management purposes, particularly in the context of climate change and suggest that such parameters must be regularly updated for accurate fisheries management.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank the editor and two anonymous reviewers for their insightful comments on the manuscript and their very useful

suggestions, which significantly improved its quality. We are thankful to USAID Comfish project for allowing the use of their database and all CRODT technicians for their professionalism during the data collection on the field all the year around.

Author contributions

Conceptualization: BSB PB WE.; Data curation: BSB FNS.; Formal analysis: BSB KB JK.; Methodology: BSB KB.; Project administration: BSB PB.; Resources: FNS.; Software: BSB KB.; Validation: PB, WE.; Supervision: MF MD. Visualization: BSB.; Writing original draft: BSB.; Writing – review & editing: PB WE JK KB.; All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

Competing interests

The authors have declared that no competing interests exist.

ORCID

Bocar S. Baldé  <https://orcid.org/0000-0002-5255-3286>

REFERENCES

- Ananiades, C. (1952). Quelques Considérations Sur L'allache Biométriques (*Sardinella aurita* CV). *Praktika Hellenic Hydrobiological Institute*, 5, 5–45.
- Anthony, V. C., & Fogarty, M. J. (1985). Environmental effects on recruitment, growth and vulnerability of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) in the Gulf of Maine region. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, s158–s173.
- Auger, P.-A., Gorgues, T., Machu, E., Aumont, O., & Brehmer, P. (2016). What drives the spatial variability of primary productivity and matter fluxes in the north-west african upwelling system? A modelling approach and box analysis. *Biogeosciences*, 13, 6419–6440.
- Bakun, A. (1990). Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*, 247, 198–201.
- Bakun, A. (2013). Ocean eddies, predator pits and Bluefin tuna: implications of an inferred 'low risk-limited Payoff' reproductive scheme of a (former) archetypical top predator. *Fish and Fisheries*, 14, 424–438.
- Barrios, A., Guzmán, R., Mendoza, J., Gómez, G., & Vizcaino, G. (2010). Parámetros de Crecimiento Y Mortalidad Total de La Sardina *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1810) En El Nororiente Venezolano Durante El Periodo 1990 a 2008. *Zootecnia Tropical*, 28, 457–466.
- Barth, J. A., Menge, B. A., Lubchenko, J., Chan, F., Bane, J. M., Kirincich, A. R., ... Washburn, L. (2007). Delayed upwelling alters near-shore Coastal Ocean ecosystems in the northern California current. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 3719–3724.
- Barton, E. D., Field, D. B., & Roy, C. (2013). Canary current upwelling: more or less? *Progress in Oceanography*, 116, 167–178.
- Ben-Tuvia, A. (1960). Synopsis of biological data on *Sardinella aurita* of the Mediterranean Sea and other waters. *Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology*, 14, 287–312.
- von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth Laws. II). *Human Biology*, 10, 181–213.
- Boëly, T. (1979) Biologie de deux espèces de sardinelles *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 et *Sardinella maderensis* Lowe, 1841 des Côtes sénégalaises (Thèse de doctorat). Université Paris VI, Paris.
- Boëly, T. (1982). Etude Du Cycle Sexuel de La Sardinelle Ronde (*Sardinella aurita* Val. 1847) Au Sénégal. *Océanographie Tropicale*, 17, 3–13.
- Boëly, T., Fréon, P., & Stéqueert, B. (1982). La Croissance de *Sardinella aurita* (Val. 1847) Au Sénégal. *Océanographie Tropicale*, 17, 103–119.
- Boltachev, A. R., & Karpova, E. P. (2014). Faunistic revision of alien fish species in the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 5, 225–241.
- Brodeur, R. D., Hunsicker, M. E., Hann, A., & Miller, T. W. (2018). Effects of Warming Ocean conditions on feeding ecology of small pelagic fishes in a coastal upwelling ecosystem: a shift to gelatinous food sources. *Marine Ecology Progress Series*, View, 1–15.
