

Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine

Denis Binet

Antenne ORSTOM, Centre IFREMER, BP 1049, 44037 Nantes Cedex 01 (France).

Reçu le 19 novembre 1987, accepté le 15 février 1988.

The probable changes in the pattern of sardine and sardinelle distribution along the west African coast, caused by an intensification of the trade winds.

Binet D. *Aquat. Living Resour.*, 1988, 1, 115-132.

Abstract

Until recent decades, it was believed that the boundary between sardine and sardinelle populations was located in the vicinity of Cape Blanc (22°N). To the north of this cape, strong upwellings occur throughout the year and although primary production is high, the zooplankton remains low, due to the speed with which it is horizontally transported away. To the south, the upwellings are seasonal and shelf circulation consists of two layers circulating in opposite directions. A short time lag exists between primary and secondary production, as a result of zooplankton migration between these two currents. Sardines and sardinelles are both plankton feeders. Phytoplankton can, in some cases, make up the bulk of the sardine's diet. On the contrary, sardinelles feed mainly on zooplankton. These feeding habit differences favour sardine settlement in the strong upwelling areas. During the 70's, the sardine fishery moved southwards. This can be related to an intensification of the trade winds, occurring over the same period, at their most southern boundary. This led to a strengthening of upwellings along the Mauritanian and Senegalese coastlines and consequently caused a modification in the biotope favouring sardine settlement. Secondly, undercurrents along the shelf were altered due to the decrease in those moving northwards and an increase in those moving towards the south. As a result, a new distribution pattern of larvae can be expected, giving rise to more sardines drifting towards southern waters, and fewer sardinelles being carried to the north.

Keywords : Clupeidae, plankton, upwelling, circulation, climate, West Africa.

Résumé

Jusqu'aux dernières décennies on considérait que la limite de répartition entre sardines et sardinelles se situait aux environs du cap Blanc. Au nord de ce cap, les remontées d'eaux ont lieu toute l'année, la production primaire est forte, mais non la biomasse zooplanctonique, du fait de la rapidité de l'advection. Au sud, les résurgences sont saisonnières, la circulation au-dessus du plateau comprend deux veines opposées. La production secondaire suit rapidement les poussées de phytoplancton, notamment grâce à la superposition de courants opposés entre lesquels des migrations de zooplancton permettent un couplage des productions primaires et secondaires. Sardines et sardinelles se nourrissent de particules en suspension, mais les sardines peuvent s'accommoder d'un régime presque entièrement végétal, à la différence des sardinelles. Ceci leur confère un avantage sur les sardinelles dans les régions d'upwellings violents. Durant les années 70, la pêcherie de sardines s'est déplacée vers le sud, or ces mêmes années, les alizés se sont renforcés sur leur bordure méridionale, conduisant à un renforcement des upwellings le long des côtes mauritanienne et sénégalaise. Ceci a entraîné une modification du biotope, favorable aux sardines. D'autre part les courants, modifiés par diminution de leur composante nord et augmentation de celle portant au sud, pourraient être responsables d'un nouveau mode de dispersion des larves, entraînant davantage de sardines au sud et moins de sardinelles vers le nord.

Mots-clés : Clupeidés, plancton, upwelling, circulation, climat, Afrique de l'ouest.

Les prises des pêcheries pélagiques côtières montrent souvent une variabilité que l'exploitation humaine ne suffit pas à expliquer. Deux types d'hypothèses peuvent alors être envisagées.

- Il s'est produit dans l'environnement des changements suffisamment importants pour dépasser les capacités d'homéostasie de l'écosystème pélagique et entraîner des modifications dans la structure des peuplements. En effet, les conditions physico-chimiques d'un milieu déterminent son aptitude à accueillir une espèce donnée, à entretenir la chaîne alimentaire qui la nourrit et l'exploite. Et surtout, les conditions du milieu déterminent l'aptitude à la reproduction, la force du recrutement et finalement, l'effectif de l'espèce. Un peuplement ne peut se perpétuer qu'à l'intérieur d'une certaine gamme de variation de son environnement. Si ces bornes sont dépassées, l'écosystème est remodelé par une recombinaison de la structure spécifique des peuplements.

- La nouvelle population n'est plus génétiquement identique à ce qu'elle était. Il s'est produit une modification de son génome qui aboutit à l'expression d'un nouveau phénotype au niveau de la population (Cury, 1988). Cette seconde hypothèse n'est pas contradictoire avec la première, mais on ne peut guère l'explorer faute de données.

Les pêcheries de sardines et de sardinelles de la côte ouest-africaine (fig. 1) ont montré, durant les 20 dernières années où elles ont été bien suivies, des fluctuations qui semblent — en partie — explicables par celles du climat et de l'hydroclimat.

On situait vers 26°N la limite méridionale de la pêcherie de sardine jusque vers 1970 (Fréon et Stéquert, 1979; Boëly et Fréon, 1979). Cependant, les conditions thermiques sont souvent favorables aux sardines beaucoup plus au sud et depuis longtemps mais de façon sporadique, l'espèce est signalée au Sénégal. Depuis 1970, des quantités importantes ont été capturées entre le cap Bojador (26°N) et le cap Timiris (19°N) (FAO, 1985). L'extension méridionale de l'espèce s'est poursuivie en 1974 *Sardina pilchardus* est rencontrée au Sénégal, en 1976 et 1977 des captures sont même effectuées devant la Sierra Leone (Boëly et Fréon, 1979). A partir de cette date les bancs remontent progressivement vers le nord et en 1982 et 1983 la sardine a presque complètement disparu des eaux mauritaniennes. Depuis 1984, elle est à nouveau exploitée au large du banc d'Arguin (20°N) et il semble qu'il y ait là l'ébauche d'un nouveau déplacement vers le sud (FAO, 1985). Or, l'environnement climatique n'est pas resté immuable au cours de ces périodes. La variation d'intensité des alizés serait peut-être susceptible d'expliquer certains changements dans la circulation et le régime de production au-dessus du plateau continental nord-ouest africain.

En effet, la dispersion de larves planctoniques vers des zones favorables ou non à leur développement dépend du régime des courants. De nouveaux schémas de circulation peuvent entraîner une redéfinition des aires de répartition spécifiques. D'autre part, l'état du

plancton à un instant donné est le reflet des aléas subis par la masse d'eau qui l'abrite. Les facteurs climatiques (ensoleillement, vent...) sont transmis à l'écosystème, avec leurs variations, sous forme de flux thermique, cinétique, nutritif, par le biais du plancton. Le plancton apporte l'énergie nécessaire à la croissance et à la reproduction des poissons adultes, au développement de leurs larves. Il va donc, en partie, conditionner le succès d'une cohorte et son recrutement, mais aussi ses déplacements trophiques et sa disponibilité à la pêche.

