

Pierre FREON

**REPONSES ET ADAPTIONS
DES STOCKS DE CUPLEIDES
D'AFRIQUE DE L'OUEST
A LA VARIABILITE DU MILIEU
ET DE L'EXPLOITATION**

**ANALYSE ET REFLEXION
A PARTIR DE L'EXEMPLE DU SENEGAL**

Editions de l'ORSTOM
INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DEVELOPPEMENT EN COOPERATION
Collection **ETUDES et THESES**
PARIS 1988

Cette étude a fait l'objet d'une thèse
présentée à l'Université d'Aix Marseille II, le 11 et 13 juin 1986
pour l'obtention du grade de Docteur ès Sciences

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

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

I INTRODUCTION [1]

"Chercher à connaître n'est souvent qu'apprendre à douter."
Mme Deshoulières

En matière d'étude des pêcheries, il est d'usage de souligner l'importance du sujet que l'on va traiter, si possible en chiffrant la production réelle ou potentielle à coup de milliers de tonnes. Il s'agit d'un exercice facile en ce qui concerne les poissons pélagiques côtiers du Sénégal, puisque les captures totales dans les eaux de la Zone Economique Exclusive (Z.E.E.) approchent 150.000 tonnes par an ces dernières années, dont plus de 100.000 tonnes pour les sardinelles. De plus, ces captures sont prélevées sur des stocks qui migrent sur l'ensemble de la région située entre la Mauritanie et la Guinée Bissau et qui représentent un potentiel de capture voisin d'un million de tonnes par an. Mais certains rétorqueront qu'il s'agit en fait d'espèces de médiocre valeur commerciale et donc de moindre intérêt.

Cette polémique est en réalité dépassée dans une région où règne la malnutrition, voire la famine à l'intérieur des terres alors que le poisson représente la principale source de protéine animale : 25 kg par personne et par an en équivalent frais (de 6 à 58 kg selon les régions) soit près de 60% de la ration protéique (12 à 77% selon les régions) (CHEVASSUS-AGNES et NDIAYE, 1977, 1979 ; KEBE, 1982). De plus, ces ressources sont pour la plupart naturellement instables, du fait qu'il s'agit d'animaux à vie courte situés dans un environnement fluctuant, leur exploitation intensive ayant pour conséquence d'augmenter cette instabilité [CSIRKE et SHARP, 1983]. Ceci vient donc accroître l'intérêt de leur étude dont la finalité sera de comprendre la variabilité de divers paramètres, afin d'aboutir à une gestion rationnelle des ressources et des systèmes d'exploitation.

Nous focaliserons notre attention sur l'exploitation des sardinelles au niveau de la Petite Côte du Sénégal (fig. 1) où la pêche est la plus importante (jusqu'à 80.000 t/an). Cependant, les pêcheries constituant un tout, nous serons amenés à évoquer le rôle des autres espèces pélagiques et à étudier les pêcheries des régions avoisinantes où migrent les sardinelles.

Les deux espèces de sardinelles observées au Sénégal sont Sardinella aurita VALENCIENNES, 1847, appelée communément sardinelle ronde, et Sardinella maderensis (LOWE, 1841) ou sardinelle plate, dont on utilisait couramment le synonyme Sardinella eba VALENCIENNES, 1847, jusqu'à ce que WHITEHEAD (1967) publie sa révision des clupéidés. Il s'agit de deux espèces très largement répandues le long des côtes ouest-africaines et en Méditerranée. On rencontre également des stocks importants en Atlantique de l'Ouest et dans le sud-est asiatique.

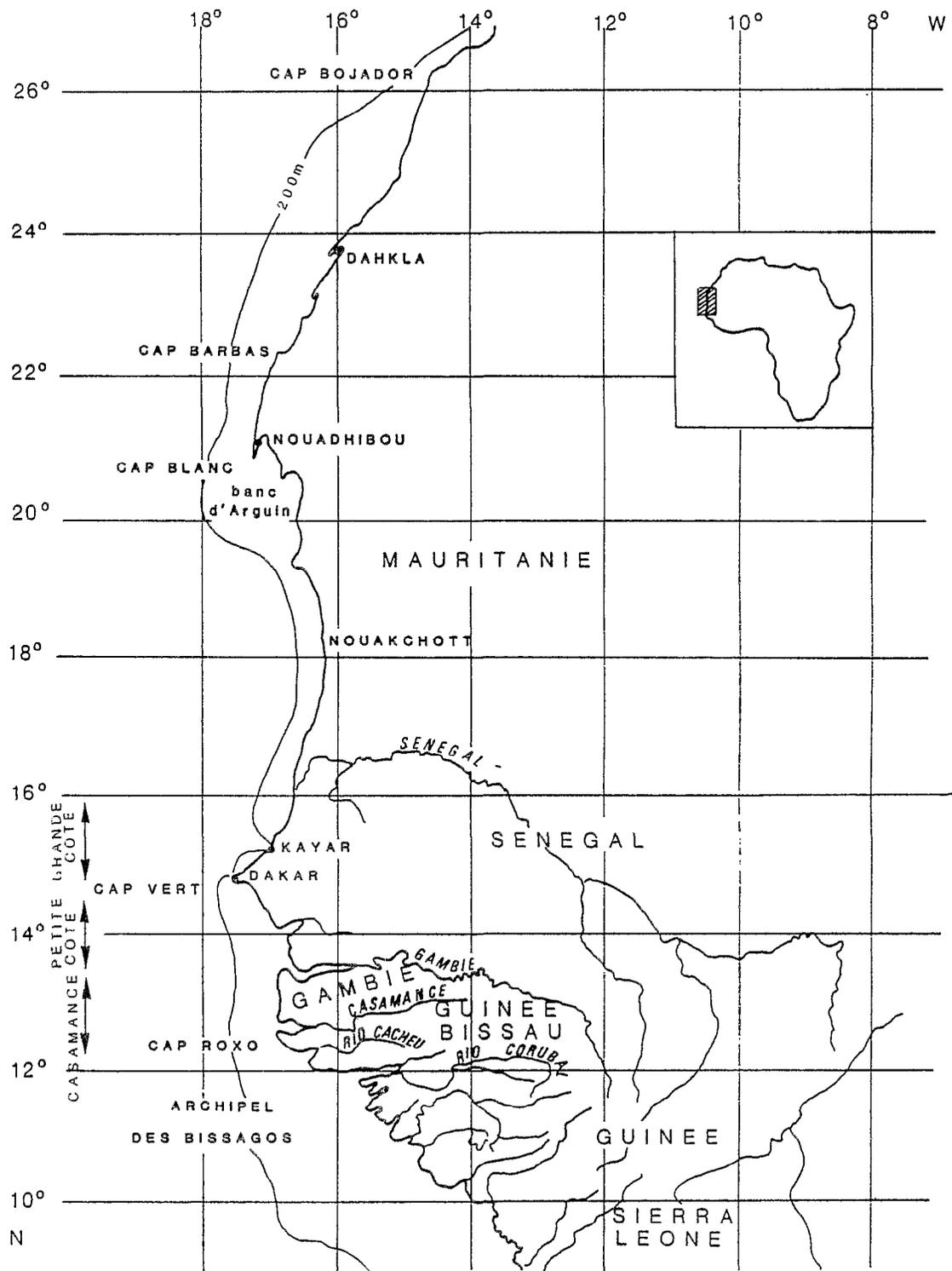


Fig-1- LOCALISATION DE LA ZONE SENEGALO-MAURITANIENNE (9°N à 26°N)

L'étude des sardinelles a débuté au Sénégal après la deuxième guerre mondiale et s'est intensifiée à partir des années soixante avec la création du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (C.R.O.D.T.), l'implantation de projets de la F.A.O. et des travaux menés par les chercheurs des pays de l'est à partir des navires de recherche ou des bateaux usines travaillant dans la région (BOELY, 1980).

Après un rappel des conditions de milieu et de la biologie des deux espèces on s'attachera à décrire les différentes pêcheries, la méthodologie de leur étude, leurs interactions et certains aspects socio-économiques de la profession au niveau de sa composante principale et originale : la pêche artisanale. La partie la plus importante de ce travail sera l'étude de certains volets de la dynamique des populations, avec deux thèmes majeurs : la variabilité des tailles individuelles à l'intérieur des bancs et les cohortes d'une part et la modélisation de la production en fonction de l'intensité de l'upwelling (remontée d'eaux froides et riches en sels nutritifs) d'autre part. Ces résultats nous conduiront à élargir le sujet vers d'autres stocks pélagiques côtiers de la région et à amorcer une étude comparative.

II LE MILIEU

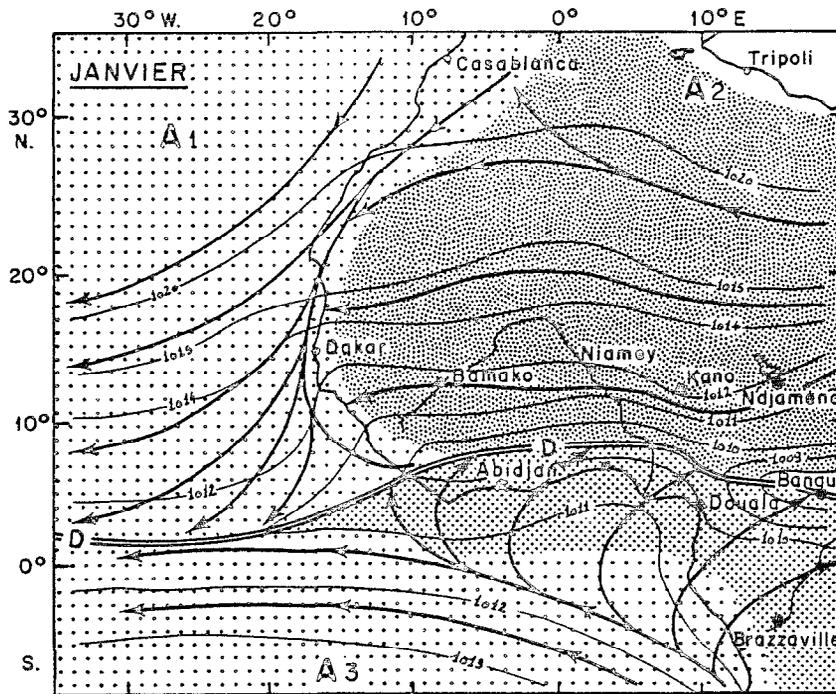
Ce chapitre est entièrement bibliographique. L'essentiel des quatre premiers sous chapitres est extrait de REBERT (1979, 1982), et a été réactualisé par des travaux plus récents. Seul le choix d'un indice d'upwelling comporte des réflexions personnelles. De telles synthèses ont déjà été réalisées il y a quelques années par DOMAIN (1980) et BOELY (1980), nous avons jugé nécessaire de les remettre à jour.

La région sénégalaise ne peut être isolée d'un ensemble hydroclimatique (mais aussi écologique, nous le verrons) s'étendant de 9° à 26°N. Nous dénommerons par la suite "zone sénégalomauritanienne" cet ensemble -bien qu'il intéresse en fait six pays riverains- que nous présentons ici.

II. 1. Le Plateau continental

Dans cette région, l'orientation générale de la côte est nord-sud, avec des inflexions vers l'est à chacune des extrémités: à partir du cap Barbas (22°N) au nord, et du cap Roxo (12° 15'N) au sud. L'isobathe des 150 mètres, qui marque ici la fin du plateau continental, est plus rectiligne, sauf aux extrémités. Le plateau continental s'élargit donc en forme de triangle vers le nord et vers le sud. Sa largeur, qui n'est que d'environ 30 milles dans la partie centrale de la zone, dépasse 80 milles aux extrémités (fig. 1). Au niveau de la presqu'île du Cap-Vert, point le plus occidental de la côte d'Afrique, le continent s'avance en forme de coin vers l'ouest, réduisant à quelques milles la largeur du plateau, 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.

Une carte sédimentologique, couvrant la majeure partie de la zone, a été établie par DOMAIN (1977), montrant que la plupart des fonds sont meubles, le plus souvent sableux ou sablo-vaseux.



CENTRES D'ACTION

-1015- Ligne isobare (pression en mb. au niveau de la mer)

== Tracé au sol de l'équateur mété. (F.I.T. sur le continent)

D Axe des basses pressions intertropicales.

A1 Cellule anticyclonique des Açores.

A2 " " maghrébino.

A3 " " de St. Hélène.

MASSES D'AIR

Atizé maritime

" " continental

Mousson

Tject. des masses d'air.

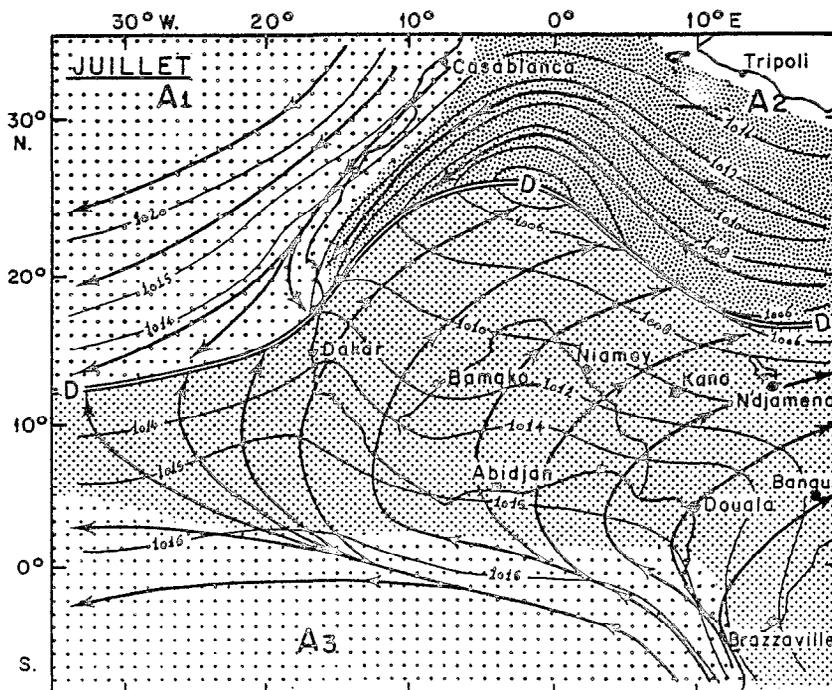


Fig.2 -La situation météorologique au dessus de l'Afrique en saison froide (janvier) et en saison chaude (juillet)-(d'après LEROUX, 1977)

II. 2. Météorologie

II. 2.1. Les masses d'air et les champs de pression

Au sol, le littoral se trouve sous l'influence de trois masses d'air principales au cours de l'année. Deux sont d'origine boréale, la troisième, d'origine australe, est séparée des précédentes par une surface de triple discontinuité (vent, température et humidité) : le front inter-tropical (FIT).

La masse d'air continental n'atteint la frange côtière que durant quelques mois (décembre à février) il s'agit d'air chaud et sec, qui en mer surmonte une masse d'air frais et humide, donc plus dense : la masse d'air maritime boréale (fig. 2).

La masse d'air australe ne s'observe à la côte que durant la période dite "d'hivernage", qui s'étend de mai à octobre dans la partie sud, et dont la durée diminue progressivement vers le nord pour pratiquement disparaître au nord de 20°, où cette masse d'air ne fait que de rares incursions. C'est un air chaud et humide, ayant traversé la zone équatoriale atlantique.

Les déplacements saisonniers de ces masses d'air sont régis par l'interaction de quatre champs de pression :

- deux systèmes maritimes permanents qui sont les anticyclones des Açores et de Sainte-Hélène.

- deux systèmes continentaux saisonniers : l'anticyclone maghrébin et la dépression saharienne.

Les mouvements du FIT sont, dans la région qui nous intéresse, essentiellement liés à la position de l'anticyclone des Açores. Son déplacement saisonnier suit approximativement le déplacement zénithal du soleil, avec un retard de six semaines. Il descend jusqu'à 6°N en janvier, toute la zone côtière sénégal-mauritanienne étant alors sous la dominance de hautes pressions et de vents de secteurs nord et nord-est: c'est la saison sèche ou saison froide. Il remonte jusqu'à 20°N à la côte en août, la partie sud de la zone étant alors sous l'influence de vents de sud-ouest -dits de mousson- qui apportent les pluies.

II. 2.2. Les vents

Trois types de vents peuvent donc se rencontrer selon la saison :

- l'alizé maritime est un vent fort et frais, de secteur nord-ouest à nord-est, lié à la masse d'air maritime boréale et à l'anticyclone des Açores. Il souffle pratiquement toute l'année au nord du vingtième parallèle, s'affaiblissant progressivement vers le sud où il cesse en cours d'hivernage. Il joue un rôle primordial dans les processus de fertilisation, comme nous le verrons.

- l'alizé continental ou harmattan, est un vent chaud, sec, chargé de poussières, de secteur est à nord-est, lié à la masse d'air continentale et à l'anticyclone maghrébin. Il se fait sentir au cours de la saison sèche, lors des périodes d'accalmie dans le régime de l'alizé maritime.

- le vent de mousson souffle de sud-est et résulte de la transformation de l'alizé austral en raison du champ de pression existant entre la dépression saharienne et l'anticyclone de Sainte-Hélène. Il se fait sentir dans la partie sud de la zone et remonte vers le nord en hivernage, apportant la masse d'air australe et les précipitations.

Si l'on se place à l'échelle de l'Atlantique tropical, on appellera zone intertropicale de convergence (ITCZ) la ceinture où se rencontrent les vents de secteur nord-est et ceux du secteur sud-est. Il s'agit d'une zone où coïncident théoriquement les extremums de plusieurs paramètres, bien qu'en pratique cela ne soit pas toujours vérifié (MERLE 1980). Ainsi l'ITCZ se situera en général légèrement au sud du FIT, mais leurs déplacements saisonniers sont bien sûr simultanés (REBERT, 1982).

II. 2.3. Les pluies

Les pluies sont donc saisonnières et présentent un gradient méridien très marqué. Au nord de Dakar, la saison des pluies se raccourcit très vite, ne dure plus que deux mois au niveau de 16°N, laissant la place plus au nord à un climat désertique qui se poursuit jusqu'au sud marocain; on relève ainsi une moyenne annuelle de 5 à 25 mm à Nouadhibou en Mauritanie (21°N), 443 mm à Dakar au Sénégal (14° 40'), 1570 mm à Cacheu en Guinée Bissau (12° 20') et 4162 mm à Conakry en Guinée (9° 30') (BERRIT et REBERT, 1977).

En conséquence, c'est uniquement au sud de la région que l'on rencontrera des apports réguliers et importants d'eaux douces en provenance des cours d'eau guinéens en particulier. L'influence du fleuve Gambie (13°N) paraît faible, celle du fleuve Sénégal (16°N) presque nulle sauf pendant la crue, de juillet à octobre. Ces dernières années ont été marquées par un grave déficit pluviométrique (OLIVRY, 1983), qui s'est traduit par des variations notables de salinité de la couche de surface en saison chaude.

Conséquences du régime climatique, la nébulosité est faible, même en saison des pluies et la durée de l'insolation est proche de son maximum, ce qui favorise la photosynthèse et donc la production primaire.

II. 3. Hydrologie

II. 3.1. Les masses d'eau de surface

D'après la classification des eaux du Golfe de Guinée proposée par BERRIT (1962), on rencontre dans la zone trois grandes masses d'eaux dont ROSSIGNOL (1973) a décrit la répartition saisonnière (fig. 3) :

- les eaux froides et salées, ou canariennes ($T < 24^{\circ}\text{C}$;
 $S > 35^{\circ}/\text{‰}$)
- les eaux tropicales, chaudes et salées ($T > 24^{\circ}\text{C}$;
 $S > 35^{\circ}/\text{‰}$)
- les eaux guinéennes, chaudes et dessalées ($T > 24^{\circ}\text{C}$;
 $S < 35^{\circ}/\text{‰}$).