- Chaboud, C., Fall, M., Ferraris, J., Fontana, A., Fonteneau, A., Laloë, F., ... Thiao, D. (2015). Comment on 'fisheries catch misreporting and its implications: The case of Senegal'. *Fisheries Research*, 164, 322–324.
- Charouki, N., Sarré, A., Serghini, M., Ebaye, O. S., & Krakstad, J. O. (2011). Contribution to acoustic targets identification in Northwest Africa by statistical schools properties. In *Science and Management of Small Pelagics. Symposium on science and the challenge of managing small pelagic fisheries on shared stocks in Northwest Africa* (pp. 285–294). Rome: FAO.
- Chikhi, L. (1995) Différenciation génétique chez *Sardinella aurita* et *S. maderensis* Allozymes et ADN mitochondrial. Doctoral Thesis. Université de Paris O6, France.
- Conand, C. (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. *Cahiers ORSTOM. Série Océanographie*, 15, 301–312.
- Cury, P., & Fontana, A. (1988). Compétition et Stratégies Démographiques Comparées de Deux Espèces de Sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) Des Côtes Ouest-Africaines. *Aquatic Living Resources*, 1, 165–180.
- De Mendiburu, F. (2014) *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research R Package* (Version 1).
- Diankha, O., Ba, A., Brehmer, P., Brochier, T., Sow, B. A., Thiaw, M., ... Demarcq, H. (2018). Contrasted optimal environmental windows for both *Sardinella* species in Senegalese waters. *Fisheries Oceanography*, 27, 351–365.
- Ekman, V. W. (1905). On the influence of the Earth's rotation on ocean-currents. *Arkiv Foer Matematik, Astronomi och Fysik*, 2, 1–52.
- FAO. (2016) *Report of the FAO working group on the assessment of small pelagic fish off Northwest Africa* (FAO Fisheries and Aquaculture Report N 1122). Casablanca, Maroc: FAO. www.fao.org/docrep/017/i3135b/i3135b.pdf
- Felder, D. L. (2009). *Gulf of Mexico origin, Waters and Biota: Biodiversity Biodiversity* (Vol. 1). College Station, TX: Texas A&M University Press.
- Fontana, A. (1969). Etude de La Maturité Sexuelle Des Sardinelles *Sardinella eba* (Val) et *Sardinella aurita* C. et V. de La Région de Pointe-Noire. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographique*, VII, 111–114.
- Fréon, P. (1988) *Réponses et adaptations des stocks de Clupeïdes d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation: analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal* (Doctoral thesis). Université d'Aix Marseille II, Marseille.
- Froese, R. & Pauly, D. (2016) FishBase: World Wide Web Electronic Publication Version. www.fishbase.org
- Gaamour, A., Missaoui, H., Ben-Abdallah, L. & El Ahmed, A. (2001) Paramètres Biologiques de La Sardinelle Ronde (*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847) Dans La Région Du Cap Bon (Canal Siculo-Tunisien). *GFCM, Kavala, Greece* 2001.
- Gassman, J., Eslava, N., & González, L. W. (2008). Reproducción de La Sardina, *Sardinella aurita* (Cupleiformes: Clupeidae) Del Sureste de La Isla de Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 56, 1813–1824.
- Goudiaby, K. D., Samb, B., & Sylla, M. (2008). Contribution À La Connaissance de La Biologie Des Sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) Du Littoral Sénégalais. In *Symposium on science and the challenge of managing small pelagic fisheries on shared stocks in Northwest Africa Fisheries & aquaculture proceedings* (Vol. 18, pp. 69–82). Rome: FAO. www.fao.org/docrep/017/i2523b/i2523b.pdf.
- Haist, V., & Stocker, M. (1985). Growth and maturation of Pacific herring (*Clupea harengus Pallas*) in the strait of Georgia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, s138–s146.
- Harrell Jr, F. E. (2017) With Contributions from Charles Dupont and Many Others: Hmisc: Harrell Miscellaneous. R Package Version 3.17-2. www.cran.r-project.org/web/packages/Hmisc/index.html
- Hastie, T., & Tibshirani, R. (1986). Generalized additive models. *Statistical Science*, 1, 297–318.
- Isselmou, O. & Baye, C. (2009) *Evaluation et cartographie de l'abondance du stock de la sardinelle ronde dans la zone Nord-Ouest Africaine* (Master's thesis). Pôle Halieutique (Agrocamus Ouest) et CRH de Sète.