Dans l'exposé suivant, on appellera côte marocaine le littoral de 36 à 28°N et Sahara occidental celui compris entre 28 et 21°N.

VARIATIONS RÉGIONALES ET SAISONNIÈRES DU MILIEU

Hydroclimat, circulation superficielle

Le déplacement saisonnier de l'anticyclone des Açores, de la dépression saharienne et de la zone intertropicale de convergence (ZITC) déterminent le balancement des alizés et donc la position et l'intensité des upwellings le long de la côte ouest africaine (Wooster et al., 1976) (fig. 2).

En été, l'anticyclone des Açores exerce son influence sur tout le littoral marocain et saharien. La dérive superficielle (courant des Canaries) se dirige vers le sud-ouest et les affleurements d'eaux profondes ont lieu du Maroc à la Mauritanie (35 à 20°N). Plus au sud, le front intertropical de convergence remonte vers le nord et la mousson exerce son influence jusqu'au sud de la Mauritanie. La circulation superficielle au-dessus des plateaux sénégalais et mauritaniens est dirigée vers le nord, il y a accumulation d'eaux à la côte avec des dessalures localement importantes (Rébert, 1983). La situation est à l'opposé de celle d'une résurgence (fig. 3b).

En hiver, le système est décalé vers le sud. Le nord de la façade atlantique marocaine est atteint par les dépressions issues du front boréal. Elles amènent de la pluie, de Gibraltar aux Canaries. Il n'y a pas de remontée d'eau au nord du cap Juby (28°N). Mais au sud ce cap, la circulation superficielle dirigée vers le sud, accompagnée de résurgences, se fait sentir jusqu'au front des Bissagos (12°N) (fig. 3a).

En définitive, la circulation superficielle au-dessus du plateau, largement dépendante du régime éolien, est généralement dirigée vers le sud, c'est le courant des Canaries. Exceptionnellement en hiver au nord du Maroc (Anonyme, 1975) et régulièrement en été au Sénégal, la circulation de surface est inversée. De 20 à 25°N, les remontées d'eaux sont permanentes, encadrées au nord par une zone où elles n'ont lieu qu'en été et au sud où elles n'ont lieu qu'en hiver.

Les upwellings côtiers sont liés au flux méridional. Tant que les alizés restent forts, le flux sud prévaut et il se produit des remontées d'eau (Mittelstaedt,

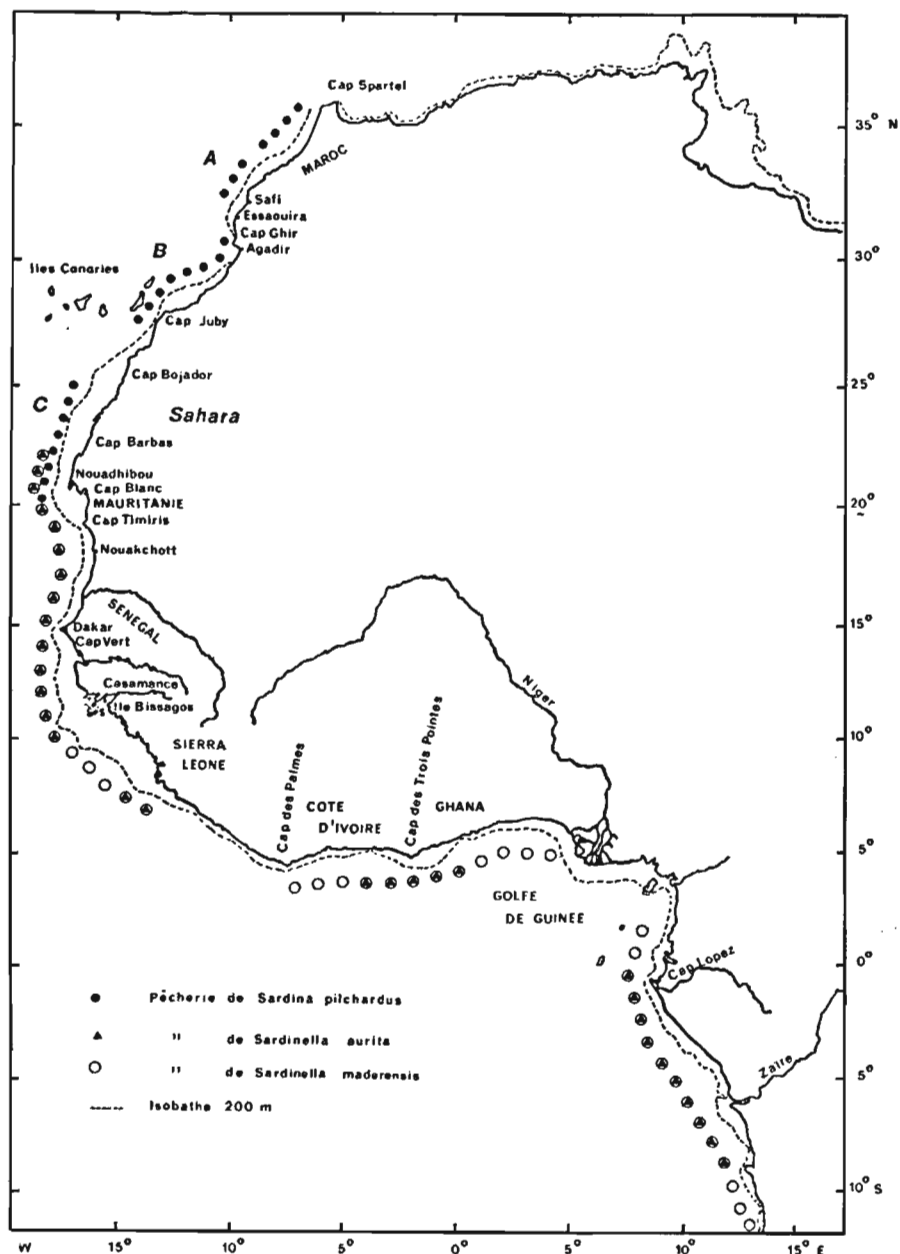


Figure 1. — Régions de pêche de *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *S. maderensis*, le long des côtes ouest africaines.

Fishing areas of *Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* and *S. maderensis* along the West African coasts.

1983). L'inverse ne se produit que lorsque les alizés faiblissent.

Circulation subsuperficielle et profonde

Le long de la côte ouest africaine, il existe également un ensemble de courants dirigés vers le nord, à l'opposé de la dérive générale des alizés. Ce système est situé en subsurface ou en profondeur, au-dessus du plateau ou du talus continental (fig. 4). Il atteint parfois la surface. L'une des branches de ce sous-courant vient du fond du golfe de Guinée. Sur le

plateau ivoiro-ghanéen, le courant de Guinée, superficiel, est dirigé vers l'est. Au-dessous, les eaux s'écoulent vers l'ouest. Ce sous-courant ivoirien est une veine de la circulation plus importante qui a lieu aux accores, vers 50 m de profondeur (Lemasson et Rébert, 1973). Au Sénégal, Rébert (1983) et Teisson (1983) observent sensiblement le même schéma au nord et au sud du cap Vert (fig. 5); le noyau du sous-courant est situé vers 100 mètres.