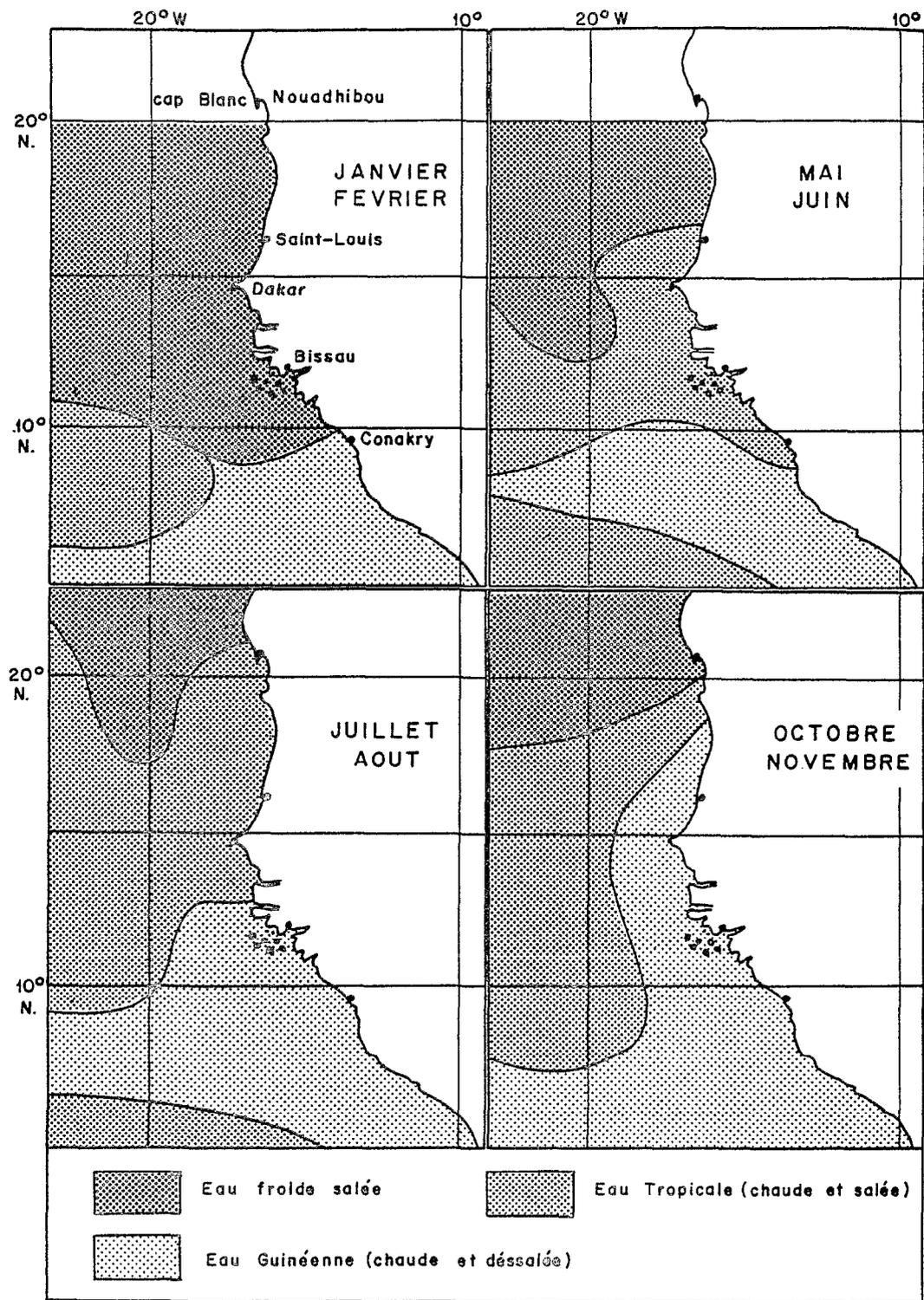


Fig.3 -Les catégories d'eau de surface - d'après ROSSIENOL (1973) in BERRIT et REBERT (1977)

Les eaux froides et salées apparaissent dès le mois d'octobre dans le nord de la zone et couvrent la totalité du plateau continental en janvier. Elles sont constituées d'eau centrale sud-atlantique, légèrement modifiée après sa remontée en surface sous l'influence de l'alizé maritime (phénomène d'upwelling). L'extension de ces eaux sera minimale au cours de l'hivernage. En juillet-août on ne les rencontre qu'au nord du cap Blanc. Leur mouvement est donc lié (mais non identique) à celui du FIT atmosphérique.

Les eaux tropicales envahissent le plateau continental dans ses deux tiers inférieurs (au sud de 16°N) à partir du mois de mai. Elles proviennent de la branche nord du contre-courant équatorial (cf. infra). Elles seront remplacées en fin de saison chaude, en octobre-novembre, par les eaux guinéennes venant du sud, et dont la dessalure est liée essentiellement aux apports des grands fleuves de la région guinéenne.

II. 3.2. Les courants

La circulation sur le plateau continental est la résultante de deux systèmes de grands courants aux caractéristiques très différentes (fig. 4a et 4b).

- Venant du nord, un courant froid permanent, le courant des Canaries, qui bifurque à l'ouest au niveau du cap Blanc pour former le courant nord équatorial. En saison froide, une branche suit vers le sud les côtes de Mauritanie et du Sénégal. Il s'agit donc d'une dérive littorale dont la largeur n'excède guère celle du plateau continental, au-delà duquel on trouve fréquemment un ensemble de vortex et de contre-courants. Les fluctuations de vitesse à courte période de cette dérive sont reliées aux variations du vent. On ignore ce qu'il en est des fluctuations interannuelles. L'épaisseur du courant superficiel est faible (20 à 50 m). Sous ce courant côtier se trouve un contre-courant dirigé vers le nord au niveau du talus continental, entre le Cap-Vert et le cap Blanc.

- Venant de l'ouest, le contre courant équatorial qui apporte sur le plateau continental les eaux chaudes et salées. Il s'infléchit vers le sud-est formant le courant de Guinée. En saison froide, il n'atteint que l'extrême sud de la région qui nous intéresse. En saison chaude, où il présente son maximum d'intensité et d'extension septentrionale, il se forme une branche vers le nord, la séparation ayant lieu au large du cap Roxo (12°5 N).

Dans les zones côtières, en particulier sur le banc d'Arguin et au sud du Cap-Vert, peuvent se développer de petits contre-courants côtiers dus à des processus thermohalins. Au sud de Bissagos les courants côtiers sont faibles et irréguliers, masqués par d'importants courants de marée.

II. 3.3. Les fronts

Le déplacement des centres de pression fait remonter l'ensemble du système des courants vers le nord en été boréal (hivernage) et le fait descendre vers le sud en hiver (saison sèche) en même temps que leur intensité respective se modifie.

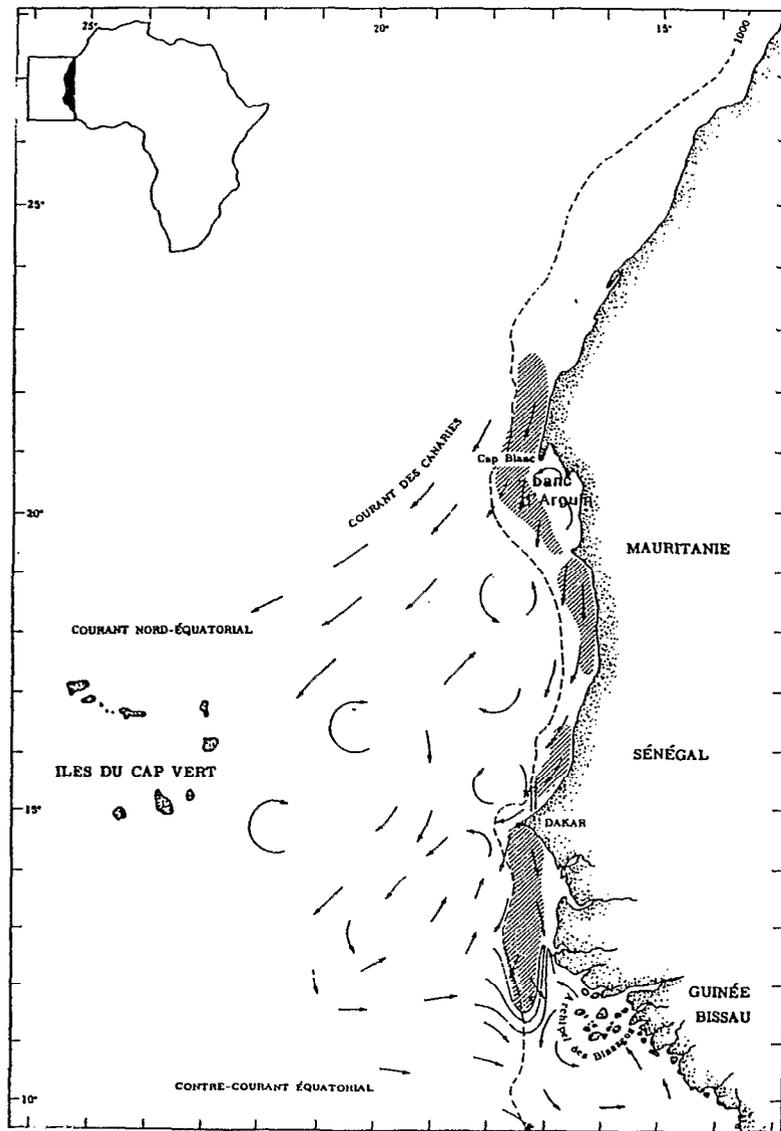


Fig. 4a - Courants de surface, zones d'upwelling (//////) et fronts en saison froide (février-avril d'après REBERT (1979)

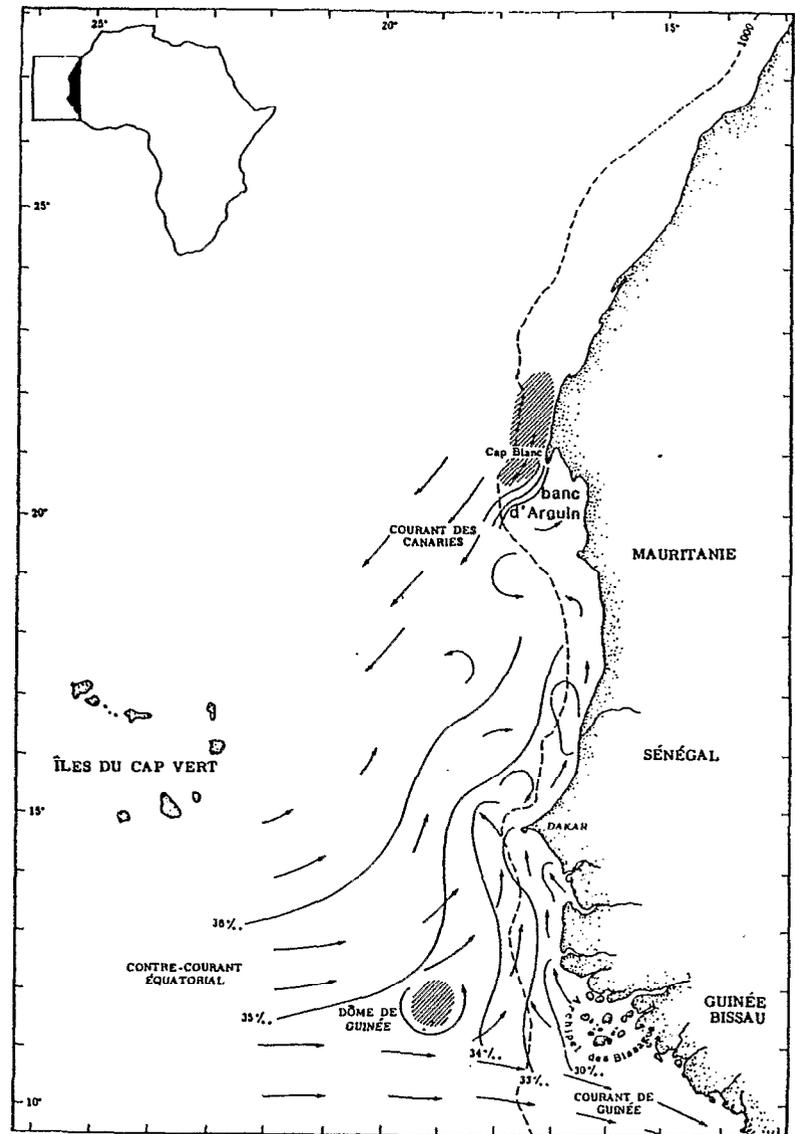


Fig. 4b - Courants de surface, zones d'upwelling (//////) et salinité de surface en saison chaude (août-septembre) d'après REBERT (1979)

Les deux systèmes de courants transportent des eaux à températures très différentes (17° à 20° et 24° à 28°). Ils sont à leur point de rencontre séparés par des zones frontales à fort gradient thermique. Ces fronts se situent au niveau du cap Blanc en saison chaude et au niveau du cap Roxo en saison froide. Entre ces deux positions extrêmes, une migration très rapide se produit aux changements de saison, mai-juin et octobre. Cependant, sur le plateau continental, il est difficile de suivre le passage du front entre ces deux positions car il se développe un ensemble de phénomènes d'upwellings côtiers. Ceci tend à créer un gradient général de température de la côte vers le large, et de petits fronts secondaires séparant des zones d'upwelling fort de zone de convergence (REBERT, 1979).

II.4. Hydroclimatologie

II. 4.1. Généralités

Les éléments précédents nous permettent de voir que la partie nord de la région, au-delà du cap Blanc, présentera un hydroclimat assez peu contrasté saisonnièrement, étant soumise en permanence à l'influence de l'anticyclone des Açores, lequel maintient les alizés. Le courant des Canaries y est permanent et l'on trouve toute l'année des eaux froides et salées. La température de l'eau est à son minimum au cours de l'hiver boréal. Cela tient à plusieurs phénomènes : bilan thermique de plus en plus négatif à mesure que l'on remonte vers le nord, advection d'eau plus froide en provenance du nord et renforcement des vents, et donc de l'upwelling, à partir du mois de février.

Au sud de la région, on rencontre également un hydroclimat relativement stable, le plateau continental étant baigné en permanence par les eaux guinéennes ; l'influence boréale s'y fait déjà sentir.

La majeure partie de la région se situe dans la zone de balancement des fronts atmosphérique (FIT) et maritime, présentant donc un hydroclimat contrasté, et ce, plus particulièrement au Sénégal. On y distinguera deux grandes saisons maritimes : la saison froide et la saison chaude qui peuvent chacune se subdiviser si l'on tient compte des saisons intermédiaires (fig. 5).

II. 4.2. La saison froide

Elle s'étend de novembre à mai au niveau du Sénégal et sa durée diminue progressivement du nord au sud. Les températures sont de l'ordre de 16 à 18° C et les salinités de $35,5$ à $36^{\circ}/\text{‰}$ (eaux froides et salées). Une étude sommaire du bilan thermique (REBERT, 1982) montre que celui-ci est constamment positif. On a donc toute l'année une tendance au réchauffement de l'eau. Le refroidissement saisonnier ne peut donc être imputé qu'à des mouvements de masses d'eau résultant de l'advection horizontale et des upwellings locaux sous l'influence des alizés. Tous les auteurs convergent sur ce point en ce qui concerne le cœur de la saison froide, soit de janvier à avril (PORTOLANO, 1981; REBERT, 1982; TEISSON, 1981, 1982, 1983; TOURE, 1983).

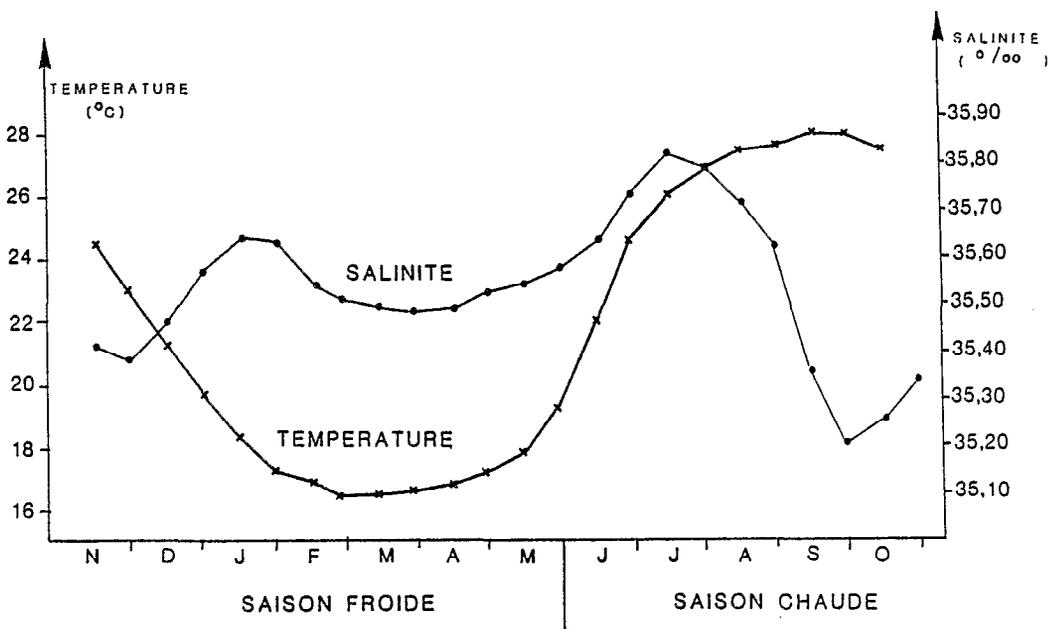


Fig-5- VARIATIONS MENSUELLES DES TEMPERATURES ET SALINITES DE SURFACE A THIAROYE:
MOYENNE DES DONNEES DISPONIBLES DE 1960 A 1984 (Source : CRODT-BNDO)

II. 4.3. La transition saison froide-saison chaude

Cette transition est relativement courte, elle a lieu entre mai et juin, soit brutalement, soit par paliers successifs. Elle correspond à l'arrivée sur le plateau continental de la couche d'eau chaude, salée et pauvre (tropicale) transportée par le contre-courant équatorial. Le réchauffement est associé à la chute brutale des alizés, c'est-à-dire au passage du FIT. Nous avons vu qu'il est pratiquement impossible de suivre à la côte une propagation d'un front des eaux chaudes vers le nord. Les campagnes océanographiques et l'examen des données satellitaires (DOMAIN, 1980; DUPOUY, 1983) montrent qu'en fait, cette propagation n'a lieu qu'au large, tandis que sur le plateau continental, l'effondrement des poches d'upwelling est quasiment simultané.

L'existence d'un vortex en baie de Gorée, sous le Cap-Vert, explique probablement la subsistance d'une poche d'eau froide, alors que l'ensemble du plateau continental est déjà recouvert d'une couche d'eau chaude (REBERT, 1982).

II. 4.4. La saison chaude

A partir de juillet-août les alizés ont disparu au sud du cap Blanc et les précipitations apparaissent, importantes à partir du sud de la presqu'île du Cap-Vert. Il existe encore une couche de surface isotherme de 25 à 27°C, dont l'épaisseur augmente légèrement vers la côte par suite du processus d'accumulation. Sous cette couche la stratification est forte et une thermocline bien marquée existe dans toute la zone, sa profondeur varie de 20 à 60 mètres.

La couche de surface se dessale progressivement au cours de la saison des pluies, passant de 36 ‰ à 35 ‰; les salinités restent élevées dans le nord en raison du fort gradient pluviométrique nord-sud de la zone tropicale. Sur le plateau continental, des dessalures de surface plus fortes sont notées, surtout au sud du Cap-Vert, en raison de l'importance des apports fluviaux existant au niveau de la Guinée et de la Guinée-Bissau où les salinités peuvent descendre largement en deçà de 30 ‰, (eaux guinéennes). Dans la zone côtière existe alors un fort gradient est-ouest de salinité de surface (fig. 4b). Les dessalures sont cependant moins marquées ces dernières années en raison de la sécheresse de la zone sahélienne (fig. 5).

II. 4.5. La transition saison chaude - saison froide

D'octobre à novembre, les eaux se refroidissent, à la faveur d'un mouvement apparent de retrait des eaux chaudes vers le sud. La dynamique du refroidissement est en fait plus complexe et mal connue. La renverse des courants du nord vers le sud a lieu, en réalité, dès le mois de septembre et n'explique que partiellement le phénomène. Trois mécanismes ont été proposés par différents auteurs pour expliquer cette phase de transition. Pour TEISSON (1982), il s'agit simplement de l'amorce du phénomène d'upwelling côtier de saison froide, qui débiterait dès le mois d'octobre et serait bien représenté par un modèle de Hagen. La corrélation entre les moyennes mensuelles des températures de surface et la composante du vent favorable à l'upwelling (calculé d'après la théorie d'Ekman) est d'ailleurs hautement significative sur la Petite Côte. D'après PORTOLANO (1981) et REBERT (1982), doivent intervenir également la propagation d'upwellings côtiers en phase avec celle du FIT, et probablement un système d'ondes internes piégées. La résultante de ces mécanismes confère au refroidissement un caractère stationnaire, c'est-à-dire quasi simultané le long de la côte. La température peut chuter de 5° à 9° C en l'espace de quelques jours sur de grandes étendues, ce qui souvent correspond à une remontée brutale de la thermocline vers la surface, sous l'effet des premiers coups de vent. Les ondes internes n'ont cependant pas été mises en évidence directement dans la zone sénégal-mauritanienne, comme cela a été réalisé plus au sud, dans le golfe de Guinée, où ces ondes apparaissent liées au vent relevé au large des côtes du Brésil, par la propagation d'une onde équatoriale de Kelvin (SERVAIN et al.). TOURE (1983), quant à lui, invoque le rôle prédominant des masses d'air froid, qui provoqueraient un refroidissement par convection thermique, ce qui est en contradiction avec les conclusions de REBERT (1982) sur le bilan thermique.

On note cependant que tous les auteurs vérifient l'association étroite entre l'intensité des vents locaux et le refroidissement qui apparaît quelques jours plus tard, bien que, dans l'hypothèse de l'existence d'ondes internes, la prolongation du refroidissement soit liée à des facteurs extérieurs au vent local et non déterminés.

II. 5. L'upwelling

II. 5.1. Description sommaire

Les calculs de transport d'Ekman réalisés par WOOSTER et al. (1976) et REBERT (1982) indiquent des flux de phosphore de 0,7 millions de tonnes par an et par kilomètre de côte, alors que le débit solide du fleuve Sénégal en mer serait de l'ordre de un million de tonnes de matière en suspension (DOMAIN, 1977), dont une partie très faible est constituée d'éléments nutritifs (les sels dissous n'ont pas été mesurés). Si le transport éolien assure sans aucun doute l'apport de quantités considérables de poussières en mer lorsque souffle l'harmattan (DOMAIN, 1980), l'enrichissement en éléments nutritifs absorbables sur le plateau continental n'a pas été chiffré et n'est pas nécessairement sensible au niveau de la production primaire, d'autant plus que ces vents provoquent une très forte diminution de la radiation solaire reçue par le milieu. Dans la région qui nous intéresse, le mécanisme privilégié d'enrichissement des eaux est donc sans aucun doute l'upwelling côtier induit par les alizés en saison froide. Le profil de la côte, la largeur du plateau continental la direction et l'intensité des vents conditionnent les fluctuations spatiales et temporelles de cet upwelling (fig. 4a).