- Koutrakis, E. T., & Tsikliras, A. C. (2003). Length-weight relationships of fishes from three northern Aegean estuarine systems (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, 19, 258–260.
- Le Bec, C. (1983). Cycle Sexuel et Fécondité de La Sole *Solea Vulgaris* (Quensel, 1806) Du Golfe de Gascogne. *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes*, 47, 179–189.
- Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology*, 20, 201–219.
- MacCall, A. D. (2009). Mechanisms of low-frequency fluctuations in sardine and anchovy populations. In *Climate change and small pelagic fish* (pp. 285–299). Cambridge: Cambridge University Press.
- Mackas, D. L., Peterson, W. T., Ohman, M. D., & Lavaniegos, B. E. (2006). Zooplankton anomalies in the California current system before and during the warm ocean conditions of 2005. *Geophysical Research Letters*, 33, S07.
- McQuinn, I. H., Cleary, L., & O'Boyle, R. N. (1990). Estimation de La Mortalité Naturelle. In *Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques Nouvelle - Ecosse, Canada: Projet CIEO-860060* (pp. 441–464). Halifax: Centre International d'Exploitation des Océans.
- Mendoza, J. J., Fréon, P., & Guzmán, R. (1994). VPA estimates of fishing mortality and exploited biomass from *Sardinella aurita* catch-at-length data in eastern Venezuela. *NAGA, the ICLARM Quarterly*, 17, 32–36.
- Mildenberger, T. K., Taylor, M. H., & Wolff, M. (2017). Extending ELEFAN in R. Figshare. www.figshare.com/articles/Supplementary_material_Extending_ELEFAN_in_R/4055454/3
- Ndoye, S., Capet, X., Estrade, P., Sow, B., Machu, E., Brochier, T., ... Brehmer, P. (2017). Dynamics of a 'low-enrichment high-retention' upwelling center over the southern Senegal shelf. *Geophysical Research Letters*, 44, 5034–5043.
- Pauly, D. (1983). *Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks*. Fisheries Report 234. Rome: FAO.
- Postel, E. (1955) Résumé Des Connaissances Acquisées Sur Les Clupeïdes de l'Ouest Africain. Rapport Atlantique. *Rapport et Procès-verbaux de Conseil permanent international d'Exploration de La Mer* 137, 14–17.
- Puerta, P., Hunsicker, M. E., Quetglas, A., Álvarez-Berastegui, D., Esteban, A., González, M., & Hidalgo, M. (2015). Spatially explicit modeling reveals cephalopod distributions match contrasting trophic pathways in the Western Mediterranean Sea. *PLoS One*, 10, e0133439.
- Roy, C., Cury, P., Fontana, A., & Belvéze, H. (1989). Stratégies Spatio-Temporelles de La Reproduction Des Clupeïdes Des Zones D'upwelling d'Afrique de l'Ouest. *Aquatic Living Resources*, 2, 21–29.
- Samba, O. (2011). *Nouvelle évaluation des caractéristiques biologiques de Sardinella aurita (valenciennes, 1847) et Sardinella maderensis (lowe, 1841)*. Mémoire DEA: Université Cheikh Anata Diop de Dakar (UCAD).