Plus au nord, le système s'enfonce et s'éloigne de la côte. Devant la Mauritanie, le contre-courant subsuperficiel est encore situé sur la partie externe du

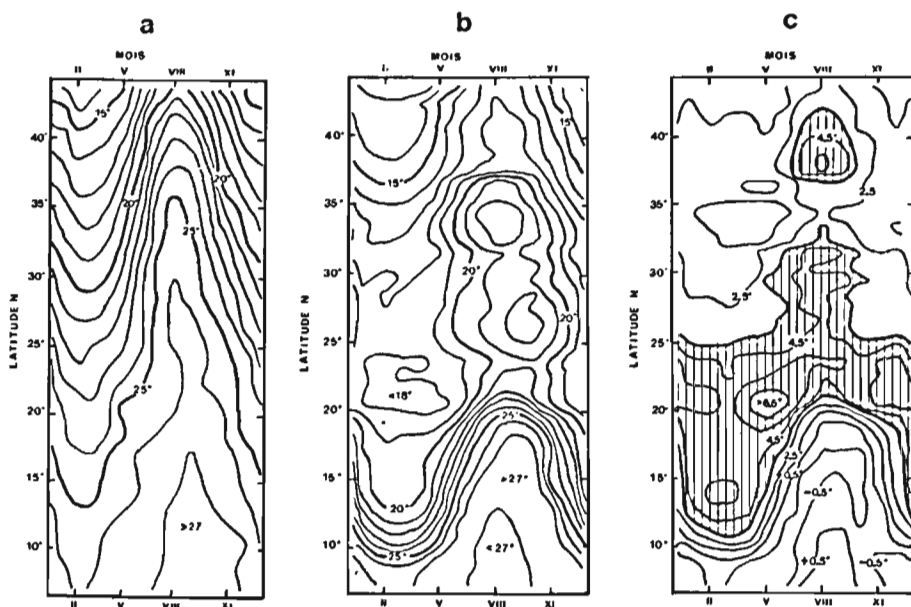


Figure 2. — Hydroclimat des côtes ouest africaines; variation de la température en fonction de la latitude et de la saison, d'après Wooster *et al.* (1976), a: au large, b: à la côte, c: différence entre a et b, indicatrice d'upwelling.

Monthly variations of temperature along the continental slope off West Africa, from Wooster *et al.* (1976), a: offshore, b: near the shore, c: deficit of coastal temperature, index of upwelling.

plateau, vers 60 m de profondeur tandis que le noyau du sous-courant profond est entre 100 et 200 m, à une centaine de kilomètres de la côte, au-delà du plateau continental (Mittelstaedt, 1982). La probabilité de trouver un flux subsuperficiel nord, au large du plateau s'amenuise de 20 à 25°N. L'enfoncement du courant profond se poursuit au fur et à mesure qu'il se dirige vers le nord: 400 à 500 m vers 25°N (fig. 4), 500 à 1 000 m vers 30 à 34°N.

Cet ensemble varie avec l'intensité des alizés. Le contre-courant nord disparaît du plateau sénégalais lorsque l'alizé est fort (Teisson, 1983) (fig. 5). Réciproquement il atteint la surface, au large de la Mauritanie, pendant une période de relaxation (Mittelstaedt, 1982) (fig. 6b).

Variabilité à court terme des remontées d'eau

Le long du courant des Canaries, les upwellings ne sont pas réguliers. Les remontées se produisent plus souvent en certains points du littoral, favorisés par la topographie et le régime des vents. Notamment au voisinage de certains caps: du cap Sim au cap Ghir (31°N) (Grall *et al.*, 1974), du cap Corveiro (22°N) au cap Blanc, ou de certaines vallées sous-marines qui canalisent les remontées d'eaux: canyon de Nouakchott (Herbland *et al.*, 1973). D'autre part, la résurgence n'a pas lieu partout de la même façon. Jacques et Tréguer (1986) estiment que sur la côte nord-ouest africaine, bordée par un plateau relativement large et peu profond, il existe une double cellule de remontée: l'une à la côte, l'autre aux accores (fig. 6a). Ce schéma évolue avec l'intensité du vent, la cellule du large prédomine par vent fort. Un changement dans la direction du vent déplace la zone de

remontée ou la supprime même complètement. Au sud du cap Vert, la résurgence se décale vers le nord et s'intensifie avec la rotation du vent du nord-est au nord-ouest (Touré, 1983; Roy, 1988). Au large de la Mauritanie le passage de l'alizé (nord-est) à l'harmattan (est) entraîne un arrêt de l'upwelling avec une redistribution des masses d'eau et des faunes associées (Weikert, 1984).

Toutes les régions sont affectées par une variabilité à court terme, de quelques heures à quelques jours. D'une part, l'existence d'ondes internes, liées à la marée (Hughes et Barton, 1974), pourrait avoir des conséquences sur la production. Leur amplitude de plusieurs dizaines de mètres entraîne une remontée périodique de la nutricline. Si la turbulence superficielle atteint cette couche, la teneur en nutriments augmente dans la zone euphotique. D'autre part, les alizés ne sont pas d'une régularité absolue. L'upwelling ne se déclenche pas immédiatement après le renforcement du vent. Au large du Sahara l'affleurement des eaux ne se produit qu'après un jour de vent favorable (Jones et Halpern, 1981). Au large du Sénégal, le refroidissement maximal n'est obtenu qu'au bout de 2 à 3 jours (Rébert, 1983). Cet auteur semble aussi observer une rétroaction négative de l'océan sur l'atmosphère qui entraînerait une régulation de l'upwelling avec des oscillations de 8 à 10 jours. Mittelstaedt (1983) signale des variations de vent côtier d'une périodicité de 5 à 10 jours.