En Mauritanie, l'upwelling est intense au nord du cap Blanc, où il est quasi-permanent, et sous le cap Timiris; il est maximum en mai-juin, les eaux sont alors froides et très peu stratifiées. Il présente une forte variabilité inter-annuelle liée au régime des vents (ARFI, 1984). Cependant, cette variabilité du transport d'Ekman n'entraîne pas ici une aussi grande variabilité interannuelle des températures de surface en saison froide. En effet, la température moyenne de la couche superficielle est toujours proche de celle de l'eau profonde, de l'ordre de 16 à 17° C, car le transport d'Ekman est toujours considérable au cours de la saison froide. En revanche, on observe en saison chaude une forte variabilité interannuelle des températures (HOLZLONER, 1985).

Au niveau de 16°N (Saint-Louis) existe une autre zone favorable à l'upwelling. Le plateau continental étant très étroit, l'upwelling est extrêmement côtier; il est maximum de février à avril.

Au nord du Cap-Vert, au contraire, une zone de convergence existe au niveau de Kayar où la direction de la côte favorise l'accumulation d'eau (piling-up ou downwelling).

Au sud du Cap-Vert l'upwelling est fort de février à mai. Les remontées d'eau ont lieu à partir des niveaux 70 à 100 m, soit moins profondément qu'au niveau du cap Blanc. Les eaux sont un peu plus stratifiées qu'au cap Blanc, si bien que les températures de surface sont aussi faibles (<18° C). Le plateau continental étant plus large, l'upwelling maximum se produit vers le milieu du plateau avec deux cellules de circulation, comme le confirment les images infra-rouge obtenues par satellite (DUPOUY et al., 1985). L'avancée du Cap-Vert crée dans le champ de courant des divergences qui favorisent les remontées d'eau froide et créent un "effet de jet" (REBERT, 1982).

Au niveau du cap Roxo, l'upwelling est plus faible, son maximum se produit en janvier-février. Les alizés faiblissent et tournent ensuite à l'ouest très rapidement. Le rotationnel du vent peut alors provoquer un pompage d'Ekman (GALLARDO, 1981).

Au niveau de la Petite Côte du Sénégal, des études plus détaillées (PORTOLANO, 1982; REBERT, 1982; TEISSON, 1983; TOURE, 1984), montrent une bonne relation entre l'intensité du vent à Dakar-Yoff, la vitesse du courant (horizontale et verticale) et le refroidissement de l'eau qui survient quelques jours plus tard dans la baie de Gorée, et s'étend sous forme d'une langue d'eau froide qui se décolle de la côte au niveau de Mbour, pour couvrir le milieu du plateau continental. Par ailleurs, les valeurs du transport d'Ekman calculées à partir des données de vent de la station météorologique de Dakar-Yoff concordent assez bien avec les valeurs obtenues à partir des vents mesurés en mer par WOOSTER et al. (1976). PORTOLANO (1982) et REBERT (1982) concluent donc que cette station peut fournir des indices valables des fluctuations interannuelles du vent et donc de l'upwelling.

Toutefois, d'après une étude globale des upwellings côtiers observés entre 10°N et 22°N, SPETH et KOHNE (1983) indiquent que ceux-ci seraient reliés non seulement au vent local, mais également aux vents côtiers relevés sur l'ensemble de la région. Leur conclusion, basée sur l'emploi de fonctions orthogonales empiriques reliant températures de surface et vents pour 14 carrés de un degré de côté, est limitée par le fait que les vents sont estimés d'après les données de seulement six stations plus ou moins côtières dont la représentativité de la situation en mer est très inégale, comme le souligne REBERT (1982), pour Ziguinchor par exemple. Ceci peut expliquer que pour certains carrés le vent moyen des six stations soit plus représentatif que le vent local, ceci d'autant plus que les coups de vent ont un effet propagatif vers le sud et agissent avec retard sur la température de surface (l'échelle de temps retenue dans l'étude n'était que de 5 jours). Par ailleurs, ces auteurs ont travaillé sur l'ensemble de l'année, or il est probable que leur conclusion s'applique pour la saison chaude pendant laquelle, bien que les mécanismes restent mal connus, il semble que les effets régionaux soient non négligeables : PORTOLANO (1982) évoque la remontée de la thermocline dans le sillage des tornades d'hivernage, qui pourrait être due à une onde de type Kelvin; GALLARDO (1981) pense que le rotationnel des vents au large de la Casamance pourrait expliquer l'enrichissement des eaux dans la baie de Gorée.

II. 5.2. Choix d'un indice d'upwelling

Nous avons cherché à déterminer quel pourrait être le meilleur indice d'upwelling saisonnier pour la Petite Côte, calculable depuis 1966, date à partir de laquelle on dispose d'indices d'abondance supposés représentatifs pour les sardinelles. Les seules séries disponibles sont d'une part les vents à Dakar-Yoff (3 à 8 mesures par jour) et d'autre part les températures côtières journalières à Thiaroye (baie de Gorée). TEISSON (1982), appliquant la théorie d'Ekman, a calculé un indice mensuel en assimilant la ligne de rivage de la Petite Côte à une droite orientée à 258°, et en utilisant donc la tension du vent et sa composante directionnelle par rapport à cette droite. Les données tri-horaires nécessaires à ces calculs n'étaient disponibles que pour la période 1968-1977. Les coefficients d'upwelling obtenus sont étroitement corrélés à la température de surface à Thiaroye entre

novembre et mai ($r = 0,90$). On notera toutefois qu'ils diminuent lorsque l'on passe d'une échelle de temps saisonnière à une échelle mensuelle.

Dans le souci d'obtenir un indice saisonnier sur une plus longue période, nous avons calculé un indice plus grossier, ne prenant en compte que la vitesse moyenne du vent de novembre à mai, entre 1966 et 1983 (Tabl. 1). Cet indice, bien que ne faisant pas intervenir le carré des mesures ni leur composante directionnelle, est très fortement corrélé ($r=0,96$) à celui de TEISSON (1982) et légèrement mieux corrélé que ce dernier aux températures moyennes de Thiaroye ($r=0,96$) au cours de la même période, ce qui ne signifie pas pour autant qu'il soit meilleur. Cela s'explique par le fait qu'en saison froide la direction des vents de secteur nord est relativement stable (fig. 6), et présentait au cours de cette période des fluctuations comparables d'une année à l'autre. Ceci n'est plus aussi exact depuis ces dernières années où les jours d'harmattan ont augmenté, ce qui a eu pour effet l'augmentation de la composante méridienne des vents (DUPOUY, 1982; DUPOUY *et al.*, 1985). Cependant, ce vent étant à la fois de direction moins favorable à l'upwelling et d'intensité faible, on peut penser que notre indice global reste acceptable. Pour l'ensemble de la période, il reste très corrélé aux températures de surface (fig. 7). De plus cet indice a le mérite d'être robuste et d'éliminer la schématisation d'une côte rectiligne. En effet, la ligne de rivage et les isobathes de la Petite Côte ayant la forme d'un arc de cercle, on peut supposer qu'il n'y a pas une seule et unique composante du vent privilégiée pour l'upwelling, mais que la majeure partie des vents de secteur nord-ouest à nord-est seront favorables. C'est ce que confirment les travaux de TOURE (1983) qui mettent en évidence deux sources de remontées d'eau froide (Rufisque et Popenguine), plus ou moins actives selon l'orientation du vent. Il serait probablement intéressant, lorsque toutes les données seront disponibles et informatisées, de calculer un indice prenant en compte la tension des vents de secteur nord au sens large.

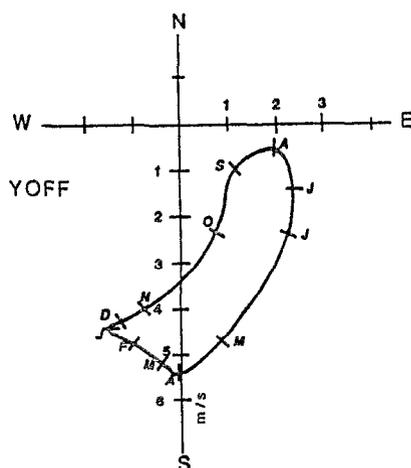


Fig- 6- HODOGRAPHE DES VENTS MOYENS MENSUELS
AUX STATIONS COTIERES (1968-1977)

(d'après TEISSON, 1982)

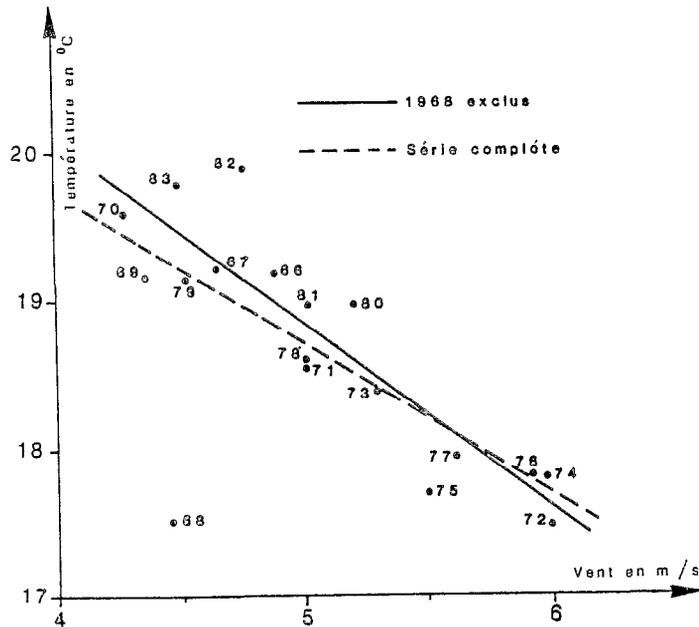


Fig- 7- RELATION ENTRE LA VITESSE MOYENNE DU VENT RELEVÉE A DAKAR-YOFF (De novembre de l'année i-1 à mai de l'année i) ET LA TEMPERATURE DE SURFACE RELEVÉE A THIAROYE AU COURS DES MEMES MOIS DE 1966 à 1983
Sources:ASECNA et ROY *et al*, 1985

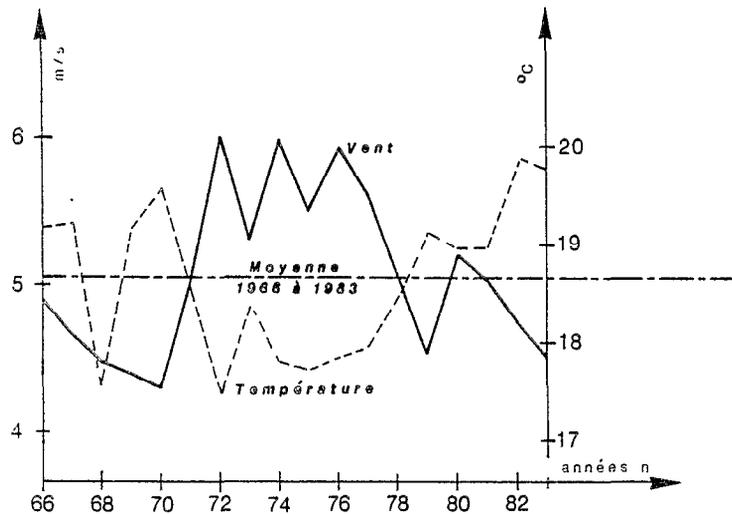


Fig- 8 - EVOLUTION DE LA VITESSE MOYENNE DES VENTS A YOFF ET DES TEMPERATURES DE SURFACE A THIAROYE AU COURS DES SAISONS D'ALIZES (De novembre de l'année n-1 à mai de l'année n), de 1966 à 1983
Sources:ASECNA et Roy *et al*, 1985

Années	MOIS												Moyenne saison froide	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
1965	5.6	5.0	5.2	5.4	4.6	4.4	3.7	4.0	3.2	4.6	3.9	5.9	4.90	
66	4.0	4.7	4.8	4.8	6.2	4.1	3.9	4.0	3.3	2.9	4.2	4.2		
67	4.2	4.9	4.6	5.6	4.9	3.8	3.4	3.5	2.1	3.2	3.8	4.7		4.66
68	4.3	4.5	4.8	4.6	4.5	3.9	3.4	3.6	3.3	3.2	4.0	4.6		4.46
69	3.7	4.1	4.2	5.3	4.7	4.4	3.7	3.7	2.7	3.2	3.8	4.4		4.37
70	5.2	4.2	3.3	4.6	4.5	4.1	3.9	3.4	3.6	3.4	4.2	5.8		4.29
71	4.5	5.0	5.3	5.3	5.0	4.3	4.0	3.3	3.2	3.3	5.5	5.4		5.01
72	6.0	6.3	6.8	6.4	5.6	4.0	3.8	4.0	3.8	3.5	4.5	5.2		6.00
73	5.0	6.1	5.8	6.3	4.2	4.5	4.5	3.6	4.0	4.2	5.5	6.0		5.30
74	5.9	5.9	6.5	6.7	5.4	4.1	3.9	4.0	3.5	4.7	5.1	5.0		5.99
75	5.1	5.5	5.8	6.0	6.0	4.6	3.7	4.1	3.6	5.0	5.1	5.4		5.50
76	6.0	6.0	6.7	6.1	6.2	4.8	4.1	3.7	3.3	4.1	4.4	6.5		5.93
77	5.8	5.7	5.4	5.7	5.8	4.6	4.5	4.7	3.3	4.5	4.2	4.4		5.61
78	5.6	5.1	5.0	5.1	5.7	4.2	3.6	2.9	3.3	5.7	4.3	4.8		5.01
79	4.7	4.4	4.9	4.6	4.0	3.4	3.4	3.0	3.5	4.1	5.0	4.6		4.53
80	4.5	5.1	6.1	5.8	5.4	3.7	3.7	3.2	2.3	3.6	4.8	5.6		5.21
81	4.9	5.6	5.2	5.0	4.1	3.6	3.5	3.2	3.3	4.2	3.7	4.6		5.03
82	4.7	4.9	5.1	5.3	5.1	3.6	3.3	3.1	2.8	3.7	4.5	5.1		4.77
83	4.4	5.1	4.1	4.7	3.7	3.2	3.4	2.9	3.0	2.8	4.4	5.6		4.51
84	5.4	4.0	5.0	5.4	4.3	3.0	2.9	2.5	2.7	2.5	4.9	4.4		4.26
Moyenne	5.0	5.1	5.2	5.4	5.0	4.0	3.7	3.5	3.2	3.8	4.5	5.1	5.02	

Tableau 1 : Vitesses moyennes mensuelles du vent (m/s) à Dakar-Yoff de 1965 à 1983, et moyenne de la saison froide (novembre à mai inclus).

Années	MOIS												Moyenne saison froide	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
1965								27.6	27.9	27.1	23.9	-	19.2*	
66	16.3	18.0	16.9	18.0	21.1	24.8	27.0	28.4	27.8	27.8	25.5	22.1		
67	19.7	16.9	15.7	16.2	18.5	23.5	27.2	28.2	27.5	26.8	20.6	19.1		19.2
68	16.7	16.0	15.7	16.2	18.3	20.1	25.1	26.0	27.3	27.6	22.2	19.6		17.5
69	17.7	17.0	18.2	18.7	20.7	24.0	27.3	28.2	28.6	27.5	24.3	20.6		19.2
70	18.3	17.1	17.8	18.7	20.2	24.2	26.9	27.6	27.8	26.8	23.8	22.5		19.6
71	18.4	16.3	15.5	16.8	16.9	21.7	26.3	27.8	28.3	26.7	22.9	18.8		18.6
72	16.9	15.6	15.1	15.6	17.5	22.3	24.8	27.0	28.2	27.1	23.7	19.3		17.5
73	16.4	16.3	16.1	16.9	20.0	25.5	26.2	27.7	27.2	26.2	23.5	21.0		18.4
74	17.2	16.5	15.4	14.9	16.2	21.0	25.9	27.5	28.4	25.5	21.9	20.3		17.8
75	18.5	16.5	15.2	15.5	16.1	21.5	26.4	27.9	27.4	27.8	23.1	20.2		17.7
76	17.8	15.0	15.3	16.1	17.3	22.7	26.5	27.7	28.2	26.9	24.3	18.9		17.8
77	16.0	15.2	17.1	17.0	17.2	22.7	26.1	26.7	27.5	26.0	24.2	20.4		18.0
78	18.0	16.5	15.9	16.4	18.9	24.8	26.8	28.1	28.2	27.3	25.6	21.8		18.6
79	18.2	16.7	15.9	17.0	18.9	25.2	26.5	27.3	28.1	26.9	24.4	22.5		19.2
80	18.1	16.2	15.7	17.8	18.1	21.8	26.1	27.1	27.4	25.4	23.0	20.8		19.0
81	18.7	16.1	17.4	17.8	19.0	23.5	26.6	27.7	28.8	28.3	26.4	22.7		19.0
82	18.5	17.4	17.5	18.1	18.8	23.6	27.0	27.7	29.1	27.7	24.7	19.3		19.9
83	18.8	19.4	19.0	18.0	19.3	25.7	27.6	27.6	27.9	27.7	24.7	21.4		19.8
Moyenne	17.8	16.6	16.4	16.9	18.5	23.3	26.5	27.6	28.0	27.0	23.8	20.6		17.7

* estimation pour décembre 1965 = (23.9 + 16.3)/2 = 20.1

Tableau 2 : Température moyenne mensuelle de surface (°C) à la station côtière de Thiaryoye de 1965 à 1983, et moyenne de la saison froide (novembre à mai inclus).

Les températures de surface sont généralement considérées comme un bon indicateur d'upwelling, à condition d'être relevées en différents points des régions de remontées d'eau froide, et l'on suppose que l'upwelling y est responsable de l'essentiel de la variabilité interannuelle. La station côtière de Thiaroye ne remplit pas ces conditions, cependant elle semble assez représentative des conditions hydrologiques de la région (TOURE, 1983), sauf peut-être certaines années.

La régression entre les températures de surface et l'indice d'upwelling montre un très fort résidu pour l'année 1968, où la température est très basse alors que le vent est faible (fig. 7). On a d'abord évoqué la possibilité d'un biais de mesure pour expliquer ce résultat [1] ce qui fut l'une des raisons qui nous avaient conduit à préférer les vents comme indice d'upwelling. En fait cette anomalie négative de près de 2°C se retrouve aux stations de l'île de Gorée, et partiellement à Mbour (ROY et al., 1985), tandis qu'elle est positive dans le golfe de Guinée et associée à de nombreuses anomalies climatiques à l'échelle de l'Atlantique (HISARD, 1980; MERLE, 1980; SERVAIN, 1984). De même les faibles vents relevés par les navires marchands, à la côte comme au large, confirment l'anomalie négative observée à Dakar-Yoff (PICAUT et al., 1985).

Le refroidissement de 1968 ne semble donc pas relever d'un mécanisme d'upwelling côtier. Si l'on retient comme définition de ce dernier un refroidissement à la côte par rapport à l'eau du large, un bon indice d'upwelling peut être obtenu en calculant la différence de température entre la côte (Thiaroye) et le large (navires marchands). Bien que les données actuellement disponibles ne couvrent pas l'ensemble de la période nous intéressant, on voit que cet indice est faible en 1968 (ROY, comm. pers.). Nous verrons que cette année-là le stock de sardinelles n'a pas réagi à cette modification d'environnement en terme d'abondance (mais seulement en terme de disponibilité pour les adultes), ce qui fut une raison supplémentaire (mais peu rationnelle) pour retenir le vent plutôt que la température comme indice d'upwelling. Ce choix semble davantage justifié actuellement car la saison froide 1982-83 présente un indice d'upwelling moyen d'après la température à Thiaroye (seuls les mois de février et mars sont anormalement chauds) alors que la cartographie par satellite et par les navires marchands indique une année de faible upwelling par rapport à la saison 1981-82 (DUPOUY, 1983; donnée GOSSCOMP/NOAA) et que l'abondance du zooplancton était également plus faible (MEDINA-GAERTNER, 1985; SERET, 1985) ainsi que celle des poissons juvéniles capturés par les sennes de plage au cours de la saison chaude suivante (LE RESTE, comm. pers.). L'indice d'upwelling fourni par le vent semble meilleur pour cette saison également, bien que probablement sous-estimé (fig. 8; tabl. 1 et 2).

Nous avons donc retenu la moyenne des vitesses des vents de novembre de l'année n-1 à mai de l'année n comme indice d'upwelling. Cette période correspond à la définition la plus large de la saison froide, laquelle varie selon les auteurs, souvent en liaison avec les années qu'ils ont étudiées. En effet, en dépit des divergences d'auteurs existant à propos de la dynamique des eaux lors des périodes de transition, il est certain que la durée de l'upwelling fluctue considérablement d'une année à l'autre (tabl. 1 et 2) et cette durée n'est pas corrélée avec l'intensité du refroidissement (REBERT, 1982). En prenant un large

intervalle de temps pour le calcul de notre indice, on mesurera donc à la fois l'intensité et la durée de l'upwelling.

Les fluctuations de cet indice sont de l'ordre de 50% depuis 1966, date à laquelle commencent nos observations sur les pêcheries (fig. 8), et de près de 100% depuis 1947 où commencent les premières observations de la station [14, p. 89, fig. 17]. On observe sur cette série une tendance générale à la baisse avec une périodicité apparente de l'ordre de 15 à 20 ans. Cependant la série est trop courte pour pouvoir utiliser valablement une analyse spectrale.

II. 6. La productivité

II. 6.1. Production primaire

Les conditions d'éclairement et de température étant favorables à la photosynthèse pratiquement tout au long de l'année, le facteur déterminant de la production primaire sera ici la teneur de l'eau en sels nutritifs. Cette teneur dépendra donc essentiellement de l'intensité de l'upwelling et secondairement d'autres sources d'enrichissement (apports terrigènes reminéralisation, etc.) au cours de la saison chaude.