- Sarré, A., Krakstad, J.-O., Brehmer, P., & Mbye, E. M. (2018). Spatial distribution of Main clupeid species in relation to acoustic assessment surveys in the continental shelves of Senegal and The Gambia. *Aquatic Living Resources*, 31, 9.
- Stergiou, K. I. (2000). Life-history patterns of fishes in the Hellenic seas. *Web Ecology*, 1, 1–10.
- Sylla, M., Brochier, T., Pecquerie, L., Ndiaye, O., Richaume, M., & Brehmer, P. (2016). Senegalese *Sardinella aurita* from 1995 to 2011: Review of size spectra, sex ratio, gonadal somatic and condition indexes from small scale main national landing sites. In B. Ba & G. Kraus (Eds.), *Brehmer patrice* (pp. 51–51). Dakar: SRFC/CSRP; IRD.
- Thiao, D. (2009) *Un système d'indicateurs de durabilité des pêcheries côtières comme outil de gestion intégrée des ressources halieutiques sénégalaises* (PhD thesis) Université de Versailles Saint-Quentin-en-Yvelines, France.
- Thiaw, M., Auger, P.-A., Sow, F. N., Brochier, T., FAYE, S., Diankha, O., & Brehmer, P. (2017). Effect of environmental conditions on the seasonal and inter-annual variability of small pelagic fish abundance off north-West Africa: the case of both Senegalese *Sardinella*. *Fisheries Oceanography*, 26, 583–601.
- Thomas, A. C., & Brickley, P. (2006). Satellite measurements of chlorophyll distribution during spring 2005 in the California current. *Geophysical Research Letters*, 33 L22505.
- Tiedemann, M., & Brehmer, P. (2017). Larval fish assemblages across an upwelling front: indication for active and passive retention. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 187, 118–133.
- Tsikliras, A. C. (2004) *Biology and Population Dynamics of Round Sardinella (Sardinella aurita Valenciennes, 1847) in Kavala Gulf (Northern Aegean Sea, Greece)* (PhD thesis) Aristotle University of Thessaloniki, Greece.
- Tsikliras, A. C., & Antonopoulou, E. (2006). Reproductive biology of round *Sardinella (Sardinella aurita)* in north-eastern Mediterranean. *Scientia Marina*, 70, 281–290.
- Tsikliras, A. C., Koutrakis, E. T., & Stergiou, K. I. (2005). Age and growth of round *Sardinella (Sardinella aurita)* in the northeastern Mediterranean. *Scientia Marina*, 69, 231–240.
- Wague, A., & Mbodj, O. B. (2002). Etude de Quelques Aspects de La Reproduction Chez La Sardinelle Ronde *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) Pechee Le Long Des Côtes Mauritanienne. *Bulletin Scientifique de l'Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches*, 29, 13–18.
- WECAFC, W. C. A. F. (2014) *Status of the stocks of the Western Central Atlantic-FAO statistical area 31.Port of Spain, Trinidad and Tobago, 26-March 28, 2014*. 15th session. Port of Spain, Trinidad and Tobago: FAO. 9.
- Wood, S., & Wood, M. S. (2017) Package 'mgcv'. R Package Version 1–7. <https://cran.r-project.org/web/packages/mgcv/mgcv.pdf>
- Wootton, R. J. (1998). *Ecology of teleost fishes* (2nd ed.). Dordrecht: Kuwer Academic Publishers.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 3–14.