Si cette périodicité existe réellement son importance écologique est primordiale. Il y aurait sélection d'espèces adaptées au cycle de turbulence et de stratification propres à cette période. Grall *et al.* (1982) ont mis en évidence l'influence de la pulsation journalière des

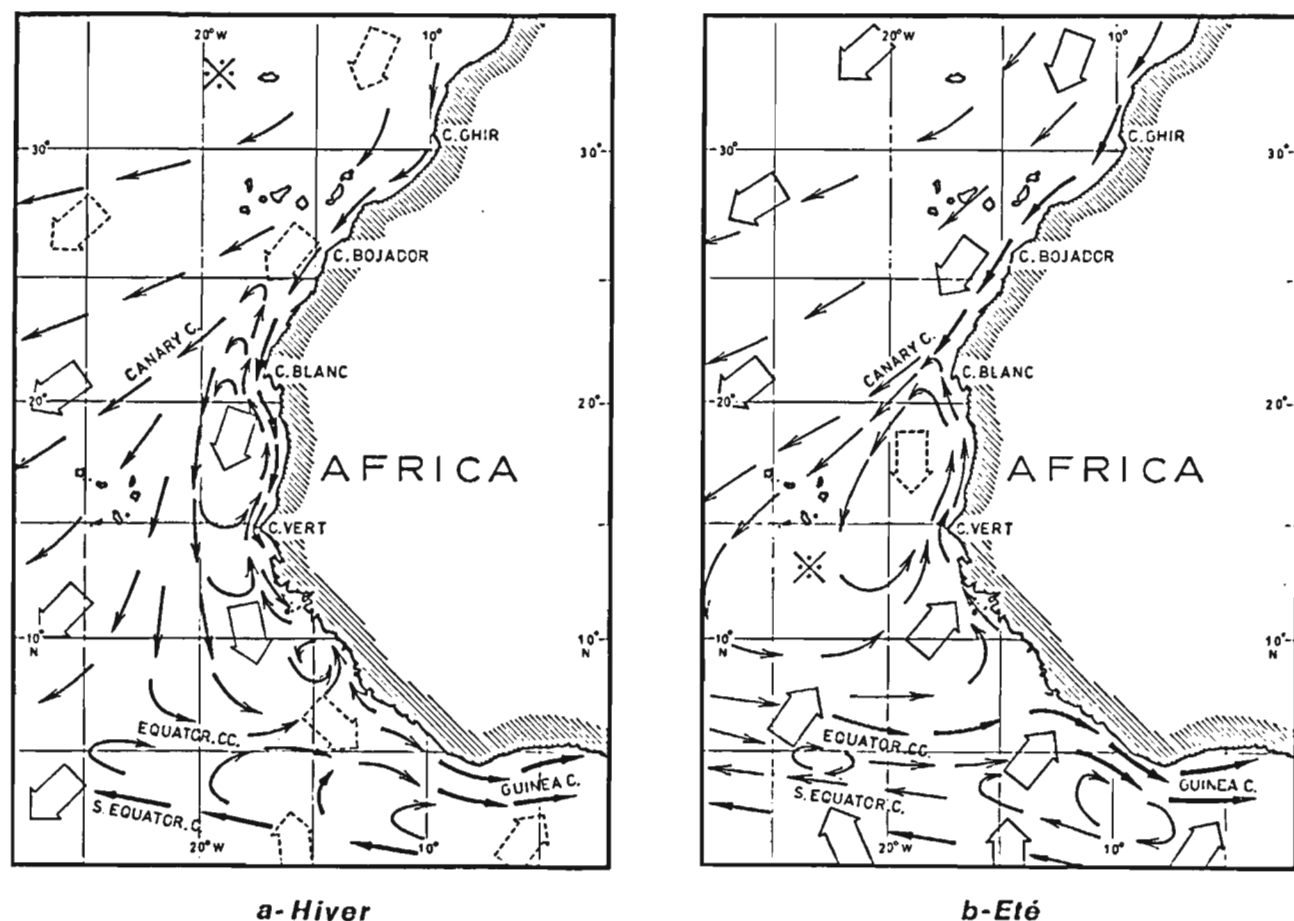


Figure 3. — Circulation superficielle théorique. Les flèches blanches indiquent la direction des vents dominants (d'après Mittelstaedt, 1983).
Idealized surface circulation. Open arrows denote prevailing winds (from Mittelstaedt, 1983). a: Winter, b: Summer.

alizés sur la production primaire au large du Maroc. La remontée d'eau est intense 3 heures après le renforcement du vent, mais il faut attendre 6 heures après l'accalmie pour que la stratification de la chlorophylle se rétablisse. Jones et Halpern (1981) observent des délais plus importants; la plus forte production primaire n'a lieu qu'une dizaine de jours après le début de l'événement, lorsque le vent s'est calmé. L'importance halieutique de ces fluctuations rapides n'est pas moindre. Belvèze (1984) montre le rôle de la variabilité du vent et non seulement de sa vitesse sur la pêche du Maroc. Les prises par unité d'effort sont bien corrélées au nombre d'épisodes de renforcement de vent, puis d'accalmie permettant le démarrage de la poussée végétale.

Transfert de la production primaire vers le zooplancton

Selon les latitudes, les régions et les climats, les maxima de phyto et zooplancton sont simultanés ou décalés dans le temps. On dit que les cycles de production sont, respectivement, équilibrés ou déséquilibrés.

Cycles déséquilibrés

Au large du Maroc, Furnestin (1957, 1976) note un décalage important entre, d'une part, la remise en circulation des sels nutritifs et le développement du phytoplancton dans l'upwelling, au printemps et en été, et d'autre part, le développement maximal des populations herbivores qui n'a lieu qu'à l'automne, lorsque l'intensité des résurgences diminue. Dans les régions où le vent fort se maintient longtemps, l'upwelling est intense et permanent. Les poussées phytoplanctoniques n'ont lieu que sur les franges du panache des eaux résurgentes (Grall *et al.*, 1974; Dupouy *et al.*, 1986). Le rapport des biomasses auto+hétérotrophes/producteurs primaires montre que la meilleure utilisation du phytoplancton par le zooplancton se fait à une grande distance de la source de l'upwelling. Entre le cap Ghir et Agadir, cette distance est de l'ordre de 60 milles (Grall *et al.*, 1974) (fig. 7). Les plus fortes biomasses de zooplancton sont souvent rejetées au large (Hargreaves, 1978; Vives, 1974; Weikert, 1984; Olivar *et al.*, 1985).