Les travaux de SCHEMAINDA et al. (1975) et de SEDYKH et al. (1979) montrent que la production primaire est bien reliée aux variations saisonnières et interannuelles de la durée et de l'intensité de l'upwelling sur l'ensemble de la zone (fig. 9). BINET (1973) et HERBLAND et al. (1973) en suivant une masse d'eau à l'aide d'une drogue dans le sud de la Mauritanie, ont bien mis en évidence un cycle de production, ayant pour origine l'enrichissement en sels minéraux lié à une "source" d'upwelling. La succession du phytoplancton puis, très rapidement de deux niveaux trophiques de zooplancton a été démontrée, ainsi que l'importance de la régénération des sels minéraux.

Le long des côtes sénégalaises, l'analyse récente de quelques images prises par le satellite NIMBUS 7 dans le spectre visible et dans l'infra-rouge, indique qu'au début de la saison froide le phytoplancton se trouve réparti de façon hétérogène formant une couronne autour de la langue d'eau froide, au niveau des fronts thermiques. En revanche, au coeur de la saison froide la répartition du phytoplancton est plus homogène sur l'ensemble du plateau continental (DUPOUY et al., 1985).

Au niveau de la moitié nord de la Petite Côte, une étude détaillée des principaux paramètres hydrologiques (température, salinité, oxygène dissous, turbidité, sels minéraux, chlorophylle-a et courantométrie) a été réalisée à partir des résultats recueillis sur 24 stations au cours d'une vingtaine de campagnes réalisées en 1981 et 1982 (DIA, 1983a ; TOURE, 1983). Ce travail confirme que l'upwelling est bien à l'origine de l'apport principal en éléments nutritifs et assure le développement d'un peuplement phytoplanctonique quelques jours plus tard près des deux sources d'upwelling déjà identifiées. L'étude spécifique -bien que réalisée au cours de deux mois seulement (décembre et mars)- indique une grande diversité d'espèces ainsi que des successions de communautés. Sur 44 espèces déterminées, 38 étaient des diatomées qui formaient le groupe dominant numériquement, le reste étant constitué de dinoflagellés (DIA,

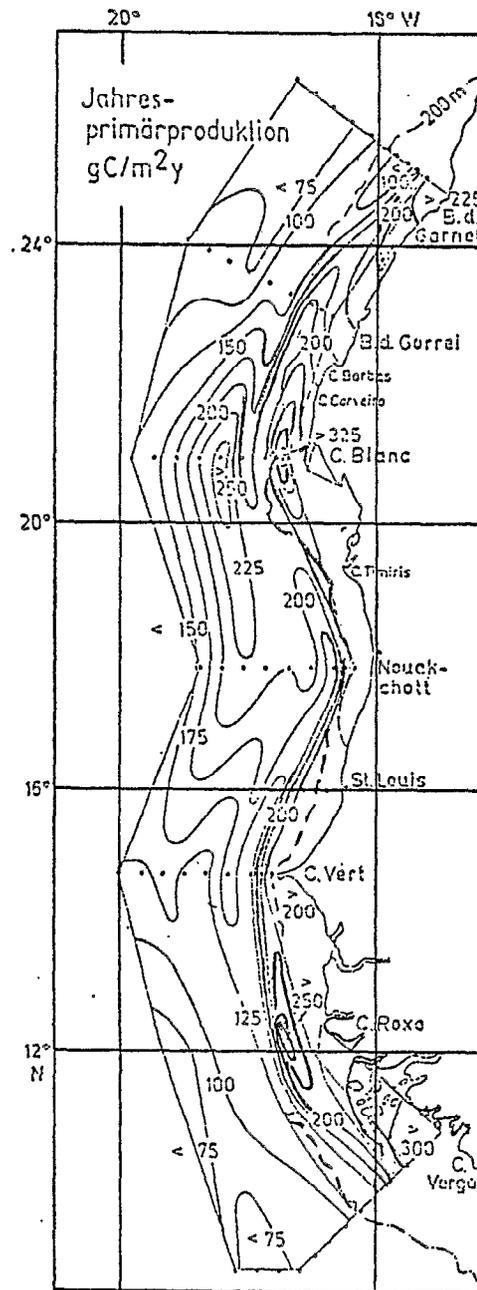


Fig- 9: Production totale annuelle de carbone dans la région sénégal-mauritanienne
Extrait de SCHEMAINDA et al.(1975)

1983 b). Au cours de la saison froide, la richesse maximale des couches superficielles en phytoplancton et en particules organiques mises en suspension, limite la couche euphotique aux premiers mètres. De ce fait, c'est en fin de saison froide (mai), où la diminution de la turbulence provoque une augmentation de la couche euphotique, que l'on observera le maximum de biomasse planctonique intégrée sur toute la colonne d'eau. La régénération des sels nutritifs explique la persistance de cette abondance jusqu'à la fin mai. Au cours de la saison chaude, la transparence des eaux oligotrophes permet une pénétration du rayonnement solaire au delà de la nitracline. On observe alors de la chlorophylle jusqu'à 75 m de profondeur, dans un milieu peu turbulent du fait de l'accalmie des vents. La production est loin d'être négligeable si l'on considère la biomasse intégrée (TOURE, 1983). Il s'agit d'une "Situation Tropicale Typique" (STT) au sens de VOITURIEZ et HERBLAND (1982). Les eaux de surface sont pauvres, excepté au fond de la baie de Gorée où TOURE (1983) observe une certaine persistance de la teneur en chlorophylle en-dehors de la période d'upwelling local.

Les mesures bi-hebdomadaires de chlorophylle-a, réalisées à la station côtière de Thiaroye depuis 1973, indiquent une persistance plus importante encore du phytoplancton, qui reste abondant jusqu'en septembre. GALLARDO (1981) relie cette richesse estivale à des remontées d'eaux profondes au large de la Casamance, provoquées par le rotationnel des vents, ces eaux arrivant en baie de Gorée par la branche nord du contre-courant équatorial. Compte tenu de la faible vitesse de ce courant (0,5 noeuds d'après REBERT (1983)), le temps de transport jusqu'en baie de Gorée serait de l'ordre de 10 jours, ce qui correspondrait probablement à au moins deux générations de phytoplancton du fait des fortes températures relevées durant cette saison. Les données de températures de surface actuellement disponibles et mentionnées (navires marchands, satellites) ne permettent pas de mettre en évidence cette source d'eau froide. Des études à une échelle plus fine seraient nécessaires. REBERT (1978) montre qu'en fait il s'agit d'une production jeune (faible teneur en phéopigments). Il la rattache à la fertilisation provenant de la pollution organique croissante par l'urbanisation dakaroise (AMADE, 1977), ce qui expliquerait l'augmentation des teneurs en chlorophylle depuis 1974. La présence d'un vortex anticyclonique favoriserait une accumulation à la côte. Une autre explication de cet enrichissement estival pourrait résider dans la décomposition de l'énorme biomasse algale accumulée durant la fin de la saison froide sur les faibles fonds. La fraction venant s'échouer à la côte en saison chaude a été évaluée à 150.000 tonnes humides sur la Petite Côte (travaux du CRODT).

II. 6.2. Production secondaire

Les premières études du zooplancton ont été réalisées par SEGUIN (1956), BAINBRIDGE (1972) et TOURE (1972) autour du Cap-Vert. Ce dernier auteur indique une saison riche de janvier à avril qui est sans aucun doute à relier à l'upwelling, et une saison pauvre de juin à décembre, au cours de laquelle on note toutefois un pic secondaire d'abondance en octobre pour certains groupes (Lucifer, chaetognathes). Récemment MEDINA-GAERTNER (1985) et SERET (1985) ont échantillonné le nord de la Petite Côte en 1982, 1983 et partiellement 1984. Leurs périodes d'étude et leurs zones géographiques se recouvraient largement et elles

utilisaient le même matériel de collecte. Leurs résultats sont concordants au niveau qualitatif, mais divergent parfois quant aux variations temporelles d'abondance, alors que les mailles spatio-temporelles retenues peuvent a priori sembler acceptables, et que les stratégies d'échantillonnage ne sont pas très différentes. Ceci vient confirmer, si besoin était, l'importante variabilité de l'abondance du zooplancton, variabilité probablement accrue par la complexité des mécanismes hydrologiques en baie de Gorée (une étude comparative détaillée de ces deux travaux serait probablement riche d'enseignement).

On peut dégager de ces travaux quelques conclusions communes. Bien que la zone étudiée soit relativement restreinte et située entièrement sur le plateau continental, on observe de nettes variations d'abondance et de peuplement selon la distance à la Côte. Certaines espèces présentent des variations d'abondance faibles et indépendantes des saisons, tandis que d'autres caractérisent certaines masses d'eau. Ainsi Calanoïdes carinatus est un bon traceur des eaux froides et riches d'upwelling, tandis que Undinula vulgaris caractérise les eaux chaudes. Les copépodes représentent le groupe dominant en moyenne au cours de l'année, suivi par les cladocères et les larves de cirripèdes. Cependant, à certaines époques, et selon les années, des espèces secondaires peuvent devenir prépondérantes (noctiluques des "eaux rouges", chaetognates en fin de saison chaude par exemple).

Sur la Petite Côte, la liaison entre production primaire et secondaire n'a pu être mise en évidence clairement à une échelle spatio-temporelle fine, et BINET (1976) souligne la difficulté d'une telle étude. SERET (1985) montre que, dans certains cas, un décalage d'un mois environ apparaît entre les noyaux de production zooplanctonique maximum et les températures minimales (ou les concentrations maximales en chlorophylle). Toutefois, compte tenu du déplacement rapide des masses d'eau en période d'upwelling, ces conclusions doivent être replacées dans le contexte de la dynamique complexe du système. De telles études devraient être entreprises en suivant une drogue, tel que cela fut réalisé avec succès en Mauritanie (cf. supra).

Il n'en reste pas moins vrai que les travaux de SERET (1985) et de MEDINA-GAERTNER (1985) montrent clairement qu'à l'échelle saisonnière l'abondance des communautés zooplanctonique réagit nettement aux fluctuations spatio-temporelles de l'upwelling. Ainsi le coeur de la saison froide de 1983 était-il nettement plus pauvre que celui des années 1982 (fig. 10) et 84 où l'upwelling était plus intense. Calanoïdes carinatus était peu abondant et la deuxième source d'upwelling côtier (Popenguine) n'était pas apparue. Les copépodes étaient faiblement représentés alors qu'ils sont habituellement abondants au niveau des deux sources.

SERET (1985) note un pic secondaire d'abondance du zooplancton associé aux eaux tropicales, de fin juillet à mi-septembre 1982, alors que ces eaux sont réputées pauvres (fig. 10)

L'incursion des alizés durant quelques jours, début juillet et début août, et la présence d'eaux froides au niveau des sources d'upwelling ne peut que expliquer partiellement le phénomène. La reminéralisation des sédiments et la pollution organique peuvent être évoqués, en particulier pour les concentrations observées au fond de la baie ou sur la frange littorale de

la Petite Côte (algues), mais l'abondance relevée dans le restant de la zone est plus difficilement explicable car, comme le souligne DOMAIN (1980), la thermocline joue le rôle de barrière pour la diffusion ascendante des sels nutritifs qui restent piégés dans les eaux sous-jacentes plus denses. L'enrichissement lié à la crue proposé par cet auteur peut difficilement être retenu pour ces dernières années qui furent sèches. Reste la possibilité pour le zooplancton de se nourrir au sommet de la nitracline où la pénétration de la lumière permet le développement du phytoplancton ce qui correspond aux STT déjà mentionnées (VOITURIEZ et DANDONNEAU, 1974 ; VOITURIEZ et HERBLAND, 1982), ou encore à la possibilité d'un enrichissement par apport d'eau riche en provenance du sud comme le suggère GALLARDO (1981).

Cette période reste à analyser plus en détail comme le mentionne SERET (1985). Nous suggérons en particulier l'étude des phénomènes de turbulence, du comportement alimentaire des espèces et de leur distribution verticale par rapport à la nitracline, ainsi que la diffusion des sels minéraux issus de la reminéralisation des algues dans la frange côtière.

ENVIRONNEMENT:

ZOOPLANCTON:

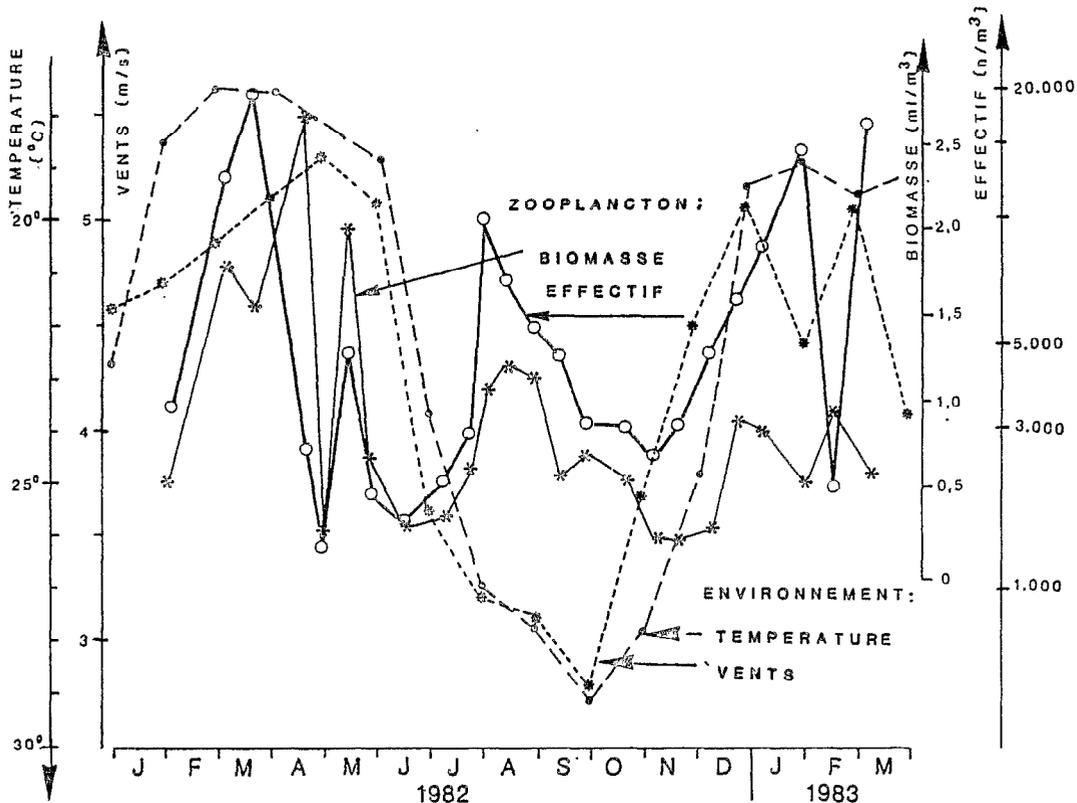


Fig-10- VARIATIONS SAISONNIÈRES D'ABONDANCE DU ZOOPLANCTON SUR LA PETITE CÔTE (D'après SERET, 1986) ET FLUCTUATIONS DE DEUX INDICES D'UPWELLING: VENT (Données ASECNA) ET TEMPÉRATURE DE SURFACE (Données CRODT) 16 JOURS AUPARAVANT

II. 7. Conclusion sur le milieu

Il ressort des nombreuses études réalisées dans la région que la zone sénégal-mauritanienne présente un hydroclimat très contrasté et que l'upwelling de saison froide en fait l'une des régions océaniques les plus productives du globe. L'énergie motrice principale de cet upwelling côtier est sans aucun doute le vent local, même si au cours des saisons de transition les phénomènes sont plus complexes. Depuis ces dernières années, cet upwelling a présenté de larges variations interannuelles d'intensité et de durée.

La vitesse moyenne du vent relevée à la station de Dakar-Yoff fournit un indice annuel d'upwelling satisfaisant pour la Petite Côte qui semble légèrement préférable à l'indice fourni par la température côtière relevée à Thiaroye, à l'échelle saisonnière tout au moins (dans le fond du golfe de Guinée, en revanche, la température de surface reste le meilleur indicateur disponible, les vents locaux n'expliquant qu'une faible partie de la variabilité de l'upwelling).

Au cours de la saison chaude, où persiste une certaine abondance du plancton en période d'eau tropicale, l'enrichissement est moins bien expliqué. Il résulte probablement de la conjonction ou de la succession de divers phénomènes tels que la reminéralisation côtière, les apports terrigènes, les brèves périodes de remontées d'eau froide liées à l'incursion des alizés ou au sillage des tornades, entre lesquelles s'installe une STT permettant une production en profondeur, sans que l'on puisse rejeter l'hypothèse d'un enrichissement par advection. Il est probable qu'au cours de cette saison certains phénomènes hydrodynamiques trouvent leur origine à l'extérieur de la région. On ignore la variabilité interannuelle de la productivité en saison chaude, le seul indice étant fourni par les teneurs en chlorophylle de la station de Thiaroye, dont la représentativité régionale a été mise en doute.

Le rôle des vents reste prépondérant dans la plupart des cas, car il engendre non seulement des remontées d'eau froide mais il est également responsable des variations de stabilité du milieu. Son action est donc très complexe et ses effets peuvent être de sens opposés si l'on considère la production (HERBLAND *et al.*, 1985) : en période d'upwelling côtier il favorise l'apport en sels minéraux, mais au-delà d'une certaine intensité la couche de mélange dépasse la couche euphotique et la production reste limitée aux premiers mètres. Un régime de vent irrégulier peut donc être plus favorable à la production qu'un vent fort continu, ce qui peut justifier l'introduction de la variance du vent dans le calcul d'un indice d'upwelling comme l'a fait BELVEZE (1984) pour le Maroc. En STT, au contraire, une certaine instabilité est favorable aux échanges verticaux, et donc à la production planctonique au-dessus de la nitracline.

Par ailleurs, la survie des larves de poissons pélagiques ne dépend pas seulement de la biomasse planctonique totale mais aussi de la stabilité verticale du milieu (SHARP, 1980) : les exigences métaboliques des larves sont si élevées que leur survie est conditionnée par la rencontre d'essaïms de plancton suffisamment denses, dans un milieu peu turbulent. Nous verrons que la ponte principale des sardinelles se fait en mai-juin sur la Petite Côte, à une époque où le milieu est à la fois riche et relativement stable.

III. RAPPEL DE LA BIOLOGIE DES DEUX ESPECES DE SARDINELLES

La biologie des deux espèces de sardinelles étudiées ici a déjà fait l'objet d'une thèse (BOELY, 1980). Nous en rappellerons brièvement les traits essentiels, nécessaires à la compréhension des pêcheries et de la dynamique des populations, en développant les points qui ont fait l'objet d'un travail personnel (seul ou en équipe avec BOELY, CHABANNE et STEQUERT notamment).

III. 1. Répartition géographique et migrations [1,2,3]

Les résultats qui suivent ont été obtenus principalement à partir de l'analyse des statistiques de pêche commerciale des diverses flottes opérant dans la région, et secondairement à partir des pêches exploratoires réalisées au cours de plusieurs campagnes d'écho-intégration (Anonyme, 1983a) ou de pêches au lamparo. Aucune étude de marquage n'a pu être réalisée : la seule technique utilisable pour ces espèces fragiles, consiste à employer des marques magnétiques internes, ce qui n'a pu être envisagé pour des raisons logistiques et financières.

III. 1.1. Sardinella aurita

La sardinelle ronde se rencontre sur tout le littoral africain, du cap Frio (18°S) à la Méditerranée. On la trouve également en Mer Noire et en Adriatique, et même à l'est de la péninsule ibérique. Elle est aussi présente le long des côtes est-américaines, entre le cap Cod aux U.S.A. et le nord de l'Argentine, alimentant d'importantes pêcheries au Venezuela et au Brésil. Dans le Pacifique-Ouest elle est signalée au large du Japon et de la Chine, ainsi que autour des Philippines et de l'archipel Indo-Australien (BEBARS, 1981). Elle vit sur le plateau continental et préfère les eaux salées (>35 ‰) et non turbides, de température inférieure à 24°C. La sardinelle ronde n'est en effet vraiment abondante que dans les trois secteurs de l'Atlantique centre-est caractérisés par l'apparition saisonnière d'importantes remontées d'eaux froides [1, p. 19, fig. 2], à savoir :

- de la Mauritanie (26°N) à la Guinée (10°N); on utilisera alors souvent le terme de zone (ou de stock) sénégal-mauritanienne,
- devant la Côte d'Ivoire et le Ghana,
- du sud du Gabon (0°) au sud de l'Angola (18°S).

Aucune concentration importante ni aucune pêche appréciable ne sont signalées dans les zones intermédiaires. Chacun des trois grands secteurs de concentration est très certainement occupé par des populations distinctes, le régime des courants n'étant guère favorable aux échanges entre les zones (FAO, 1973).

Les sardinelles rondes de la région sénégalaise appartiennent au premier secteur, et l'on peut subdiviser ce stock en plusieurs composantes : des sous-stocks de jeunes individus (longueur à la fourche inférieure à 25 cm) n'effectuant que des migrations d'amplitude limitée à l'intérieur des nurseries, et un sous-stock commun d'adultes grands migrants, qui parcourent l'ensemble du secteur. Ces adultes effectuent des migrations verticales sur un cycle nyctéméral : on les rencontre généralement en surface durant la journée et près du fond au cours de la nuit [3, p. 70, fig. 7].