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

How to cite this article: Baldé BS, Sow FN, Ba K, et al. Variability of key biological parameters of round sardinella *Sardinella aurita* and the effects of environmental changes. *J Fish Biol.* 2019;1–11. <https://doi.org/10.1111/jfb.13903>

Annexe 3 : Liste des Publications et communications de l'auteur

Articles scientifiques et rapports

- **Balde B.S.**, Faye S., Thiam N., Mbaye A., Fall, M., Diouf M., Brehmer P. Efficiency of co-management in a small West African fishermen harbor: the case of a tiny no-take zone (Coastal Management, *soumis*).
- **Balde B.S.**, Fall M., Kantoussan J., Sow F. N., Diouf M., Brehmer P. Age and growth of Sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum, 1792) off Senegal northern coast (*Sardina pilchardus*) growth parameters variability under environmental change (Thalassas: An International Journal of Marine Sciences , *soumis*).
- **Baldé, B.S.**, Brehmer, P., Sow, F. N., Ekau, W., Kantoussan, J., Fall, M., & Diouf, M., 2018. Population dynamics and stock assessment of *Ethmalosa fimbriata* in Senegal call for fishing regulation measures. Regional Studies in Marine Science, 24, 165–173. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2018.08.003>
- **Baldé, B.S.**, Sow, F.N., Ba, K., Ekau, W., Brehmer, P., Kantoussan, J., Fall, M., Diouf, M., 2019. Variability of key biological parameters of round sardinella *Sardinella aurita* and the effects of environmental changes. Journal of Fish Biology, 94, 391–401. <https://doi.org/10.1111/jfb.13903>
- **Baldé, B.S.**, Döring, J., Ekau, W., Diouf, M., Brehmer, P., 2019. Bonga shad (*Ethmalosa fimbriata*) spawning tactics in an upwelling environment. Fisheries Oceanography. 00, 1–12. <https://doi.org/10.1111/fog.12451>
- **Balde B.S.**, Fall M., Kantoussan J., Sow F. N., Diouf M., Brehmer P., 2019. Fish-length based indicators for improved management of the sardinella fisheries in Senegal. Regional Studies in Marine Science, 31, 100801. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2019.100801>
- **Baldé B.S.**, Diadiou H.D., Sow F.N., Fall M., Brehmer Patrice. Dynamique du Yabóy mërég et du Cobo au Sénégal dans un contexte de changement climatique: diagnostic et synthèse bioécologiques. 2019, 4 p. multigr. (Les Notes Politiques de l'ISRA-BAME). <http://www.documentation.ird.fr/hor/fdi:010076716>
- **Balde B.S.**, Brehmer Patrice, Mbaye A., Sadio O., Faye S., Diallo A., Machu Eric, Sarr A., Thiam D., Thiaw M. (2016). Co-management in West African small-scale fisheries: point zero before immersion of an artificial reef in a narrow no takes area. In: International conference ICAWA 2015: extended book of abstract: the AWA project: ecosystem approach to the management of fisheries and the marine environment in West African waters. Dakar: SRFC/CSRP; IRD, 90-91. International Conference AWA (ICAWA), 2., Dakar (SEN), 2015/11/17-19. ISBN 978-9553602-0-2.
- **Baldé B.S.**, Thiaw M., Ngom F., Ba K., Ekau W., Sadio O., Fall M., Sarr A., Diouf M., Brehmer Patrice. (2017). Dynamics of *Ethmalosa fimbriata* in Southern Senegal. In: Brehmer Patrice (ed.), Ba B. (ed.), Kraus G. (ed.) International conference ICAWA 2016: extended book of abstract: the AWA project: ecosystem approach to the management of fisheries and the marine environment in West African waters. Dakar: SRFC/CSRP; IRD, 63-64. ICAWA: International Conference AWA, 3., Dakar (SEN), 2016/12/13-15. ISBN 978-2-9553602-0-5.
- **Baldé B.S.**, Brehmer P., Mbaye A., Faye S., Diallo A., Thiam D., Machu E., Mbaye N., Thiaw M. (2015). Appui à l'établissement de la situation de références pré-immersion du récif artificiel dans la Zone interdite de Pêche (ZIP) du site de cogestion de Ouakam. Rapport d'activités. IRD. 17p.

Présentations réalisées en conférences internationales

Présentations Orales en conférences internationales

- **Balde B.S.**, Döring J., Ekau W., Diouf M., Brehmer P. (2018). Fécondité potentielle d'*Ethmalosa fimbriata* dans un environnement d'upwelling. ED2DS, 26 - 27 Juin 2018. Université de Thies (Thies, Sénégal).
- **Balde B.S.**, Sow F. N., Ba K., Ekau W., Thiaw M., Kantoussan J., Fall M., Diouf M., Brehmer P. (2018). *Sardinella aurita* key biological parameters variability under the effects of environmental changes. Preface, 17 – 20 Avril 2018. Arrecife, Lanzarote (Canary Islands, Espagne).
- **Balde B.S.**, Döring J., Ekau W., Brehmer P., Kantoussan J., M. Fall, Diouf M., (2018). Predictions of population fecundity in *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825) reveal spawning tactics in an upwelling environment. 03-05 Mai 2018. Ziguinchor (Senegal).
- **Balde B.S.**, Sow F. N., Ekau W., Thiaw M., Sadio O., Fall M., Diouf M., Brehmer P. (2016). Dynamics of *Ethmalosa fimbriata* in Southern Senegal. International Conference AWA (ICAWA), 13 -15 Décembre 2016, Dakar (Sénégal).
- **Balde B.S.**, Brehmer Patrice, Mbaye A., Sadio O., Faye S., Diallo A., Machu Eric, Sarr A., Thiam D., Thiaw M. (2015). Co-management in West African small-scale fisheries: point zero before immersion of an artificial reef in a narrow no takes area. International Conference AWA (ICAWA), 17 -19 Novembre 2015, Dakar (Senegal).