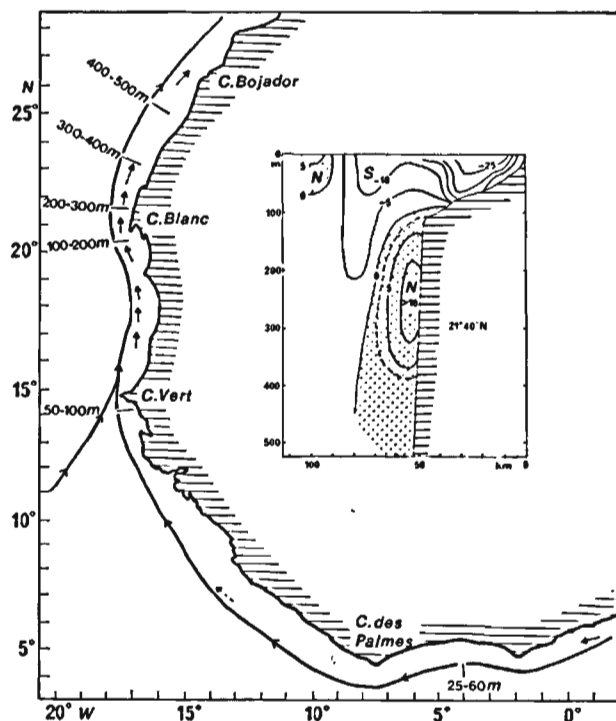


Figure 4. — Le sous-courant des accores de l'Afrique de l'ouest, enfoncement progressif du noyau au nord du cap Blanc. En cartouche, courants parallèles à la côte (cm/s) le long d'une radiale située au nord du cap Blanc (21°40'N). En blanc: composante dirigée vers le sud, en gris vers le nord. D'après Mittelstaedt (1982), Lemasson et Rébert (1973), et Teisson (1983).

West African undercurrent: progressive sinking of the core, north of Cape Blanc. The section indicates along-shore current components (cm/s) on a transect north of Cape Blanc (21°40'). In white: southwards component, shadowed: northwards component. From Mittelstaedt (1982), Lemasson et Rébert (1973) and Teisson (1983).

contrairement à ce qu'on observe généralement. C'est également au-delà des accores que les zooplanctons de grande taille sont les plus nombreux (Blackburn, 1979).

Le transfert de la production primaire en secondaire se fait mal, au-dessus du plateau, à cause de la durée de développement des copépodes. Le schéma de deux cellules de résurgence au large du Sahara occidental (fig. 6a), (Jacques et Tréguer, 1986), s'appuie sur la distinction des classes de taille du zooplancton établie par Blackburn (1979). Les espèces de petite taille sont au-dessus du plateau, elles n'utilisent qu'une partie de la production primaire. Le reste sédimente ou dérive au large avant d'être brouté par les espèces plus grandes (notamment des euphausiacés et des salpes). Entre les deux cellules, Schultz (1982) remarque, au nord du cap Blanc, de fortes concentrations d'*Acartia clausi*, entre 200 et 450m. Il suppose qu'ils pourront revenir dans les régions productives, entraînés dans une remontée d'eau.

Certaines diatomées (*Thalassiosira partheneia*) forment des colonies très nombreuses (Elbrächter, 1982) et de grandes dimensions. Une fragmentation préalable est nécessaire à leur utilisation par les copépodes (Schnack, 1983), ce qui retarde le transfert vers les niveaux de production supérieurs; à moins qu'elles ne soient consommées par des thaliacés (Weikert, 1984). En effet, seuls, certains groupes zooplanctoniques capables de multiplication très rapide par parthénogénèse (cladocères) ou par stolonisation (thaliacés) peuvent accompagner le développement de ces blooms phytoplanctoniques. Au Maroc, les salpes et dans une moindre mesure les cladocères peuvent former des concentrations quasi exclusives, particulièrement en été (Furnest, 1957). C'est la saison où les remontées d'eaux sont les plus intenses et où la plupart des groupes zooplanctoniques passent par un minimum d'abondance. Les plus fortes densités de salpes semblent se situer dans les plus forts upwellings (cap Ghir

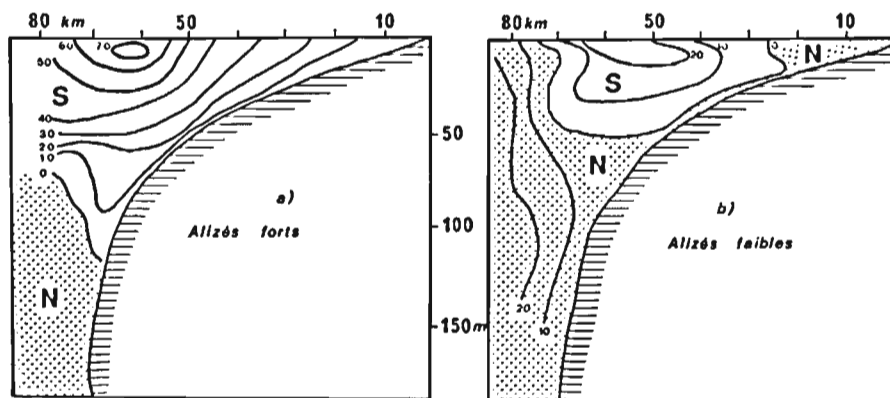


Figure 5. — Composantes de courant parallèle à la côte sur une radiale à 14°N (petite côte du Sénégal). Composantes nord-sud (cm/s) par alizé fort (a), par alizé faible (b), d'après Teisson (1983).

Current sections of the Senegalese shelf along the 14°N transect. North-south component (cm/s) during strong trades period (a), and weak trades period (b), (from Teisson, 1983).

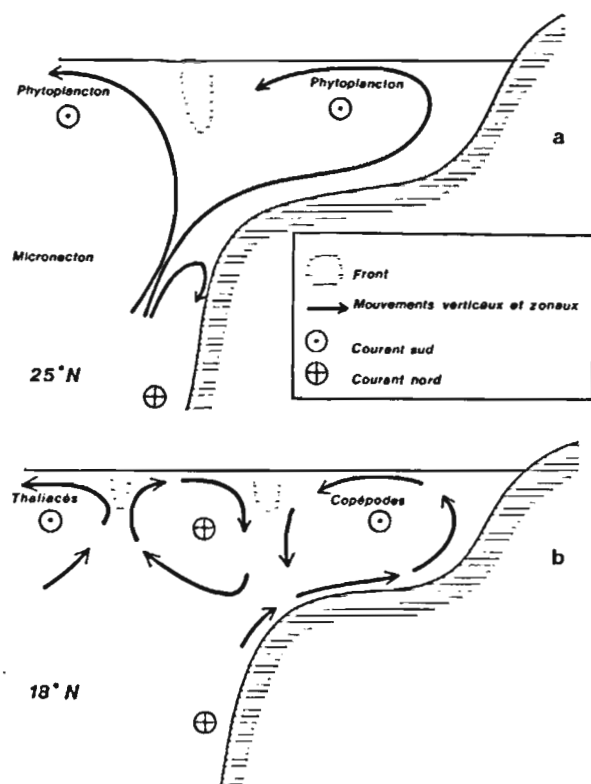


Figure 6. — Schéma de circulation et de production dans une résurgence: a: au large du Sahara occidental (25°N), modifié d'après Jacques et Tréguer (1986), complété selon Mittelstaedt (1982); b: au large de la Mauritanie (18°N), modifié d'après Weikert (1984) et Mittelstaedt (1982).

a: La circulation dans la cellule côtière est trop rapide (10 jours) pour que le phytoplancton atteigne une biomasse permettant le développement du zooplancton herbivore. Le contre-courant est trop profond pour être utile à la rétention des petits zooplanctons. La production primaire est exploitée, au-delà du plateau, par du micronekton dont les migrations verticales peuvent atteindre le contre-courant.

b: A l'intérieur de la cellule d'upwelling côtière l'eau effectue un cycle en 2 ou 3 semaines. Entre cette cellule et le contre-courant, des échanges d'eau et de zooplancton sont possibles. Ils permettent un certain couplage des productions primaire et secondaire au dessus du plateau. Dans la cellule de résurgence du large, les thaliacés dominent parce que leur taux de multiplication leur permet d'accompagner l'explosion du phytoplancton.