En janvier, la principale concentration d'adultes se trouve à 19°N au large du banc d'Arguin (fig. 11). Ces adultes, qui descendent en janvier ou février entre 12°N et 15°N (soit au sud du Sénégal) se retrouvent en mars concentrés entre 11°N et 13°N. La remontée vers le nord commence en avril mais le maximum d'abondance est encore dans le sud du Sénégal à cette époque. Les sardinelles sont plus dispersées en mai, se répartissant entre 13°N et 18°N avec un maximum de 15°N à 17°N. Elles continuent leur remontée en juin et sont pêchées de 16° à 20°N avec un maximum au large du banc d'Arguin et au sud du cap Timiris. En juillet, des concentrations moins fortes sont au large du banc d'Arguin. En août, le déplacement vers le nord se poursuit, la principale zone de pêche se situant entre 20°N et 22°N. Le maximum d'abondance se trouve de 21°N à 23°N en septembre. En octobre, elles sont plus dispersées, de 19°N à 24°N. En novembre-décembre, l'abondance apparente est faible, la répartition toujours large, les pêches les plus importantes se faisant au large du cap Blanc et du banc d'Arguin.

Ce cycle migratoire de Sardinella aurita adulte peut se résumer ainsi : d'octobre à décembre, phase de dispersion de la Mauritanie au Sahara; phase de descente rapide vers le sud en janvier ou février; phase de concentration de pré-ponte en mars-avril dans la partie sud de l'aire habitée (Guinée Bissau, sud Sénégal); phase de remontée vers le nord jusqu'à 24°N et 25°N, avec ponte, de mai à septembre.

Deux nurseries principales ont été clairement identifiées et font l'objet d'une exploitation intense. L'une en Mauritanie, au sud du cap Blanc, l'autre au Sénégal, au sud de la presqu'île du Cap-Vert, le long de la Petite Côte (fig. 11). L'existence d'autres nurseries importantes reste une incertitude, en particulier plus au sud, à hauteur de la Guinée Bissau, où l'on rencontre quelques jeunes individus. On ignore s'il s'agit de concentrations importantes, et dans l'affirmative si ces individus sont ou non à rattacher au stock principal. Ce point sera développé ultérieurement.

La nurserie de la Petite Côte du Sénégal est la mieux connue, et le sous-stock qu'elle abrite constitue l'objet principal de notre travail. L'analyse des statistiques de pêche des sardiniers indique deux périodes de départ des jeunes reproducteurs qui vont venir grossir le sous-stock d'adultes.

Les données de fréquence de taille et de rendements obtenues à partir des flottes roumaines et est-allemandes (travaillant exclusivement au nord de la zone depuis ces dernières années) viennent confirmer ce cycle migratoire pour cette région (STAIKU *et al.*, 1975, 1976; HOLZLOHNER *et* KLOXIN, 1982, HOLZLOHNER *et al.*, 1983; JOSSE *et* DOMALAIN, 1983). L'abondance de *Sardinella aurita* est en effet maximale de juillet à octobre (fig. 12), et les tailles modales sont comprises entre 26 et 30 cm (fig. 13), classes manquantes dans les captures sénégalaises au cours de cette saison (Annexe 1). Pour l'ensemble de la région sénégaléo-mauritanienne, les 36 campagnes d'écho-intégration réalisées depuis 1970 dans les Z.E.E. des différents pays valident ce schéma général de migration des adultes (Anonyme, 1983a). Vers le début d'octobre, d'importantes concentrations se forment au large de la Gambie puis remontent progressivement vers le nord. Cette apparition dans le sud du Sénégal, suivie d'un déplacement vers le nord, avait fait envisager dans un premier temps, l'existence possible d'une population guinéo-sénégalaise migrant avec les eaux guinéennes (BOELY *et al.*, 1969). Après la ponte, ces sardinelles se dispersent et pendant les mois de janvier et février suivent les adultes dans leur migration vers le sud : c'est le deuxième départ. Elles se retrouvent alors dans les prises des senneurs commerciaux effectuées au large de la Guinée Bissau, mélangées aux grandes sardinelles (BOELY *et* OSTVEDT, 1976). Des sardinelles plus jeunes (15 à 20 cm) migrent aussi pendant cette période.

Compte tenu du cycle de vie de cette espèce, on a adopté dans la suite du texte la terminologie suivante pour les divers groupes de taille exprimée en longueur à la fourche :

- juvéniles : individus immatures de taille inférieure à 18 cm (cédant à l'usage, on utilisera cet adjectif comme un substantif),

- jeunes reproducteurs : individus dont l'âge est compris entre celui de la première et de la deuxième maturation sexuelle (18 à 25 cm),

- adultes : individus migrateurs de taille supérieure à 25 cm. (du fait que les poissons sont mesurés au demi-centimètre inférieur et que les classes de taille sont de 1 cm, il s'agit en fait d'individus supérieurs à 25,9 cm).

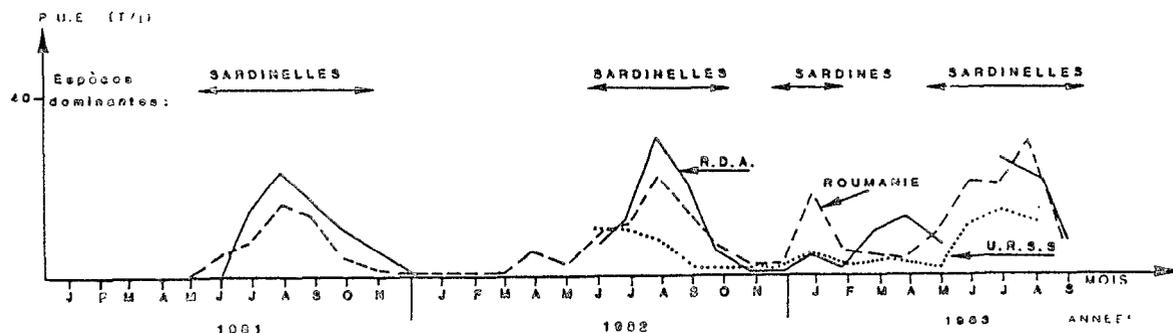


Fig- 12: EVOLUTION DES PRISES PAR UNITE D'EFFORT SUR LES CLUPEIDES DES CHALUTIERS DE 3000CV DANS LA Z.E.E. MAURITANienne DE 1981 A 1983 (Données CHROP, in JOSSE *et* DOMALAIN, 1983, modifié)

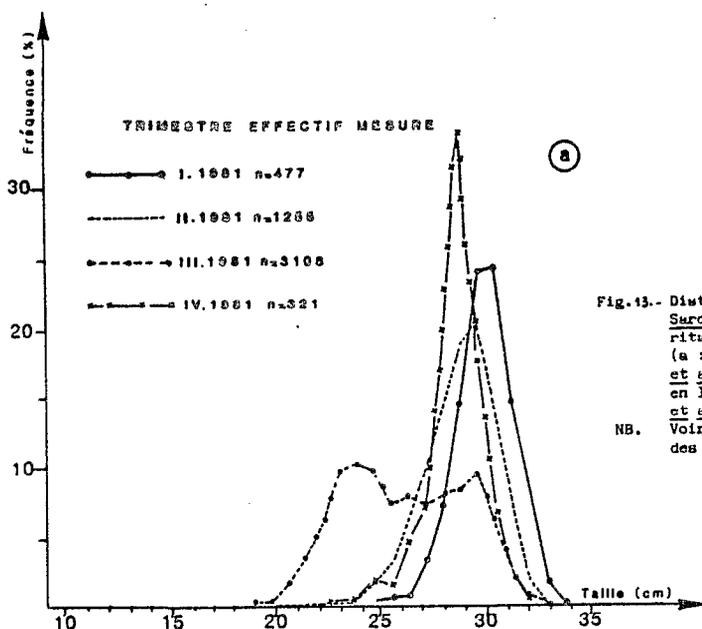
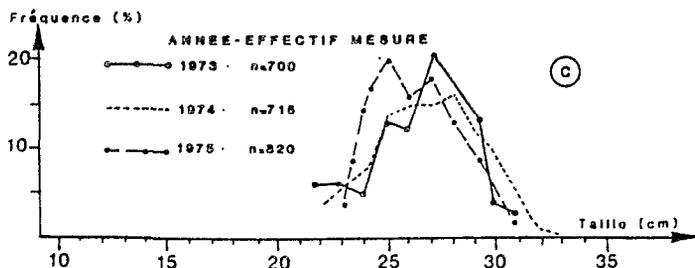
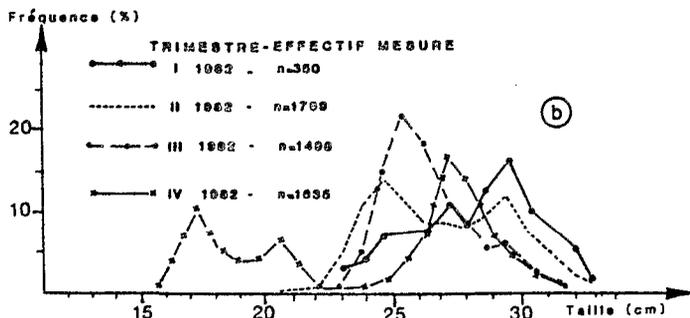


Fig. 13.- Distribution des fréquences de tailles (%) des *Sardinella aurita* capturée au large de la Mauritanie et du Sahara par les chalutiers de R.D.A. (a : Holzlöhner et Kloxin, 1982; b : Holzlöhner et al., 1983, après conversion des longueurs totales en longueur à la fourche) et de Roumanie (c : Staicu et al., 1975)
NB. Voir Fig. 11 pour les abondances relatives au cours des différents trimestres.



III. 1.2. *Sardinella maderensis*:

La sardinelle plate se rencontre de la Mauritanie à l'Angola. Bien qu'ayant des exigences écologiques sensiblement différentes, elle possède à peu près la même aire de répartition que la sardinelle ronde. Elle est plus côtière, plus euryhaline -souvent plus abondante au voisinage des débouchés des cours d'eau- préfère les eaux plus chaudes (température supérieure à 25°C) et paraît éviter les eaux trop turbides. Toutefois, comme la sardinelle ronde, elle est peu abondante dans les secteurs sans upwelling, où une couche superficielle, chaude et dessalée, est présente en permanence (côte des Graines, baie de Biafra) [1, p. 25, fig. 6].

On retiendra pour Sardinelle maderensis une terminologie analogue à celle de l'espèce précédente :

- juvénile, taille inférieure à 16 cm,
- jeunes reproducteurs, de 16 à 24 cm,
- adultes, taille supérieure à 24 cm.

Dans la zone sub-tropicale nord, deux nurseries importantes ont été localisées, l'une du sud de Dakar aux îles Bissagos, l'autre au niveau du banc d'Arguin et au sud du cap Timiris (fig. 11b). Les jeunes reproducteurs effectuent des déplacements saisonniers de faible amplitude à l'intérieur de ces nurseries. Ils fournissent, durant toute l'année, l'essentiel des captures des flottilles riveraines et entrent également dans les prises des senneurs de grande pêche lorsque ceux-ci opèrent suffisamment près de terre. Les adultes se rencontrent surtout au nord de la presqu'île du Cap-Vert, jusqu'en Mauritanie. Ils sont épisodiquement capturés par la pêche artisanale sénégalaise (sennes de plages et sennes tournantes) au nord du pays. Ils peuvent également figurer dans les prises des senneurs hauturiers, mais leur contribution aux prises totales est faible. Il est à noter que ces individus adultes ne se rencontreraient jamais dans les captures des sardiniers opérant au niveau de la Petite Côte avant 1977, à une exception près (1974), alors qu'ils sont désormais présents régulièrement, en avril-mai généralement, bien que leur abondance reste faible (Annexe II) .

On est tenté de relier cette modification apparente de distribution à un changement hydroclimatique. Les données hydrologiques (précipitations, débits des fleuves) récoltées depuis le début du siècle indiquent des variations de grande amplitude, bien que non cycliques à proprement parler (OLIVRY, 1983). Depuis le début des observations sur les pêcheries (1966), la pluviométrie présente une nette tendance à la baisse. L'espèce étant relativement euryhaline on serait tenté de suggérer qu'elle vient rechercher de plus en plus au sud des zones dessalées. Cependant, il ne s'agit là que d'une hypothèse difficile à étayer (même si l'on peut pratiquement éliminer la contre hypothèse liée à un changement de stratégie des pêcheurs). En effet, d'une part l'année 1974 n'était pas particulièrement sèche, d'autre part l'arrivée dans la pêcherie de ces grands individus a lieu généralement avant le début de la saison des pluies.

On connaît en fait très mal la biologie de ces individus adultes et leur aire de répartition. Ils ne semblent constituer qu'un seul stock, dont les liaisons avec les deux nurseries restent mal connues (cf. infra).

III. 2. Reproduction [2 ; 3]

L'essentiel du travail a été ici réalisé par T. BOELY, F. CONAND et C. CONAND. Notre contribution s'est limitée à certaines récoltes de matériel (oeufs et larves, gonades), et à l'interprétation des résultats, ceci en collaboration avec les chercheurs pré-cités. Aux références [2] et [3] de notre travail commun, on devra ajouter en particulier : CONAND et FAGETTI (1971), CONAND C. (1977), CONAND F. (1977), SEDLETSKAIA, (1979), et BOELY (1980). La terminologie employée ici est usuelle; elle est rappelée dans le compte rendu d'un groupe de travail du C.R.O.D.T. [Anonyme, 1979].

III. 2.1. Sardinella aurita

Des campagnes de prospection des larves ont été réalisées entre la Guinée Bissau et la Mauritanie de 1967 à 1978 (CONAND F. 1977 ; [15]). Les larves des deux espèces ont pu être identifiées grâce à leur pigmentation et à des caractères méristiques ou morphométriques (CONAND, 1978). L'étude des gonades -stades sexuels, ou rapports gonado-somatiques (R.G.S.)- a été effectuée régulièrement de 1968 à 1972 (BOELY, 1980) puis en 1975 et 1976 (CONAND C. 1977), et sporadiquement ensuite.

Ces études montrent que l'activité sexuelle est très étalée au cours de l'année si l'on considère l'ensemble de la région. Elle passe par des pics, séparés par des périodes de repos plus ou moins marquées, et présente une forte variabilité inter-annuelle liée aux conditions climatiques. Les pontes ont deux origines bien distinctes : d'un côté les individus adultes qui se reproduisent au cours de leur migration vers le nord entre fin février et août, de la Guinée Bissau à la Mauritanie, d'un autre côté les jeunes reproducteurs des différentes nurseries. La ponte est fractionnée pour un même individu et la fécondité relative est très élevée (400 oeufs/g), ce qui rejoint les observations effectuées au Congo par GHENO et FONTANA (1981). La taille à la première maturité des femelles (L₅₀) est de 18,5 cm à 20 cm et le sex-ratio est voisin de 1. Un repos sexuel relatif est observé sur l'ensemble de la région en décembre et janvier.

Au niveau du Sénégal, qui a été plus largement étudié, on observe deux périodes de reproduction intense : d'une part de février à juin, avec plusieurs maxima (dont le plus important s'observe en mai-juin), d'autre part de septembre à novembre (fig. 14a). L'étude du R.G.S. par taille montre que les adultes se reproduisent les premiers, de février à mai principalement (ou mars à juin selon les auteurs). Les jeunes reproducteurs ne se joignent à eux qu'à la fin de cette première période, en mai-juin. Ils sont en revanche les seuls à assurer la deuxième ponte, de septembre à novembre, les adultes étant absents du Sénégal.

On relèvera une contradiction apparente entre le schéma de migration de BOELY et al. [2] et les résultats de campagnes larvaires publiés par CONAND F. (1977). Ce dernier montre que, sur la Petite Côte, la reproduction principale est centrée sur les mois de mai-juin, et ce, régulièrement de 1971 à 1976; les dernières campagnes réalisées en 77 et 78 confirment ces dates (fig. 15). Or, d'après ce même auteur, cette ponte serait assurée en majorité par les individus adultes, lesquels disparaissent régulièrement des captures de la Petite Côte à partir de la fin mai, aussi bien pour la pêche artisanale que pour la pêche semi-industrielle. On ne les trouve qu'en quantité réduite dans les captures des chalutiers et sennes industrielles (CHABANNE et ELWERTOWSKI, 1973). Si l'on ne remet pas en cause les données qui paraissent représentatives, la seule explication envisagée pour soutenir la thèse de CONAND est une diminution d'accessibilité, et/ou de vulnérabilité, de ces individus au cours de leur phase de ponte. En effet, les oeufs et larves sont abondants sur les fonds de 30 à 150 m au sud du Cap-Vert où ne pêchent pratiquement pas les pirogues ni les sardiniers. Par ailleurs, il semble que lors du frai, les bancs se dissocient et les poissons se répartissent en très petits bancs (PROBATOV et PUPYSHEV, 1969) et de ce fait seraient peu capturables.

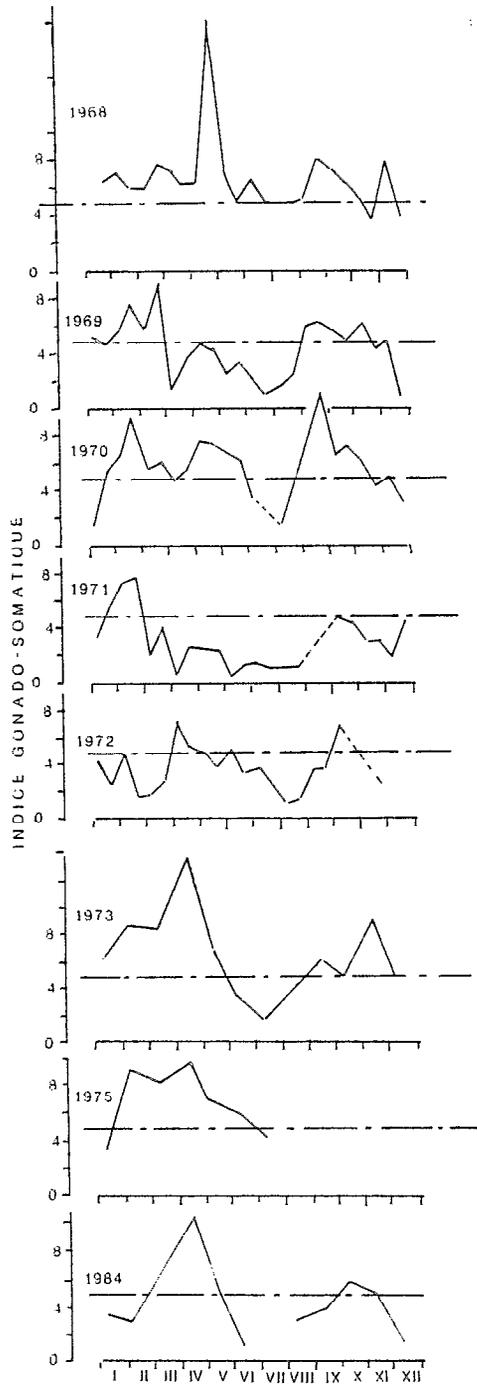


Fig-14a-VARIATION DE L'INDICE GONADO-SOMATIQUE CHEZ S. AURITA (BOELY, 1980) (CAMAREMA: comm. pers.)

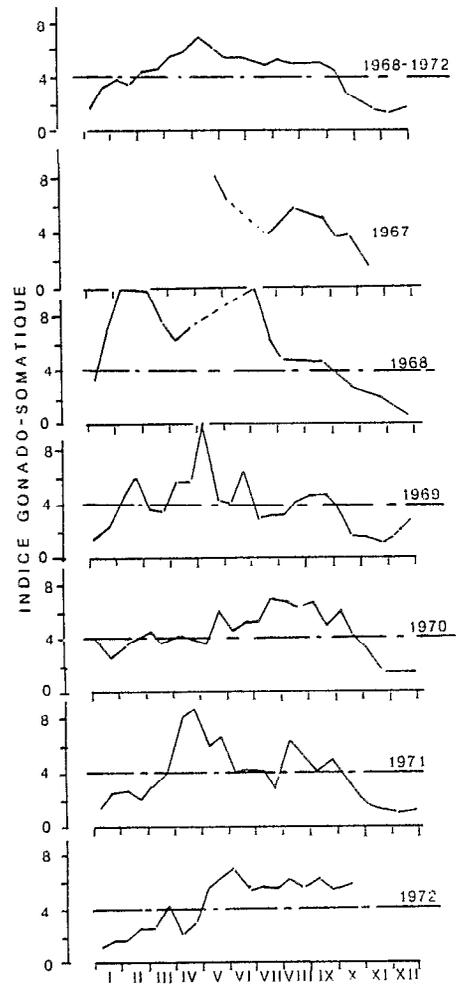


Fig-14b VARIATION DE L'INDICE GONADO-SOMATIQUE CHEZ S. MADERENSIS (BOELY, 1980)

BOELY (1980) pense au contraire que les jeunes reproducteurs seraient responsables de l'essentiel de la ponte en fin de saison principale (juin). Ceci nous semble plus difficile à justifier compte tenu de la faible fécondité individuelle des jeunes reproducteurs par rapport aux adultes (rapport de 1 à 3, d'après CONAND C. (1977)).