Posters présentés en conférences internationales

- **Balde B.S.**, Döring J., Ekau W., Diouf M., Brehmer P. (2018). Forecasts of population fecundity in *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825) reveal spawning tactics in an upwelling environment. Preface, 17 – 20 Avril 2018. Arrecife, Lanzarote (Canary Islands, Spain).
- **Balde B.S.**, Brehmer P., Sow F. N., Ekau W., Kantoussan J., Fall M., Diouf M., (2018). Modelling and management options in a context of increase fishing effort and efficiency and climate change: Case of *Ethmalosa fimbriata* in Southern Senegal. Preface, 17 – 20 Avril 2018. Arrecife, Lanzarote (Canary Islands, Espagne).
- **Balde B.S.**, Sow F. N., Ba K., Ekau W., Thiaw M., Kantoussan J., Fall M., Diouf M., Brehmer P. (2017). *Sardinella aurita* growth parameters variability under the balanced effects of climate change and fishing pressure. 13 -17 Novembre 2017, Mindelo (Cap-Vert)

Annexe 4 : Certificats de participation aux conférences internationales









2nd INTERNATIONAL CONFERENCE AWA "ICAWA"

Ecosystem Approach to the Management of Fisheries and the Marine Environment in West African Waters

17th- 19th November 2015 – Hotel Le Ndiambour – Dakar, Senegal

CERTIFICATE OF PARTICIPATION

Delivered to Mr Bocar Sabaly BALDE who had participated at the 2nd INTERNATIONAL CONFERENCE AWA organized by the SUB-REGIONAL FISHERIES COMMISSION and IRD from 17th-19th November 2015, Hotel le Ndiambour, Dakar, Senegal.

Dakar, Senegal, November 30th, 2015

Dr. Patrice BREHMER

Coordinateur du projet AWA (BMBWF-IRD)

Mr. Babacar BA

Chef département SCS (SRFC)



Avec le soutien de LA COOPÉRATION BELGE AU DÉVELOPPEMENT .be



Attestation

Le Directeur de l'Institut fondamental d'Afrique noire Cheikh Anta Diop (IFAN Ch. A. Diop, Dakar, Sénégal) et le Directeur du Musée royal de l'Afrique centrale (MRAC, Tervuren, Belgique), certifient que

BALDE Bocar Sabaly

a régulièrement suivi les cours du stage sur la

« Formation de base à l'utilisation de FishBase et à la taxinomie des poissons africains »