Pattern of circulation and production in upwellings; a: off Western Sahara (25°N) modified from Jacques and Tréguer (1986), and according to Mittelstaedt (1982); b: off Mauritania (18°N) modified from Weikert (1984) and Mittelstaedt (1982).

a: The circulation in the coastal cell is too fast (10 days) and the undercurrent is too deep to be useful to the small zooplankters holding back. Offshore micronekton can migrate from the deep undercurrent and feed on phytoplankton bloom.

b: Inside the coastal cell, upwelled water recirculates in 2 or 3 weeks. Water and zooplankton exchanges are possible between that coastal upwelling cell and the countercurrent. That makes possible some coupling between primary and secondary productions, in the shelf waters. In the offshore upwelling cell, thaliacea outnumber other zooplankters due to their fast growing rate making them able to follow the phytoplankton outburst.

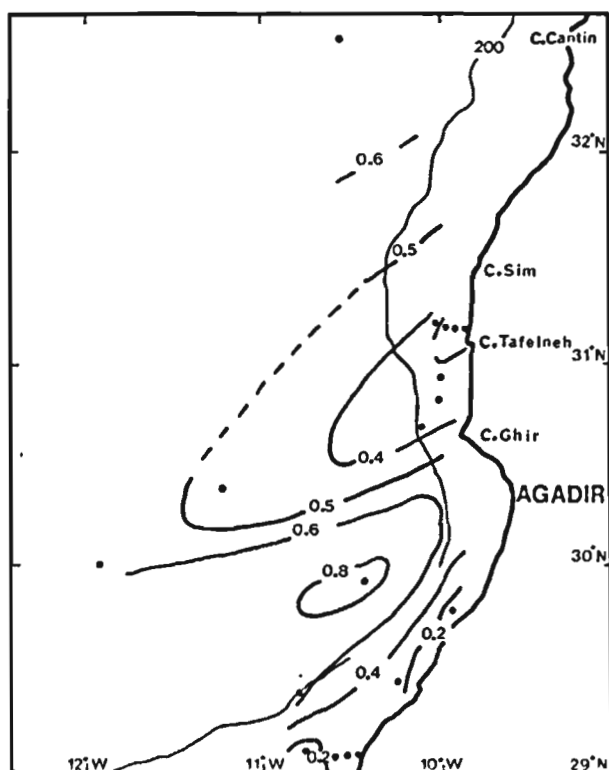


Figure 7. — Rapport ATP/Chl a (sensiblement équivalent à la somme des biomasses des auto et des hétérotrophes sur la Chl a) dans un upwelling marocain. L'accroissement des valeurs du cap Tafelneh à la baie d'Agadir correspond à l'évolution du plancton de la zone de remontée d'eau vers la périphérie du panache, (d'après Grall et al., 1974).

ATP/Chl a (approximately equivalent to the sum of auto and heterotrophic biomasses on Chl a) in a Moroccan upwelling. Increase of values from Cape Tafelneh to the Agadir bay corresponds to the plankton development from the upwelling spring to the boundary of the plume (from Grall et al., 1974).

notamment). On fait la même observation dans le golfe ivoirien pour les cladocères et les thaliacés (Binet, 1977a). Ce qui montrerait que seules des espèces à développement très rapide (Heron, 1972) peuvent utiliser la production primaire des panaches d'upwellings violents (Le Borgne, 1983). En effet, le transfert d'énergie vers des zooplanctons à reproduction sexuée et cycle biologique de 2 à 3 semaines ne peut se dérouler s'il n'existe pas une structure hydrologique permettant un couplage des productions primaire et secondaire. Il ne semble pas que ces organismes à multiplication rapide fassent l'objet de prédation particulière de la part des poissons pélagiques.

Cycles équilibrés

Au sud du cap Blanc, les remontées d'eaux ne sont ni aussi intenses, ni permanentes. Le phytoplancton semble moins abondant (Alcaraz, 1982) et le zooplancton davantage (Vives, 1974). Weikert (1984) observe, après interruption de l'upwelling, une inversion de la circulation de surface qui ramène à la

côte des eaux plus riches en zooplancton. Ces eaux riches s'étendent plus au large au sud du cap Blanc qu'au nord (Postel, 1985).

Herbland *et al.* (1973) ont observé dans une masse d'eau résurgente le développement synchrone du pic de chlorophylle et du maximum de zooplancton. Entre le cap Timiris et Nouakchott (de 19 à 18°N), ils ont suivi l'évolution d'une masse d'eau parvenue en surface après quelques jours de vent fort. L'arrivée des eaux profondes en surface était marquée par une température basse, des teneurs en sels nutritifs élevées, mais une concentration en chlorophylle *a*, une production primaire et une biomasse de mésozooplancton

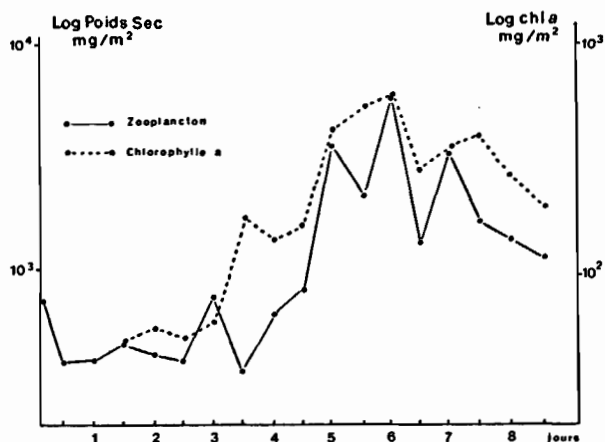


Figure 8. — Développement de la chlorophylle *a* (---) et du zooplancton (—) dans une remontée d'eau au large de Nouakchott, marquée par une drogue (d'après Herbland *et al.*, 1973). Noter la simultanéité des pics de phyto et zooplancton.