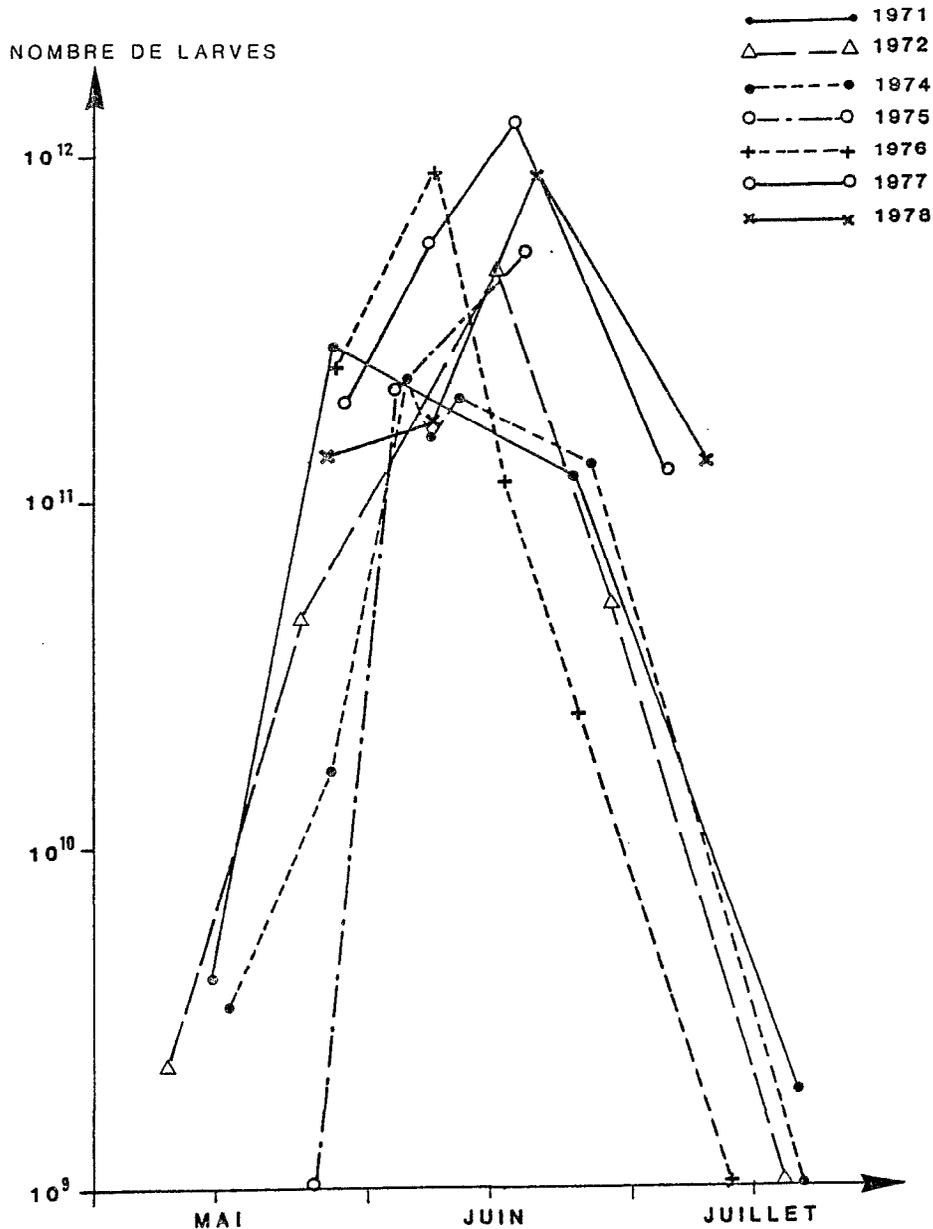


Fig-16 - ABONDANCE DES LARVES PENDANT LA SAISON PRINCIPALE DE PONTE, DE S. aurita de:

1971 à 1976 (CONAND, 1977)

1977 à 1978 (SUISSE DE SAINTE CLAIRE, CONAND ET FREON, non publié)

L'importance relative des deux pontes a été chiffrée d'après les abondances des larves (CONAND F., 1977). Elle est de 10 à 1 à l'avantage de la première ponte, mais on ignore actuellement leur contribution respective en terme de recrutement, du fait que les conditions de survie larvaire et de développement peuvent être très différentes pour les deux cohortes qui en résultent.

Le cycle sexuel de Sardinella aurita dans la région sénégal-mauritanienne présente donc les caractéristiques suivantes :

- la ponte est étalée sur la totalité de l'année lorsqu'on considère l'ensemble de la zone, avec une période de reproduction maximale de mai à septembre,

- la zone de ponte principale s'étend de la Gambie au cap Blanc. La ponte ne se déroule pas de façon synchrone sur l'ensemble de la zone, mais il y a un foyer de reproduction maximale qui se déplace du sud vers le nord, et dont les adultes sont les principaux responsables. C'est ainsi que, pour la période de ponte principale, le maximum se situe au niveau de la Gambie au début du mois de juin et arrive au cap Blanc en septembre,

- dans une région donnée, la ponte est très étalée avec deux périodes, une principale et une secondaire, séparées par des périodes de repos sexuel. Cette dernière ponte est assurée par les jeunes reproducteurs.

III. 2.2. Sardinella maderensis

Les conditions d'étude sont ici les mêmes que pour Sardinella aurita. On connaît cependant moins bien la reproduction de cette espèce, en particulier en raison des très faibles captures qui peuvent être réalisées sur le sous-stock d'adultes situé au nord de la zone sénégal-mauritanienne.

Des oeufs et larves de cette espèce sont présents tout au long de l'année sur les côtes sénégalaises. On observe chez les jeunes reproducteurs des femelles aptes à se reproduire, ou en reproduction, sans interruption. Cependant, l'activité sexuelle est plus intense de février à octobre avec un maximum situé entre mai et août, ce pic présentant une forte variabilité inter-annuelle (fig. 14b). La ponte est ici plus côtière que pour l'espèce précédente (fonds de 10 à 50 m). (CONAND et FAGETTI 1971, CONAND et CREMOUX, 1972; BOELY, 1980).

On dispose de peu de renseignements au nord de la presqu'île du Cap-Vert. La ponte se poursuit vers le nord, mais on n'a trouvé des larves que de juin à octobre, avec un maximum en août sur les côtes sud-mauritaniennes (CONAND et FAGETTI, 1971). Plus au nord, en baie du Lévrier, MAIGRET (1972) situerait la période de ponte entre mars et juin.

La reproduction semble ici aussi être de type fractionnée. On ne connaît pas la fécondité, mais elle est probablement du même ordre que pour l'autre espèce, si l'on raisonne par analogie aux observations réalisées au Congo (GHENO et FONTANA, 1981). Le sex-ratio des femelles est voisin de un, et la taille à la première maturité (L₅₀) est de 16,5 cm en moyenne.

III. 3. Alimentation

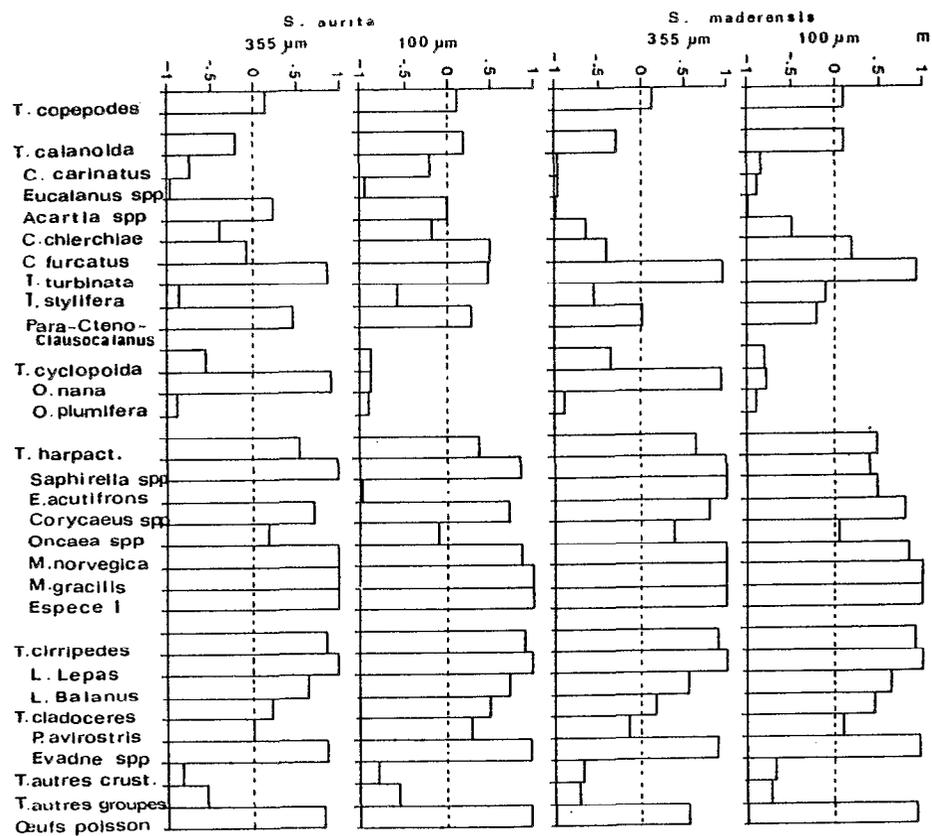
Nos travaux sur ce sujet sont limités à l'observation macroscopique des contenus stomacaux de deux espèces de sardinelles sur un cycle annuel (non publié). Mis à part quelques études sommaires effectuées dans la région avant 1980 (MAIGUY et DOUTRE 1958; POSTEL, 1960; PHAM-TUOC et SZYPULA, 1973), l'essentiel de nos connaissances provient de deux travaux récents réalisés au Sénégal (NIELAND 1980, 1982; MEDINA-GAERTNER, 1985) dont les résultats sont ici résumés.

Les deux espèces présentent des régimes alimentaires très similaires au cours de leur développement, tout au moins pour les phases de vie qui peuvent être observées au Sénégal (rappelons que *S. aurita* est toujours absente des captures sénégalaises vers 15 cm, et que les adultes disparaissent en saison chaude). Cette similitude concerne aussi bien la taille des proies que la composition spécifique de celles-ci jusqu'au niveau des taxons (fig. 16; tabl. 3). Les juvéniles s'alimentent essentiellement de phytoplancton et de micro-zooplancton, tandis que les adultes ont un régime plus pauvre en phytoplancton, en particulier en-dehors des périodes d'upwelling, et plus varié quant à la taille des proies et au choix des espèces. Cependant, d'après l'étude de l'alimentation des principaux stocks de clupéidés côtiers de l'Atlantique Est, NIELAND (1982) conclut que 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). On notera toutefois que ses échantillons comportaient très peu de juvéniles et que ceux-ci étaient toujours de taille supérieure à 7 cm.

Dans ses premiers travaux, NIELAND (1980) accordait beaucoup d'importance à ce qu'il nommait "détritrus" et que l'on trouve chez toutes les sardinelles capturées près de la côte. Ce sont de petits grains de sable mélangés à des diatomées et à des bactéries, et dont le taux moyen en matière organique est de 46 % de la matière sèche. Dans des travaux ultérieurs, NIELAND (1982) obtient des résultats différents : chez les deux espèces le zooplancton fournit l'essentiel de l'alimentation alors que la part des détritrus est faible, voire négligeable. Cette seconde série d'observations a été réalisée en saison froide et plus au large. L'importance des détritrus initialement signalée n'est pas nécessairement liée à la méthode de pêche très côtière (senne de plage), mais pourrait provenir de l'ingestion active de particules en suspension près du fond, au cours des périodes de faible abondance du plancton. Il y a peut-être là pour les sardinelles un mécanisme de récupération des surplus de production accumulés dans le seston, qui leur permettrait de réguler leur alimentation malgré la forte variabilité de la production de matière vivante. Il serait intéressant de mesurer la digestibilité de cette matière organique.

Les copépodes constituent toujours une part importante du régime alimentaire, en particulier les harpacticoides, les calanoides, les cyclopoides, auxquels s'ajoutent les larves de cirripèdes et les cladocères (fig. 17).

ADULTES



JUVENILES

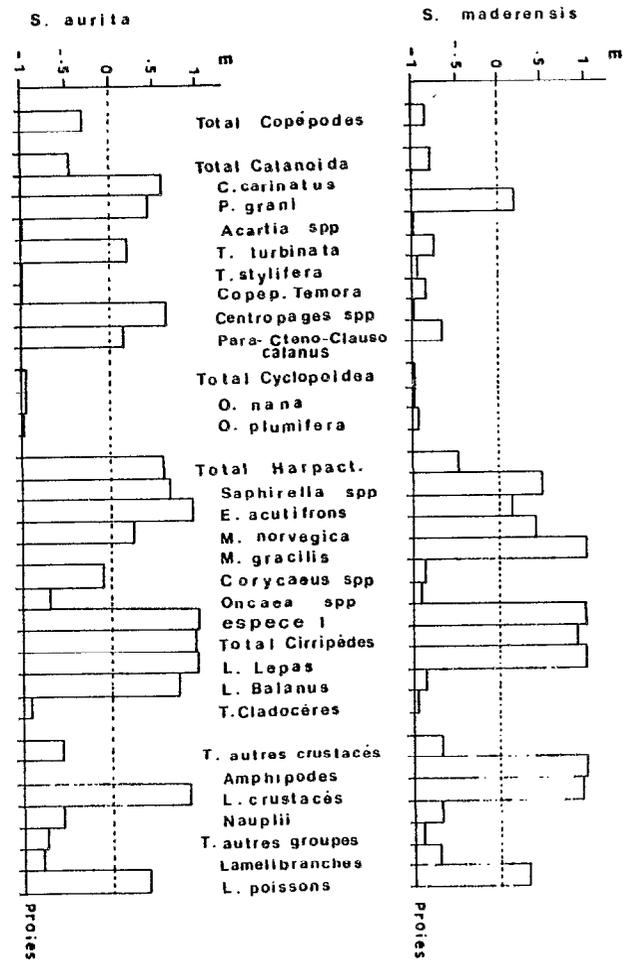


Fig. 16 a - Indices d'activité par taxons et espèces-proies (zooplankton) trouvés dans les contenus stomacaux des sardinelles en saison froide (MEDINA-GASNERI, 1985)

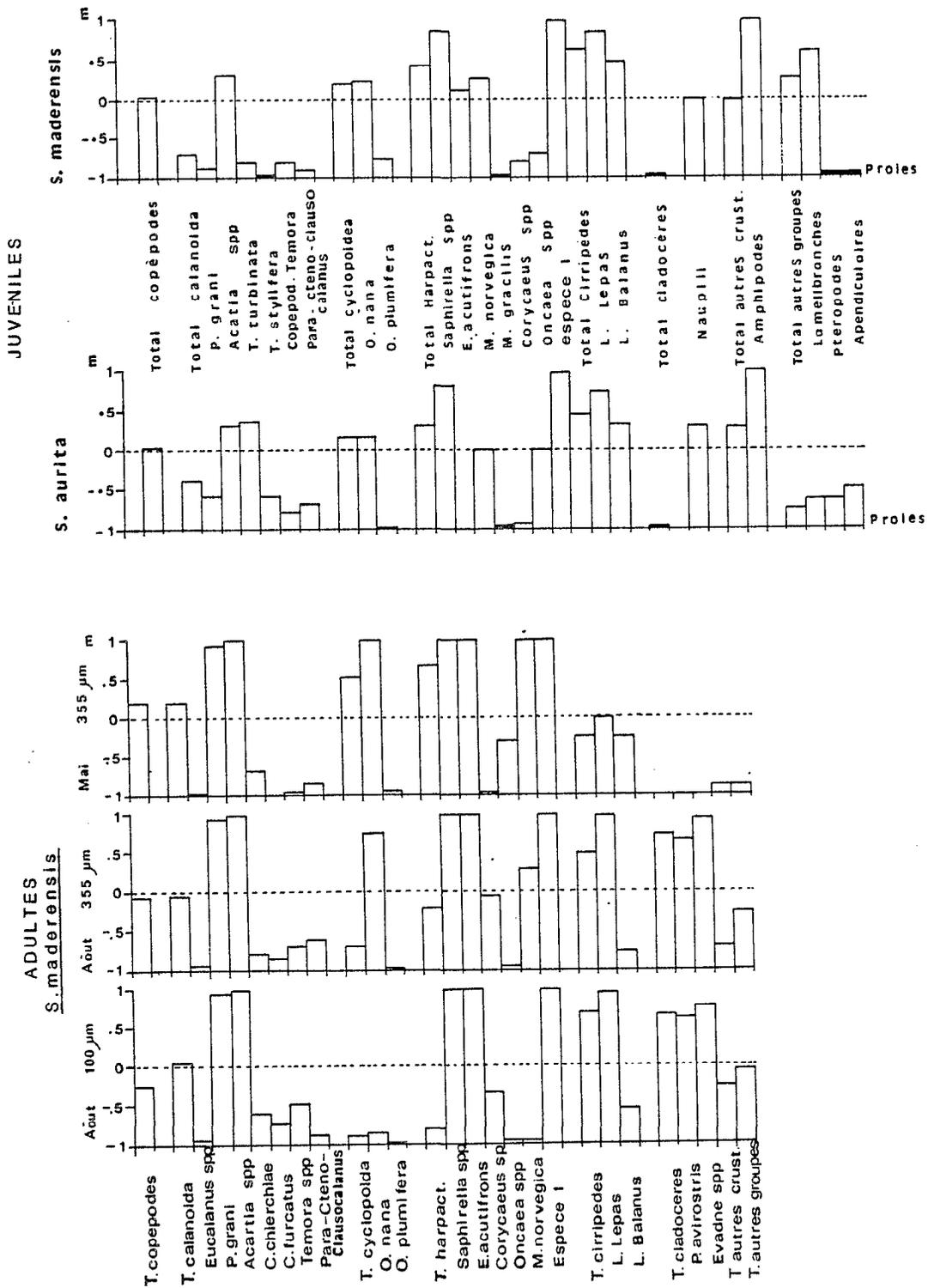


Fig 16 b.- Indice d'électivité par taxon et espèces-proies (zooplancton) trouvés dans les contenus stomacaux des sardinelles en saison chaude (MEDINA-GAERTNER, 1985)

S. maderensis < 19 cm	1.0	Saison chaude : d.l = 27			
S. aurita < 19 cm	0.85**	1.0			
S. maderensis > 19 cm	0.46	0.60**	1.0		
T. trecae	0.53**	0.60**	0.43	1.0	
S. japonicus	0.40*	0.54**	0.62**	0.59**	1.0
	S.maderen- sis <19 cm	S. aurita < 19 cm	S.maderen- sis >19 cm	T. trecae	S.japonicus

S. maderensis < 19 cm	1.0	Saison froide : d.l = 20				
S. aurita < 19 cm	0.56**	1.0				
S. maderensis > 19 cm	0.25	0.18	1.0			
S. aurita > 19 cm	0.25	0.14	0.88**	1.0		
T. trecae	0.57**	0.30	0.39	0.25	1.0	
S. japonicus	0.51*	0.45*	0.02	0.14	0.58**	
	S. maderen- sis < 19 cm	S.aurita < 19 cm	S.maderen- sis >19cm	S.aurita > 19 cm	T.treace	S.japo- nicus

* significatif au seuil de 5%
** significatif au seuil de 1%

Tableau 3 : Matrice de corrélation des régimes alimentaires de différentes espèces pélagiques côtières au cours de la saison chaude (27 degrés de liberté) et de la saison froide (20 degrés de liberté), d'après MEDINA-GAERTNER(comm. pers.).

Les analyses comparatives réalisées par MEDINA-GAERTNER (1985) sur le zooplancton montrent que, dès le stade juvénile, les sardinelles ont une alimentation qui diffère de celles des espèces pélagiques ou démersales planctonophages de taille comparable et vivant dans le même milieu. Leur mode d'alimentation ne consiste pas simplement en une filtration aveugle des masses d'eau environnantes, mais elles sont capables d'effectuer une certaine sélection des proies, ce qui contredit partiellement la théorie d'une alimentation opportuniste, avancée par NIELAND (1982). Ces proies, chez les juvéniles, figurent parmi les espèces du plancton les plus sensibles aux variations d'environnement en particulier à l'intensité de l'upwelling, comme l'a montré l'étude de deux années consécutives différentes (1983 et 1984), et MEDINA-GAERTNER (1985) de conclure : "La grande spécialisation des juvéniles de sardinelles, qui à première vue semble les protéger de la concurrence des autres juvéniles pour la conquête de leur nourriture, pourrait expliquer la fragilité de leur stock. En effet, bien qu'ils puissent, comme nous l'avons vu, s'adapter à des nouvelles proies, leur éventail de choix reste malgré tout relativement limité... Cela permet de supposer que ce dernier (l'upwelling) joue un rôle important dans leur croissance et sur leur mortalité naturelle."

Nous verrons que nous avons déjà formulé des hypothèses de travail rejoignant ces conclusions, afin de justifier le regroupement des deux espèces de sardinelles dans un même modèle de production faisant intervenir l'intensité de l'upwelling [FREON, 1983].