organisé à l'IFAN Ch. A. Diop du 23 au 28 novembre 2015

Le Directeur de l'IFAN Ch. A. Diop

Hamady Bokoum

Le Directeur général du MRAC

Guido Gryseels

Annexe 5 : Participation aux Conférences/ Séminaires / Ateliers

- 6th edition of Workshop « CASAMANSUN ». 03-05 Mai 2018. Ziguinchor, Senegal.
- PREFACE International Conference on Ocean, Climate and Ecosystems and PREFACE Final Assembly. 17 – 20 April 2018. Arrecife, Lanzarote (Canary Islands, Spain).
- 4th International Conference 'AWA'- Ecosystem Approach to the Management of fisheries and the Marine Environment in West African Waters. 13th -17th November 2017, Mindelo, Cape Verde.
- 3rd International Conference 'AWA'- Ecosystem Approach to the Management of fisheries and the Marine Environment in West African Waters. 13th -15th December 2016, Dakar, Sénégal.
- Participation au Summer School organisée par le ZMT "Ecology of Eastern Boundary Upwelling Systems" à Saint Louis (Sénégal) du 25 avril au 1er mai 2016.
- 2nd International Conference 'AWA'- Ecosystem Approach to the Management of fisheries and the Marine Environment in West African Waters. 17th -19th November 2015, Dakar, Sénégal.
- Formation de base à l'utilisation de FishBase et de la taxonomie des poissons africains organisée par le Laboratoire de Biologie Marine de l'Institut Fondamental d'Afrique Noir (IFAN) du 23 au 28 novembre 2015 à Dakar au Sénégal.
- 1st International Conference 'AWA' – Ecosystem Approach to the Management of fisheries and the Marine Environment in West African Waters. 09th -11th December 2014, Dakar, Sénégal.
- Réunion Préparatoire CITES-Requins, Février 2013 à Dakar, Sénégal.
- Atelier régional sur les Pêcheries Artisanales en Afrique de l'Ouest : Etat des lieux, facteurs de changement et enjeux de la cogestion, avril 2013 à Dakar (Sénégal).
- Participation en qualité de rapporteur de la Réunion du Groupe de travail
- « Aménagement » et « Recherche » du projet PARTAGE en mai 2013 à Saint-Louis, Sénégal.
- Atelier de formation sur les Changements Climatiques du 05 au 06 Décembre 2014.
- Atelier final de présentation des résultats du projet CEPIA (Co-construction d'indicateurs de gestion des AMP) UICN-MACO, juin 2013, Dakar, Sénégal.

Annexe 6 : autres réalisations au cours de la thèse : Voyages d'études, campagne en mer etc.

Voyages d'études

- Avril 2018 : Un séjour de 25 jours a été réalisé à l'**Institut de Recherche pour le Développement (Brest / France)** pour la rédaction de l'article : « *Sardinella aurita* key biological parameters variability under the effects of environmental changes » ;
- Juillet-Décembre 2017 : Un séjour de 5 mois a été réalisé au **Leibniz Centre for Tropical Marine Research (Brème / Allemagne)** pour la rédaction d'un article portant sur : « Forecasts of population fecundity in *Ethmalosa fimbriata* (Bowdich, 1825) reveal spawning tactics in an upwelling environment »
- Février 2017 : Un séjour de 21 jours a été effectué au **Leibniz Centre for Tropical Marine Research (Brème / Allemagne)** pour la rédaction d'un article portant sur : « Population dynamics and stock assessment of *Ethmalosa fimbriata* in Senegal call for fishing regulation measures ».

Campagne Scientifique à la mer

Participation à une campagne scientifique à bord du Meteor (navire de recherche allemand) entre le Sénégal et la Mauritanie, du 27.07.2016 au 27.08.2016.

Enseignement

Vacataire de 2016 à Aujourd'hui : Université Gaston Berger de Saint Louis / Unité de Formation et de Recherche Sciences Agronomiques, de l'Aquaculture et de Technologies Alimentaires : Master Gestion des Ecosystèmes Aquatiques. Saint-Louis, Sénégal.

Co-encadrement Mémoire Master

Fatou Kiné Gueye (2018), « Evaluation des récifs artificiels dans une zone interdite de pêche : Cas de Ouakam ». Institut Universitaire de Pêche et Aquaculture (IUPA/UCAD), Dakar, Sénégal.

Enquêtes de terrain

Août 2015 et 2018. Plusieurs activités ont été menées dans le site de Ouakam :

- Enquête auprès des pêcheurs de Ouakam sur les récifs artificiels immergés.
- Pêches expérimentales afin d'évaluer les ressources présentes dans la zone (taxonomie, abondance, taille, poids) ;
- Immersion de capteur d'oxygène pour avoir les données sur l'oxygène dissout et un profileur de courant à effet Doppler (ADCP) pour permettre de déterminer la direction et la vitesse du courant au niveau de la ZIP de Ouakam ;
- Estimer les différences de substrats benthiques entre les zones, une session vidéo sous-marine a été également réalisée.