Chlorophylle *a* (---) and zooplankton dry weight (—) in an upwelled water, marked by a drogue, off Nouakchott (Mauritania), (from Herbland *et al.*, 1973). Note the simultaneity of phyto and zooplankton peaks.

faible (fig. 8). Les copépodes en constituaient l'essentiel avec une forte proportion de carnivores et un indice de diversité élevé (Binet, 1978). Au cours des 5 premiers jours, la masse d'eau dérivait de 50 milles vers le sud. En surface, la température s'élevait de 14 à 16°C et les sels nutritifs étaient totalement absorbés. En même temps les plus fortes teneurs en chlorophylle et la production la plus élevée étaient atteintes. Le peuplement de copépodes se modifiait complètement. Les herbivores devenaient dominants et la biomasse maximale était mesurée en même temps que le pic de chlorophylle. Durant les 3 jours suivants, la masse d'eau était progressivement recouverte par les eaux chaudes. La chlorophylle disparaissait quasiment et la biomasse zooplanctonique diminuait.

L'augmentation de la teneur en phytoplancton du milieu entraîne un accroissement de la fécondité des copépodes. Mais l'hypothèse d'une multiplication de la population initiale suppose une vitesse de développement inusitée pour des zooplanctons à reproduction sexuée. En effet, il y a eu multiplication de la biomasse par 6,8 en 5 jours alors que la durée de développement, de l'œuf à l'adulte, varie de 1 à 3

semaines chez un copépode. D'autre part la composition spécifique devrait rester inchangée, Ce qui n'est pas le cas.

Devant le Sénégal (Touré, 1983; Medina-Gaertner, 1985; Séret *in* Fréon, 1986), la Côte-d'Ivoire et le Ghana (Binet, 1979; Houghton et Mensah, 1978) il n'y a quasiment pas de décalage entre les cycles saisonniers phyto et zooplanctonique. Ceci tient vraisemblablement à deux raisons.

— Le transport d'Ekman superficiel, dirigé vers le large est moins fort au large du Sénégal que devant les côtes du Sahara (Rébert, 1983; Parrish *et al.*, 1983). Il est encore plus faible au large du Ghana et de la Côte-d'Ivoire. La dérive superficielle est donc moins rapide que dans l'upwelling saharien et le zooplancton dispose de plus de temps pour exploiter la poussée végétale.

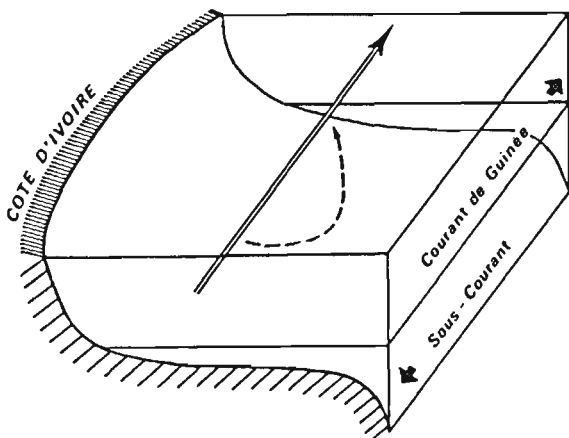
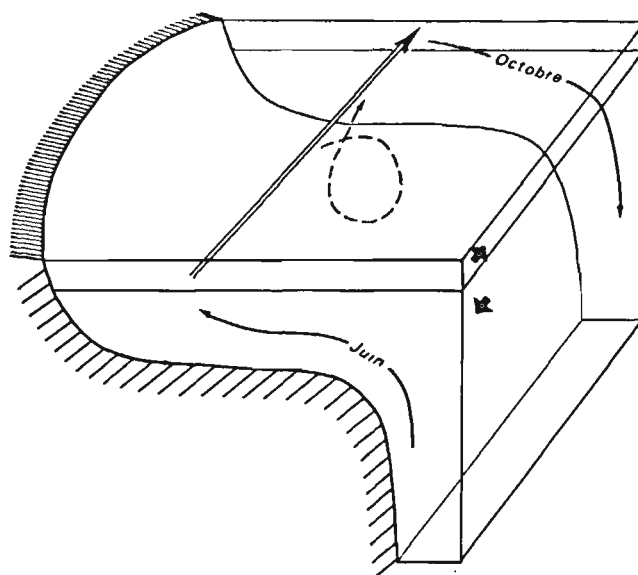
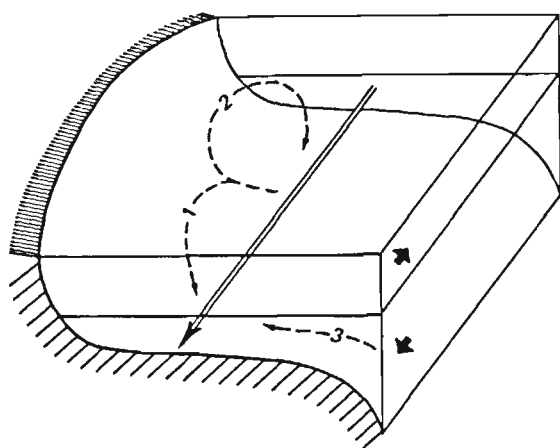
— Il existe au-dessus des plateaux ivoiro-ghanéen, sénégalais, mauritanien, une circulation à deux couches qui disparaît un peu au nord du cap Blanc. Entre ces deux couches dirigées en sens inverses, certains copépodes peuvent effectuer une migration ontogénique (Binet, 1977b). Les premiers stades copépodites vivent souvent dans les couches superficielles, puis ils s'enfoncent au cours de leur développement. Le déplacement dû à la dérive dans la couche de surface est donc partiellement compensé par un retour en profondeur (fig. 9). Ce comportement réduit les pertes par advection et permet de maintenir une biomasse importante à proximité de la résurgence. Des schémas semblables ont été proposés pour la côte californienne (Peterson *et al.*, 1976; Wroblewski, 1982).

Cette hypothèse pourrait être étendue au Sénégal et à la Mauritanie. Schulz (1982) remarque des indices de migration ontogénique dans la région du cap Blanc. Il est donc possible que dans ces régions où existe une circulation stratifiée et où les upwellings ne sont pas très violents, les copépodes maintiennent leur plus forte biomasse dans la région du maximum de production primaire par le jeu de migrations verticales entre la couche superficielle et celle du fond.

On conçoit donc qu'une population zooplanctonique herbivore puisse exploiter au mieux la biomasse primaire produite par l'upwelling en se maintenant sur ses franges grâce à un système de courant - contre-courant associé à un ensemble convergence-divergence.

Ce schéma nécessite que les copépodes effectuent une migration d'autant plus importante que le contre-courant s'enfonce profondément. Vraisemblablement, le nombre d'espèces capables d'utiliser cette stratégie est de plus en plus limité au fur et à mesure que le contre-courant s'enfonce vers le nord. Les mesures de biomasse zooplanctonique, plus fortes au sud de 24°S (Olivar *et al.*, 1985) ou de 22°S (Vives, 1974; Weikert, 1984; Alcaraz, 1982) corroborent cette idée. Ce mécanisme régulateur de la biomasse secondaire existerait peu ou pas sur les côtes sahariennes et sud marocaines.