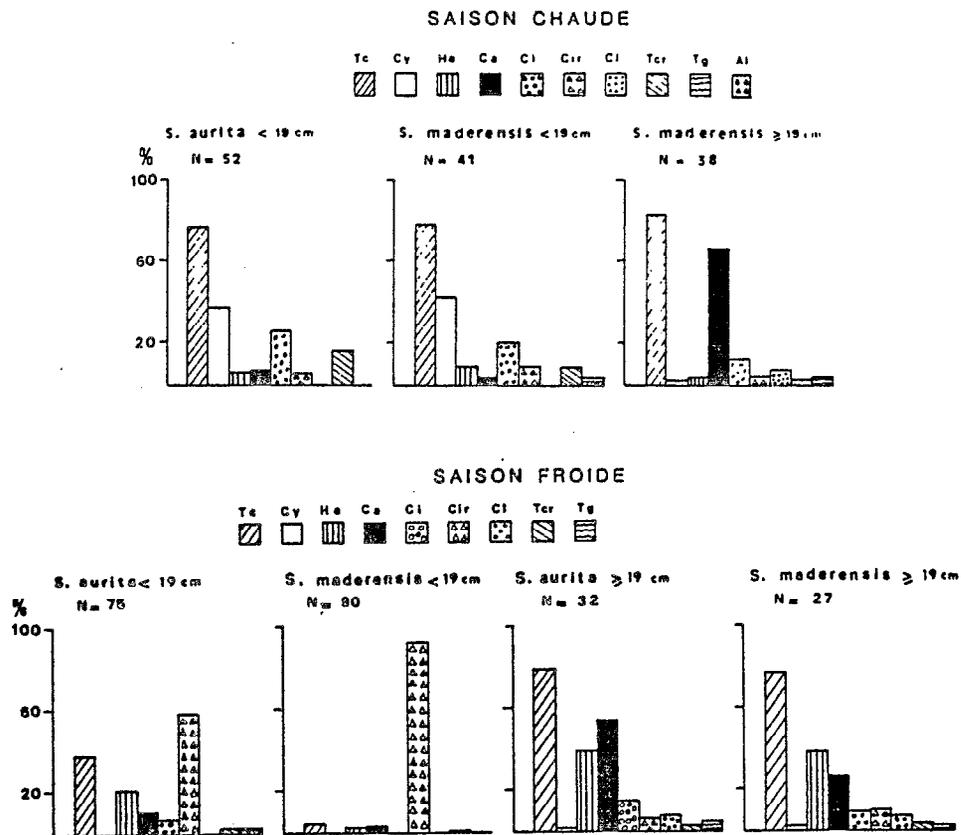


Fig. 17 .- Répartition des proies (zooplancton) dans les contenus stomacaux.
 Tc = total copéptide; Cy = Cyclopoida; Ha = Harpacticoida; Ci = Copépodites et indéterminés; Cir = larves de Cirripèdes; Cl = cladocères; Tcr = total des autres crustacés; Tg = total autres groupes; Al = algues.

III. 4. Croissance [4]

La croissance des clupéidés en milieu tropical est généralement difficile à étudier, car les méthodes usuelles se heurtent à des obstacles majeurs. Ainsi le suivi des tailles modales (méthode de PETERSEN et dérivées) est-il rendu difficile par la présence de plusieurs poussées reproductives par an ; les marques périodiques sur les diverses pièces anatomiques dures sont dans la plupart des cas nombreuses, variables et difficiles à interpréter ; la méthode de marquage est souvent impossible à mettre en oeuvre car les marques externes provoquent une forte mortalité et peuvent ralentir la croissance des survivants, tandis que les marques internes ne permettent pas (ou sinon à grands frais) de récupérer le poisson avant sa transformation en farine.

Au Sénégal, seule la croissance de Sardinella aurita a été approfondie, initialement par le suivi des classes modales chez les juvéniles et par lecture des écailles chez les adultes, à partir des données récoltées entre 1969 et 1972 (BOELY, 1980). Bénéficiant de cette expérience, ce travail a été repris [4] en y ajoutant des données de fréquence de taille et des observations de croissance en bassin. Ces derniers travaux ont été réalisés en 1976 et 1977, en collaboration avec B. STEQUERT.

III. 4.1. Croissance des juvéniles de Sardinella aurita en mer

CONAND F. (1977) estime que les larves grandissent au minimum de trois centimètres en un mois. Elles gagnent les eaux plus côtières et, sans qu'il y ait de véritable métamorphose, des juvéniles apparaissent entre 4 et 6 cm sur la Petite Côte dans les apports des sennes de plage, dès que les mailles de celles-ci peuvent les retenir. Très abondants, ces juvéniles disparaissent des captures des sennes de plage vers 12 cm.

L'échantillonnage régulier des juvéniles entrepris sur l'ensemble de la baie de Gorée montre que presque toute l'année de nouvelles cohortes sont recrutées dans la pêche à la senne de plage (nous verrons ultérieurement que les variations de rendement sont essentiellement liées à des fluctuations saisonnières de disponibilité). C'est pourquoi le regroupement par quinzaine ou par mois de ces observations ne permet pas de suivre le devenir d'une même cohorte. Cela s'explique par la durée du temps de reproduction sur les côtes sénégalaises et par l'importance relative des diverses poussées reproductives, qui peut d'ailleurs être très différente d'une année à l'autre. BOELY (1980) a choisi de descendre jusqu'au niveau de l'échantillon journalier d'une senne pour suivre les tailles modales. Cependant, le mode d'agrégation en banc des juvéniles, qui ne s'effectue pas au hasard, peut être responsable de l'obtention de modes non représentatifs de l'ensemble de la population, comme nous le verrons ultérieurement. Aussi, en 1976 et 1977, a-t-on effectué un échantillonnage intensif permettant de regrouper les échantillons par semaine.

On observe nettement deux séries de "micro-cohortes" par an, dont l'étude des moyennes vertébrales permet de confirmer l'identité (BEN TUVIA, 1964; GHENO et POINSARD, 1968; BOELY, 1980). La première de mars à août, mais surtout de mai à août, correspond à la ponte de saison froide ; la seconde, d'octobre à janvier, correspond à la ponte de saison chaude. Cela montre déjà que les sardinelles rondes juvéniles ont une croissance rapide. Celle-ci est de l'ordre de trois centimètres par mois, les juvéniles atteignant 12 cm en quatre mois environ. On note une grande variabilité de cette croissance selon les saisons et selon les années.

A partir de 12 cm, les juvéniles quittent les abords immédiats des plages et gagnent des eaux plus profondes. Ceux issus de la reproduction de saison chaude se rencontrent dans les prises des sardinières dakaroises de janvier à mai (BOELY, 1980). Les moyennes vertébrales voisines de 47.35, qui sont trouvées chez des poissons de mode 15 cm dans les apports sardinières d'avril 1971, confirment cette appartenance. Ces poissons forment d'importantes concentrations entre la côte et les fonds de 35 mètres, le long de la Petite Côte du Sénégal et surtout au sud de Dakar.

Le groupe issu de la reproduction de saison froide se retrouve rarement dans les pêches sénégalaises. En effet, ces poissons s'enfoncent plus profondément, recherchant probablement des eaux plus froides. Ils sont capturés au chalut, en général lors de campagnes exploratoires entre 35 et 70 mètres de fond.

Il est difficile de suivre la croissance de ces individus par la méthode de PETERSEN, du fait qu'ils ne sont capturés qu'à défaut d'autre chose, c'est-à-dire rarement. Ces poissons réapparaissent dans les pêches sénégalaises (sardinières et artisanales) lorsqu'ils atteignent une taille de 18 à 20 cm. Par ailleurs, il est certain que des mélanges entre poissons issus des deux périodes de reproduction existent déjà à cette taille. En effet, les différences entre les taux individuels de croissance peuvent être importantes et cela, ajouté aux longues périodes de reproduction, tend à fusionner les groupes (cf. chapitre V).

III. 4.2. Croissance des juvéniles de *Sardinella aurita* en bassin

En novembre 1976, plusieurs centaines de juvéniles de sardinelles rondes furent capturées en une seule fois au cours d'une pêche expérimentale au lamparo en baie de Gorée. Ces poissons furent transférés très rapidement dans un bassin en ciment de onze mètres cubes au C.R.O.D.T.

Certaines de ces sardinelles, issues d'un même banc et vraisemblablement de la ponte d'une même journée, vécurent plus de sept mois dans ce bassin à circulation d'eau de mer en circuit fermé. L'eau, constamment aérée, était filtrée sur sable, puis stérilisée par rayonnement ultra-violet pour éviter la prolifération d'algues et de bactéries. Bien qu'à l'abri du soleil, l'eau du bassin a toujours eu une température comprise entre 26° et 28°C. La nourriture de ces juvéniles consistait la plupart du temps en un broyat de chair de poisson, en débris de gonades ou de contenus stomacaux (de sardinelles le plus souvent). Ces conditions de température et de nourriture étaient donc très différentes de celles que rencontraient les individus de la même génération dans la nature.

Toutes les semaines, puis tous les 11 jours environ, les individus présents dans le bassin étaient capturés, anesthésiés et mesurés. On observe que les poissons échantillonnés sur les plages en août 1977 présentent une courbe de croissance analogue à celle des poissons en élevage entre 7 et 11 cm. Cette concordance ne peut être considérée comme la preuve formelle de la validité des résultats en raison des différences importantes existant entre le milieu naturel et celui d'élevage. Toutefois, les expériences en bassin permettent de penser que l'hypothèse d'une croissance rapide en mer, telle que nous l'avons suivie, est fortement probable.

III. 4.3. Croissance des jeunes reproducteurs et des adultes de *Sardinella aurita*

L'interprétation des écailles est difficile et la méthode scalimétrique proprement dite donne des résultats trop variables. Aussi BOELY (1980) n'a-t-il déterminé que l'âge des individus au moment de leur capture. Il semble que le premier anneau se forme au cours de l'une des deux intersaisons marines, en fonction de la date de naissance de l'individu. On peut résumer

ainsi les résultats observés chez les jeunes reproducteurs :

- Pour les individus nés d'avril à juin, donc en saison froide, on considère que la date moyenne de naissance est le premier mai [4, p. 112, fig. 9a]. Le premier anneau chez ces individus de saison froide se marque de décembre à février, huit mois en moyenne après la naissance, à une taille comprise entre 17 et 20 cm suivant la date de naissance à l'intérieur de la saison de reproduction. A partir de mars, ces poissons apparaissent progressivement dans les débarquements des pêches dakaraises et artisanales, se reproduisent et émigrent en Mauritanie. Ils sont alors âgés d'un an et ont une taille moyenne voisine de 21-22 cm.

- Pour les individus nés en saison chaude, on peut considérer que la période moyenne de naissance est le premier octobre [4, p. 112, fig. 9b]. Ces poissons, au contraire des premiers, restent dans la zone d'activité des senneurs dakarais. Leur premier anneau apparaît entre juin et août, soit neuf mois environ après la naissance. Cette marque coïncide avec une émigration des sardinelles rondes hors de la zone de pêche à une taille inférieure à 20 cm.

En conclusion, les jeunes ont entre 8 et 10 mois environ lorsque leur premier anneau se forme et sont âgés d'un an environ lorsqu'ils quittent la nurserie de la Petite Côte après avoir effectué au moins leur première ponte. Ce schéma est compliqué par l'étendue des périodes de reproduction en un même lieu, par les variations de l'importance relative des poussées reproductives à l'intérieur d'une même saison de ponte et par les variations individuelles de croissance. Cela explique le recrutement quasi permanent dans la pêcherie sénégalaise.

Chez les adultes, il faut rappeler que les individus du groupe modal 25 cm ne se rencontrent presque jamais sur les côtes sénégalaises, alors que les adultes de taille modale comprise entre 28 et 30 cm y sont présents pendant six mois de l'année au maximum, de décembre à juin. De très rares prélèvements d'écaillés ont pu être faits en Mauritanie pendant le second semestre.

Comme pour les jeunes reproducteurs, la plupart des adultes ont repris leur croissance lorsqu'ils sont capturés dans les eaux sénégalaises, la formation de l'annulus se situant donc au cours du second semestre dans les eaux mauritaniennes. On peut dénombrer jusqu'à 7 ou 8 anneaux, mais les derniers sont très difficiles à distinguer [4, photo 1 à 6, p. 113]. On constate surtout que très peu d'individus présentent une structure 2+. On passe directement d'un aspect 1+ chez les jeunes à un aspect 3+ chez les adultes. Le rétro-calcul (LEA, 1910) montre que le second anneau se formerait en général entre 24 et 26 cm. Ce calcul semble confirmé par le fait que les quelques écaillés présentant une structure 2+ ont été trouvées uniquement chez quelques rares individus de 25 à 27 cm.

Pour expliquer ces résultats, il faut admettre qu'il se forme deux annuli par an, dont l'un hors du Sénégal, probablement en Mauritanie au cours de la saison chaude, ce qui présente l'avantage de concorder avec le schéma de migration proposé. La seule contre-hypothèse envisageable serait de supposer qu'après avoir quitté la nourricerie de la Petite Côte, les jeunes passeraient une année au nord ou au sud du Sénégal, y achevant leur croissance, et réapparaîtraient un an après sur les côtes sénégalaises. Cependant, ce que l'on connaît des captures de

flottes hauturières n'a jamais indiqué la présence pendant toute l'année, aussi bien en Guinée-Bissau qu'en Mauritanie, d'une importante population de sardinelles rondes de taille comprise entre 23 et 27 cm, modes qui sont pratiquement absents dans la pêche sénégalaise. Au contraire, nous avons vu que les données récentes indiquent une abondance saisonnière de ces tailles modales en Mauritanie. Le déterminisme d'un tel cycle de migration, présentant une période bi-annuelle, serait difficile à expliquer.

En définitive le cumul des résultats obtenus par les différentes méthodes conduit aux paramètres suivants de l'équation de Von BERTALANFFY exprimés en longueur à la fourche :

$$\begin{aligned} L_{\infty} &= 30,63 \text{ cm} \\ K &= 1,206 \text{ (annuel)} \\ t_0 &= -0,062 \text{ an} \end{aligned}$$

Des travaux visant à vérifier les résultats obtenus arrivent en phase terminale au CRODT et aboutissent à des résultats très proches (CAMAREMA, comm. pers.). La validité de cette vérification reste limitée par le fait que la même méthode de détermination de l'âge a été utilisée.

La croissance serait donc très rapide et de courte durée, les individus atteignant 21 à 22 cm en un an, et en trois ans une taille proche de la taille maximale moyenne qu'atteint cette espèce (fig. 18). Ces résultats diffèrent par certains points de tous ceux déjà obtenus en Méditerranée et dans l'océan Atlantique. En Méditerranée, la différence porte surtout sur les valeurs de L_{∞} qui sont beaucoup plus faibles que les nôtres, du fait que l'espèce atteint une taille maximale beaucoup plus petite qu'au Sénégal ; la vitesse de croissance y est également plus faible, ce qui peut s'expliquer par un environnement en général plus froid, une période hivernale bien marquée et une nourriture bien moins abondante.

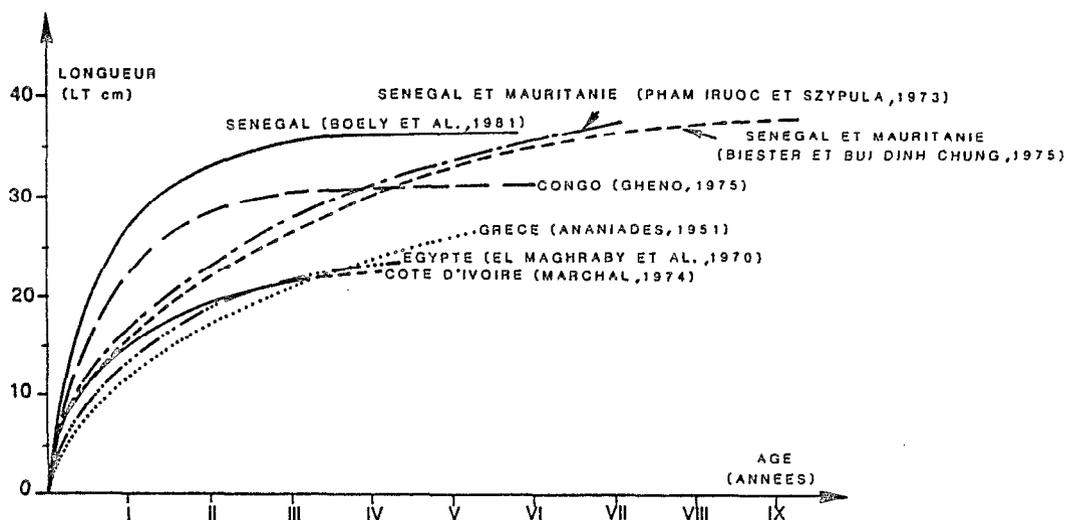


Fig-18 - COMPARAISON DES COURBES DE CROISSANCE DE *SARDINELLA AURITA* OBTENUES PAR DIFFERENTS AUTEURS [4]

En revanche, la différence est considérable entre nos résultats et ceux obtenus par PHAM TUOC et SZYPULA (1973) d'une part, et BIESTER et DINH CHUNG (1975) d'autre part, à partir de poissons capturés au large du Sénégal et de la Mauritanie. Cela ne peut s'expliquer que par une interprétation totalement différente des écailles. Ces auteurs attribuent des âges élevés et surtout paraissent avoir sous-estimé la vitesse de croissance des juvéniles et des jeunes reproducteurs. L'échantillonnage de ces auteurs a été réalisé à bord de chalutiers qui exploitaient essentiellement le stock d'adultes. Les jeunes et juvéniles ont donc été nettement sous-échantillonnés, ce qui n'a probablement pas permis d'étudier la période de formation de l'annulus par étude de l'accroissement marginal.

Au contraire, notre courbe de croissance est similaire à celle obtenue au Congo par GHENO (1975), où le coefficient k est proche de 1 et la période de croissance rapide est terminée dès la troisième année. Nous verrons cependant que la validité de notre courbe de croissance est loin d'être certaine (chap. V).

III. 4.4. Croissance de Sardinella maderensis

On peut supposer que, comme chez Sardinella aurita, la croissance des larves est très rapide, de l'ordre de 3 cm en un mois. Les larves gagnent les eaux côtières et les juvéniles apparaissent dans les sennes de plage à partir de 5-6 cm.

L'étude de la croissance de cette espèce est très difficile, en particulier du fait que les pics de reproduction sont encore plus étalés et variables que ceux de l'espèce précédente, et que les individus adultes sont pratiquement absents des captures.

1er LOT

Dates	Moyenne	Ecart type	Effectif mesuré
21.10.76	80.45	4.17	145
29.10.76	84.13	3.68	47
5.11.76	92.43	4.00	40
12.11.76	96.41	4.04	39
19.11.76	101.75	4.48	40
23.11.76	101.42	4.93	38
30.11.76	104.56	5.09	39
7.12.76	106.63	5.69	40
16.12.76	111.33	5.82	39
24.12.76	115.91	6.66	37
31.12.76	118.03	6.96	36
8.01.77	121.46	7.40	33
17.01.77	123.77	7.93	30
27.01.77	127.81	8.87	31
7.02.77	133.31	8.65	29
17.02.77	136.10	9.51	29
1.03.77	138.33	10.01	30
15.03.77	142.63	10.19	30
25.03.77	145.08	9.06	25
5.04.77	148.46	8.84	24
19.04.77	151.39	10.43	23
5.05.77	156.53	9.89	17

2ème LOT

Dates	Moyenne	Ecart type	Effectif mesuré
20.01.77	69.9	3.42	30
27.01.77	72.1	3.94	25
7.02.77	80.6	4.36	25
17.02.77	88.6	4.68	24
1.03.77	95.8	5.67	25
15.03.77	102.5	5.40	24
25.03.77	103.3	4.76	20
5.04.77	108.0	4.71	19
19.04.77	112.3	5.40	18
5.05.77	115.6	6.49	18
20.05.77	120.3	8.05	19
4.06.77	123.8	8.50	15

Tableau 4. : Résultats de l'élevage en bassin de Sardinella eba au C.R.O.D.T. (Par FREON P. et STEQUERT B. non publié)

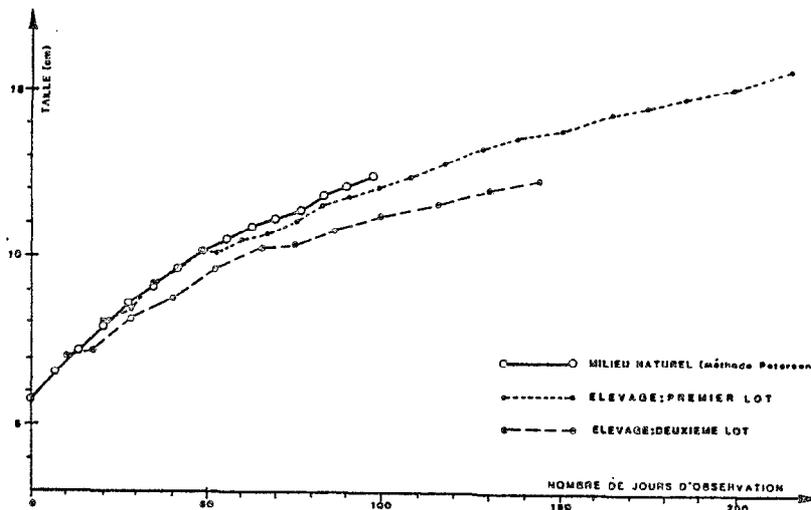


Fig. 19 - CROISSANCE DE *SARDINELLA MADAGASCENSIS* JUVÉNILES D'APRÈS DES OBSERVATIONS RÉALISÉES EN ÉLEVAGE ET D'APRÈS UN ÉCHANTILLONNAGE INTENSIF DES SÉNÈS DE PLAGE EN SAISON CHAUDE 1977 (Données de FREON et STEQUERT, non publiées)

BOELY (1980) a pu suivre quelques micro-cohortes de juvéniles entre 6 et 10 cm en 1969, 1971 et 1972. La croissance serait de l'ordre de 2,5 à 3 cm par mois jusqu'à 9 cm et se ralentirait vers 10 cm. Des observations similaires ont été réalisées en 1976 et 1977 en équipe avec B. STEQUERT, ainsi que l'élevage en bassin durant plus de 8 mois de juvéniles capturés à une taille moyenne de 8 cm (tabl. 4 et fig. 19). Nos résultats corroborent ceux de BOELY (1980), qui suppose que vers un an les jeunes reproducteurs atteignent la taille de 18-19 cm. Les travaux de CAMARENA (comm. Pers.) aboutissent à des valeurs similaires, obtenues par lecture des écailles (17 à 18 cm à l'âge de 1 an).

III.5. Relation taille-poids et facteur de condition [5,6]

Les relations taille-poids ont d'abord été calculées pour les deux espèces de sardinelles (et pour d'autres espèces) à partir de données récoltées par BOELY pour l'essentiel, entre 1968 et 1972 [FRANQUEVILLE et FREON, 1976]. Ce travail a été ensuite complété grâce à de nouvelles mesures que nous avons réalisées avec B. STEQUERT en 1976 et 1977 sur les juvéniles de longueur à la fourche inférieure à 10 cm, qui étaient absents de la première série de données [5]. Puis BOELY (1980), reprenant les données antérieures à 1972, a effectué une étude approfondie des relations taille-poids en fonction du sexe et de la saison, ainsi qu'une étude du facteur de condition.

Par ailleurs, à l'occasion du groupe de travail sur la reproduction des espèces exploitées du golfe de Guinée [ANONYME, 1979], il est apparu utile de revoir certaines notions concernant les relations taille-poids, les facteurs de condition et les indices de maturité sexuelle (RGS et IGS). Bien que ces sujets aient donné lieu à des publications dans le passé, des controverses ont encore lieu, certains calculs présentent des biais et les interprétations des résultats sont souvent douteuses. POSTEL (1973) allait jusqu'à dire que "le problème du coefficient de condition est nébuleux chez une grande partie des auteurs qui l'ont abordé", ceci en raison peut-être de l'ancienneté des ouvrages de base.

Ce travail [6] s'attache à rappeler les notions de base en tentant d'interpréter au mieux la signification des formules utilisées. De plus, les principaux biais de calcul sont signalés et les risques d'erreur d'interprétation mentionnés. On résumera ici les principaux résultats, dont certains seront appliqués à une étude critique des travaux réalisés sur les sardinelles.

III 5.1. Relations taille-poids.

Les relations taille-poids calculées avec le plus grand nombre de classes de tailles, en utilisant la relation $P=aL^n$, conduisent aux résultats suivants [5] :

<u>Sardinella aurita</u>	: P = 6.392 10 ⁻³ L ^{3.274}	N= 2433
<u>Sardinella maderensis</u>	: P = 1.034 10 ⁻² L ^{3.142}	N= 1840

où P représente le poids des individus, L leur longueur à la fourche et N l'effectif sur lequel ont porté les calculs. On note que les deux espèces, et plus particulièrement Sardinella aurita, présentent une allométrie majorante puisque l'exposant n est supérieur à 3. L'utilisation d'une relation du type $P = cL^3$ ne serait donc pas judicieuse ici.

L'ajustement de la droite de régression au nuage de points a été réalisé par régression linéaire après transformation logarithmique. Cette méthode a été retenue dans ce travail, dont la finalité essentielle était de présenter une clé taille-poids utilisable pour les calculs de dynamique des populations, car elle offre de bonnes qualités prédictives. Elle présente cependant l'inconvénient de sous-estimer la valeur de n, mais ce biais est ici réduit car on a utilisé des valeurs moyennes de poids par classe de tailles. En revanche, si l'on veut effectuer des calculs de biométrie, on retiendra "la droite de TEISSIER", (axe majeur réduit) comme l'a fait BOELY (1980).

L'utilisation des poids moyens par classe de taille peut engendrer en contre-partie certains biais ou certaines erreurs si un minimum de précautions ne sont pas prises [6] :

1. Toutes les classes de tailles auront la même "force" indépendamment de leurs effectifs, lors de la détermination des paramètres de la relation : par exemple une classe de tailles représentée par quelques individus jouera le même rôle qu'une autre classe représentée par un grand nombre. Si les points sont très bien alignés cela n'aura que peu d'influence sur les résultats obtenus ; s'il en est autrement, de graves erreurs peuvent en découler, en particulier lorsqu'une classe de taille n'est constituée que de quelques individus non représentatifs. Aussi, dans nos calculs, les effectifs sont-ils limités à 50 individus par classe de 0,5 cm et la représentativité des quelques classes de taille de faible effectif a-t-elle été testée.

2. De façon pragmatique, les moyennes L_i de chaque classe de tailles sont parfois remplacées par les valeurs M_i des médianes correspondantes, afin d'éviter le calcul de ces moyennes. Cette approximation est généralement bonne pour les valeurs centrales de la distribution des tailles de l'échantillon, surtout si les effectifs des classes sont nombreux et si les intervalles de ces dernières sont réduits. En revanche, pour les classes de tailles situées aux extrémités de la plage d'observation, un

biais peut être introduit par l'utilisation de médianes. En effet, si la distribution des tailles dans la population échantillonnée est d'allure gaussienne, au sein de ces classes, les individus ne seront pas distribués au hasard (fig. 20) ; ils seront toujours plus nombreux du côté de la borne la plus proche du centre de la distribution des fréquences de tailles. De ce fait on obtiendra généralement $M_i < L_i$ pour les petites tailles et $M_i > L_i$ pour les grandes tailles. Ces deux erreurs sont donc cumulatives au niveau de la détermination de la pente, celle-ci étant sous-estimée. Ce biais peut être très important si les intervalles de classe sont grands. Des simulations montrent qu'il peut conduire à des sous-estimations de n allant de 10 à 35 % si les classes de tailles sont de 1 cm. Pour cette raison nous avons utilisé des classes de tailles de 0,5 cm dans nos calculs.

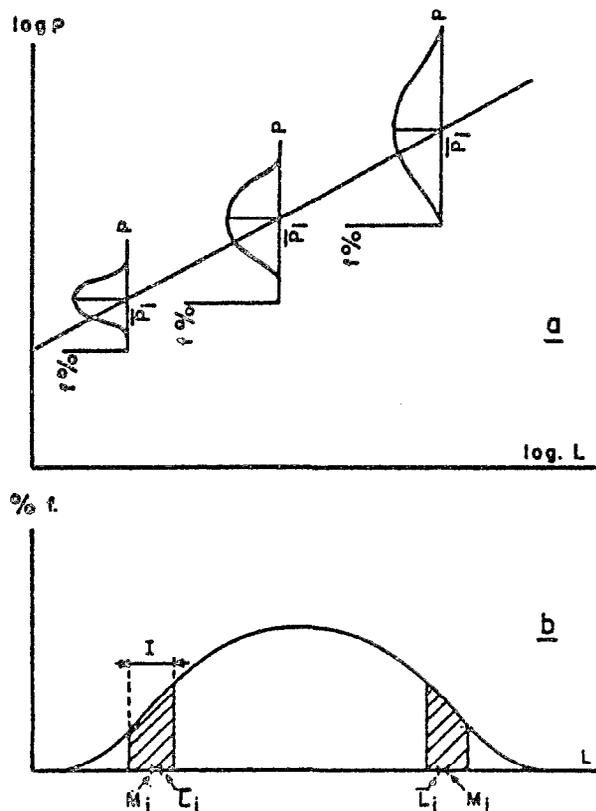


Fig. 20 - Schémas généraux d'une répartition habituelle des longueurs et des poids des individus au sein d'un échantillon [6] .

3. Ce troisième biais est lié à la non linéarité de la relation taille-poids et ne sera pas développé ici, car il est toujours faible dans les calculs qui nous intéressent, du fait que les classes de tailles sont étroites [6].

III. 5.2. Variabilité et facteur de condition

La variabilité du matériel biologique est responsable de la dispersion du nuage de points autour de la droite de régression de la relation taille-poids. En effet, par rapport à la droite théorique, un individu donné peut présenter un poids plus ou moins élevé en fonction de nombreux facteurs (morphologie propre de l'individu, état d'engraissement, sexe, stade sexuel, densité propre, état de réplétion du tube digestif, etc.). C'est pour mesurer indirectement l'un de ces facteurs que l'on étudie les variations du facteur de condition (en particulier l'état d'engraissement et le stade de maturité sexuelle), mais il est souvent difficile de distinguer leur contribution respective.

Les appellations facteur de condition ou coefficient de condition correspondent en fait aux différents paramètres mathématiques qui ont été définis pour mettre en évidence l'écart existant entre le poids réel d'un individu (ou le poids moyen d'une classe de tailles) et son poids théorique d'après la relation taille-poids. Ces facteurs de condition ne doivent pas être confondus avec les paramètres c et a des formules générales des relations taille-poids auxquels on donne parfois le même nom. Pour éviter cette confusion nous appellerons facteurs de condition relative les premiers, et leur notation sera suivie de l'indice i , alors que les seconds seront notés simplement c et a et appelés facteurs de condition moyenne.

III. 5.2.1. Facteurs de condition relative issus de la formule $P = cL^3$

Le premier type de facteur de condition individuel utilisé est le facteur de condition de FULTON (1911) :

$$c_1 = \frac{P_1}{L_1^3}$$

POSTEL (1973) a proposé de le désigner par le terme de facteur composite de condition, du fait que sa valeur tient compte à la fois de la condition du poisson et du coefficient d'allométrie propre à son espèce, comme nous le verrons ultérieurement.

Dans cette formule, c_1 , variable en fonction des unités de poids et de longueur choisies, est souvent un nombre décimal peu pratique, aussi différentes formules ont été proposées pour obtenir des valeurs proches de 1. Citons par exemple la formulation de HILE (1936) :

$$K_1 = \frac{100P_1}{L_1^3}$$

Avec P_1 en grammes et L_1 en cm, K_1 est alors appelé en anglais condition-factor ou coefficient de condition ou encore pondéral index. En français on utilise les termes de coefficient de condition ou facteur de condition.

III. 5.2.2. Facteur de condition relative issus de la formule $P = aL^n$

LE CREN (1951) propose d'utiliser un facteur de condition relative, pour chaque classe de tailles, tel que :

$$Kn_i = \frac{P_i}{aL_i^n}$$

a et n ayant été déterminés par une droite d'ajustement du nuage de points $\log P_i$, $\log L_i$ (de préférence l'axe majeur réduit dans ce cas). La formule précédente peut être représentée par :

$$Kni = \frac{P_i}{P_{st}}$$

où P_i est le poids observé d'un individu, et P_{st} le poids standard de cet individu d'après la relation taille-poids : $P = aL^n$. Dans ce cas, $Kni - 1$ représente la déviation d_{PL} par rapport au poids standard $P_{st} = 1$. Par exemple $Kni = 1,043$ est équivalent à : $(P_{st} + d_{PL})P_{st}$, où $P_{st} = 1,000$ et $d_{PL} = 0,043$. Ainsi, le poids P_i de l'individu considéré est supérieur de 4,3 % à celui estimé par la régression de P sur L.

Dans le même ordre d'idée, POSTEL (1973) a proposé d'utiliser a_i comme facteur net de condition en tirant sa valeur de la formule $P = aL^n$:

$$a_i = \frac{P_i}{L_i^n}$$

Mais dans ce cas P_i et L_i sont les valeurs observées pour un individu ou une classe de tailles, alors que n est le coefficient de régression de P sur L.

L'intérêt du vocable utilisé par POSTEL (1973) est d'opposer a_i au facteur composite de conditions c_i précédemment défini et dont la signification est différente comme nous allons le voir.

III. 5.2.3. Comparaison des fonctions $P = cL^3$ et $P = aL^n$

Pour comparer ces deux fonctions puissance il est plus pratique de les transformer en expression logarithmique.

$$\log P = 3 \log L + \log c \quad (1)$$

$$\log P = n \log L + \log a \quad (2)$$

Si l'on considère un nuage de points représentant les logarithmes des tailles et des poids d'une espèce de poisson (fig. 21), la droite D de la fonction (1) est automatiquement ajustée, elle a pour pente 3 et passe par le centre de gravité G du nuage de points.

La droite E de la fonction (2), demande un ajustement; elle passe aussi par G, mais sa pente n'est pas obligatoirement égale à 3, comme dans le cas des sardinelles, où elle représente mieux le nuage de points.

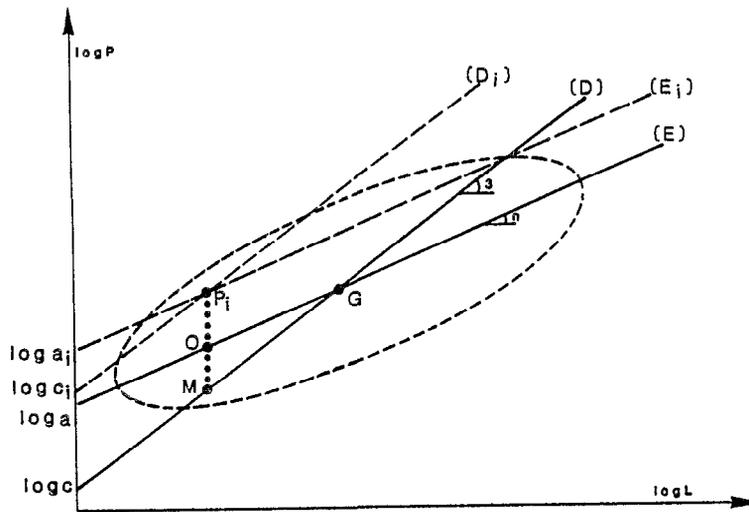


Fig-21- SCHEMA COMPARANT LES RELATIONS POIDS-LONGUEURS DE TYPE $P=cL^3$ (droite D) ET DE TYPE $P=aL^n$ (droite E)

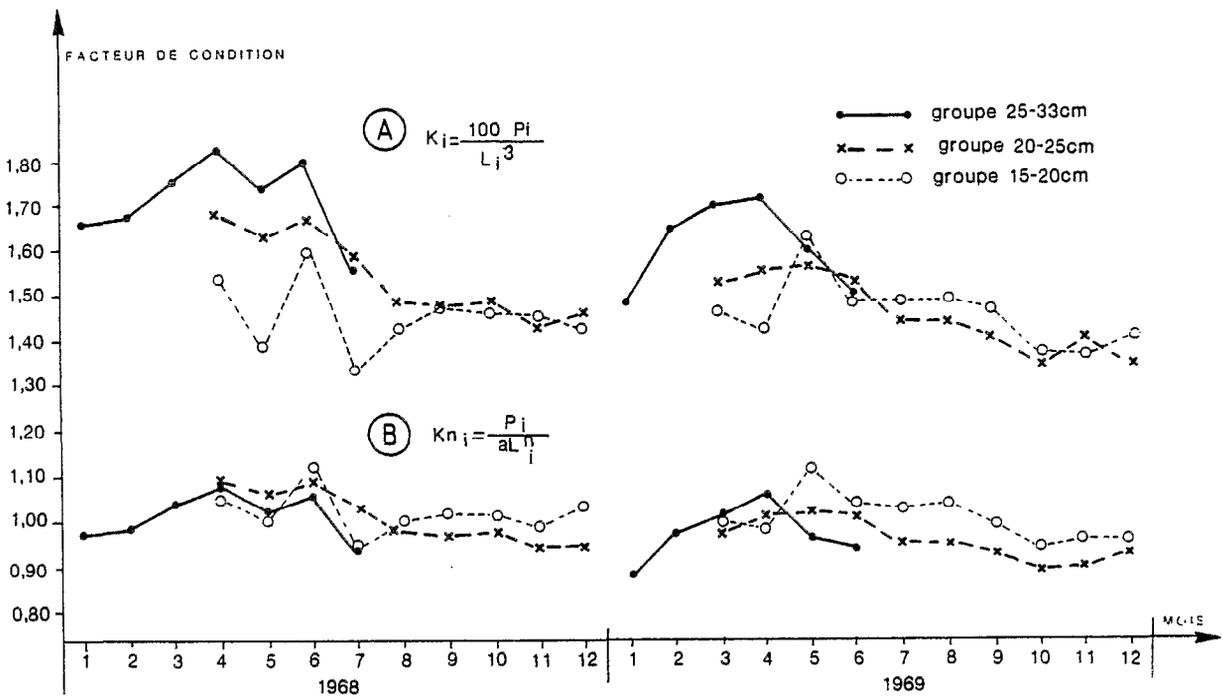


Fig- 22- SARDINELLA AURITA

(A) VARIATION MENSUELLE DU FACTEUR DE CONDITION COMPOSITE DE HILE (d'après BOELY,1980)

(B) VARIATION MENSUELLE DU FACTEUR DE CONDITION RELATIVE

Si l'on considère maintenant un poisson individuel représenté par le point P_i fonction de sa condition telle que nous l'avons précédemment définie, il sera plus ou moins lourd que le poids standard attendu d'après l'une ou l'autre des relations taille-poids (1) et (2). Pour que les droites D_i et E_i passent par le point P_i , il faudra donc leur attribuer des coordonnées à l'origine c_i et a_i , différentes de c et a . Celles-ci permettront en fait d'estimer la condition relative du poisson. En effet, il est important de souligner que toutes les formules définissant les facteurs de condition relative font appel à c_i ou à a_i , ou encore aux rapports c_i/c ou a_i/a .

Il est donc intéressant de pouvoir comparer a_i et c_i afin de pouvoir comparer les coefficients de condition issus des formules :

$$P = cL^3 \quad \text{et} \quad P = aL^n$$

Pour cela nous proposons d'interpréter la fonction suivante reliant c_i et a_i d'après les relations (1) et (2) :

$$\log c_i = (n-3) \log L_i + \log a_i \quad (3)$$

d'où il résulte que :

- si $n = 3$, $c_i = a_i$ et les deux formules sont équivalentes.

- si $n > 3$, c_i sera une fonction croissante de L_i du type exponentiel :

$$c_i = a_i L_i^x \quad \text{avec} \quad x = n-3 ; x > 0$$

- si $n < 3$, c_i sera une fonction décroissante de L_i du type exponentiel :

$$c_i = a_i L_i^x \quad \text{avec} \quad x < 0$$

Dans les deux derniers cas, des erreurs d'interprétations des résultats obtenues à partir de coefficients de condition issus de la formule (1) peuvent avoir lieu. Ainsi, dans son analyse des coefficients de condition K de HILES (1936) par saison et par classe de taille, BOELY (1980, p. 87 et 88) conclut que le facteur de condition moyen mensuel de chaque groupe de tailles peut être très différent au cours du premier semestre et qu'il est en moyenne supérieur en 1968 par rapport à 1969 (fig. 22a). En fait, le coefficient de HILES (1936) est dérivé de la formule $P = cL^3$ et donc mal adapté au cas de cette espèce. Si l'on calcule les facteurs de condition relative K_{ni} à partir des mêmes données, on obtient une figure totalement différente, qui indique au contraire une relative similitude des facteurs de condition des diverses classes d'âge (fig. 22b). On observe également sur cette nouvelle figure que la différence entre 1968 et 1969 n'est plus aussi marquée (même en valeur relative). Ceci tient au fait que la taille moyenne à l'intérieur des trois groupes de taille est parfois différente d'une année à l'autre, ce qui biaise la comparaison effectuée à l'aide d'un facteur composite de condition. Les relations entre les fluctuations inter-annuelles du facteur de condition et de l'environnement ne sont pas toujours simples à interpréter: divers travaux semblent indiquer que dans bien des cas des conditions favorables à la reproduction vont augmenter l'abondance, et par là la compétition en-

tre individus, d'où l'existence d'une corrélation négative entre abondance et facteur de condition. On trouvera chez BELVEZE (1984) un tel exemple ainsi qu'une analyse bibliographique du sujet.

Ces remarques n'enlèvent pas de valeur au travail méticuleux de BOELY (1980), qui a également basé son analyse sur les variations mensuelles du poids moyen par classe de tailles d'un centimètre, ce qui reste encore le plus sûr moyen pour ne pas introduire de biais de calcul.

III 5.3. Application aux indices de maturité sexuelle.

Le calcul des rapports gonado-somatiques (R.G.S) et celui de l'indice gonado-somatique (I.G.S) s'apparentent à celui des facteurs de condition, ce qui explique la présence ici de quelques réflexions théoriques sur ce sujet.

Si PG est le poids des gonades, on peut définir ces deux indices par :

$$\text{R.G.S} = \frac{\text{PG}}{\text{P}} \quad (4) \quad \text{et} \quad \text{I.G.S} = \frac{\text{PG}}{\text{L}^3} \quad (5)$$

Ce deuxième indice a l'avantage de ne pas nécessiter la mesure du poids total de l'individu pour son calcul, poids qu'il n'est pas toujours facile d'obtenir pour les individus de grand format (exemple des thonidés).

Si l'on considère des individus théoriques, répondant parfaitement à la relation poids-longueurs $P=al^n$, la relation (4) devient :

$$\text{RGS} = \frac{\text{PG}}{aL^n}$$

Du point de vue mathématique, la différence existant entre les formules (4) et (5) est la même que celle existant entre les formules définissant le facteur de condition de FULTON et le facteur de condition relative, et tout ce qui a été dit précédemment s'applique ici. En particulier, lorsque la croissance est allométrique, les variations de l'indice gonadique IGS en fonction de la taille L devront être interprétées avec prudence ; si l'allométrie est majorante, IGS sera une fonction croissante de L ; si, à l'inverse, l'allométrie est minorante, IGS diminuera avec l'augmentation de L.

La comparaison des deux indices RGS et IGS est encore plus hasardeuse que celle des coefficients de condition c_i et a_i , du fait qu'ici le numérateur concerne le poids des gonades, alors que le dénominateur concerne la longueur du corps de l'individu. La relation entre RGS et IGS dépendra donc de divers facteurs, parmi lesquels se trouve le coefficient d'allométrie n propre à l'espèce.

Afin de supprimer l'influence de ce dernier facteur, nous proposons d'utiliser un "indice gonado-somatique net" IGS_n tel que :

$$\text{IGSn} = \frac{\text{PG}_i}{\text{LT}}$$

Dans ce cas l'indice IGS défini par la formule (5) peut être considéré comme un "indice gonado-somatique composite".

L'interprétation des résultats obtenus serait plus facile du fait que l'indice IGSn correspond au rapport du poids observé des gonades d'un individu à son poids total standard attendu d'après la relation d'allométrie propre à son espèce. Cette formulation présente l'avantage de ne pas faire intervenir la condition relative de l'individu considéré, contrairement à la formule du RGS, tout en permettant d'éviter de peser les individus.