En définitive, selon la force du vent, la position de

Undinula vulgaris (mai)Calanoides carinatus (saison froide)Euchaeta paraconcinna (décembre)

- ➔ Courant de Guinée
Guinea current
- ➔ Sous-courant
Ivorian under current
- ➔ Transport net
Net shifting
- Migration ontogénique en période de reproduction
Ontogenetic migration during breeding period
- Migration ontogénique sans reproduction
Ontogenetic migration without breeding

Figure 9. — La direction et la vitesse de déplacement d'une population planctonique varient selon l'amplitude verticale de sa migration ontogénique, la vitesse et l'épaisseur des courants traversés (exemples : le golfe ivoirien, d'après Binet, 1979); le bilan est presque toujours une diminution des pertes advectives.

The horizontal transport of a planktonic population varies in speed and direction, according to the thickness, velocity of the currents and related to the vertical range of its ontogenetic migration (examples: Ivorian gulf, from Binet, 1979); the result is often a decrease of the advective losses.

la résurgence principale, à la côte ou aux accores, la vitesse de la dérive superficielle, la position respective des courant et sous-courant, le transfert de production primaire en secondaire se fait avec plus ou moins d'efficacité. On peut s'attendre à ce que des remontées fortes et très variables soient le siège d'une production primaire mal exploitée par le zooplancton côtier, à moins qu'elles ne se prêtent à l'explosion d'espèces à multiplication rapide (stratégies de type *r*), comme les cladocères et les thaliacés. Tandis que dans les zones

où les vents sont moins violents, où la stratification peut se rétablir plus rapidement et où un contre-courant subsuperficiel est dirigé en sens inverse de la circulation de surface (Mauritanie, Sénégal, Côte-d'Ivoire et Ghana) le transfert de production vers l'échelon secondaire se fera plus rapidement et à une moindre distance de la côte. Un couplage des deux niveaux de production peut s'effectuer grâce à des migrations verticales du zooplancton entre courants superposés (fig. 9) ou grâce à une réinjection de l'eau

résurgente vers la cellule côtière à partir du contre-courant des accores (Mittelstaedt, 1982) (fig. 6 b).

Le cap Blanc frontière écologique

Le cap Blanc, sépare la région d'alternance nord et la région subtropicale (Berrit, 1973). C'est une limite faunistique pour les peuplements benthiques (Intès et Le Loëuff, 1984), planctoniques (Vives, 1974; Weikert, 1982) et ichtyoplanctoniques (Haman *et al.*, 1981).

On a attribué ce changement à la nature des eaux de résurgence: eaux centrales nord-atlantiques au nord du cap Blanc, eaux centrales sud-atlantiques au sud. En fait, cette frontière faunistique est bien due à un changement dans le système de courant (Schulz, 1982). Il n'y a presque plus de transport vers le nord, dans les eaux subsuperficielles, au nord du cap Blanc et le contre-courant s'enfonce trop profondément pour pouvoir alimenter les eaux côtières en espèces tropicales au nord de 22°N. Or, la limite septentrionale des migrations des *Sardinella aurita* se situe vers 24°N, d'après Conand (1977) et Boëly *et al.* (1978). Et l'on situait, jusque vers 1970, la limite méridionale de la pêcherie de sardine vers 26°N (Fréon et Stequert, 1979). La région située au nord du cap Blanc (de 20 à 24°N) apparaît donc comme une importante zone charnière, ce dont le changement de régime courantologique (passage de une à deux couches de courants, d'une circulation toujours orientée dans le même sens à une circulation alternative) semble largement responsable.

LES POISSONS PÉLAGIQUES

Répartition, migration et disponibilité

Sur la côte du nord-ouest de l'Afrique, l'aire d'extension des trois espèces de clupéidés considérés est très liée à celle des upwellings côtiers (fig. 1 et 2).

Sardina pilchardus est pêchée au nord du Maroc depuis les années 1920. L'aire d'exploitation s'est progressivement étendue vers le sud (Belvèze, 1984). Dès 1930 des sardiniers opèrent dans la zone A (32°30' à 30°N). A partir de 1965 une deuxième pêcherie se développe entre 29 et 27°N (zone B), puis une troisième, au sud de 26°N (zone C), après 1969. Domanevsky et Barkova (1976) situent la limite sud de l'aire d'extension des sardines vers 28°N en 1966, 21°N en 1970 et 18°N en 1973. Tout en s'étendant vers le sud, *S. pilchardus* reste généralement inféodée aux zones de fortes remontées d'eau. En Manche, mer Celtique ou dans le golfe de Gascogne, elle se retire en hiver près du fond, dans les parties externes du plateau (Le Gall, 1928) où la température descend au-dessous de 10°C. Au Sénégal des exemplaires ont été pêchés dans des eaux à 25-28°C (Fréon et Stequert,

1982). Ses diverses races sont donc capables de supporter, au moins quelque temps, une large gamme de température.

En Atlantique, *Sardinella aurita* vit le long des côtes de la Mauritanie à la Guinée Bissau et du cap des Palmes à Cotonou. On la retrouve au sud de la baie de Biafra, du Gabon à l'Angola, *Sardinella maderensis* a, le long des côtes africaines, les mêmes limites latitudinales, mais sans interruption. On la pêche de la Guinée au Libéria et dans la baie de Biafra.

Sur la côte nord-ouest africaine, *Sardina pilchardus* se trouve dans les régions d'upwelling quasi permanent, *Sardinella aurita* dans les aires de résurgences saisonnières, tandis que *S. maderensis*, euryhaline, habite toute la zone intertropicale et y accepte toutes les situations (alternance ou stabilité hydrologique). Les sardinelles colonisent des régions où existe un double courant de circulation, au contraire des sardines.

Les migrations saisonnières de ces clupéidés sont, dans certains cas, calqués sur ceux du maximum planctonique. Le stock C de *Sardina pilchardus* effectue un mouvement de balancement entre le cap Bojador (26°N), en octobre-novembre et le cap Timiris (19°N), en mars (FAO, 1985). Ce qui correspond au déplacement saisonnier de l'upwelling. Les populations de *Sardinella aurita* du nord-ouest africain se déplacent parallèlement aux côtes en recherchant les zones de convergence à proximité des upwellings (Boëly *et al.*, 1982). De façon générale, les adultes dispersés d'octobre à janvier au large de la Mauritanie, descendent rapidement vers le sud en janvier-février et ne remontent vers le nord qu'à partir de mai à juillet. Au large du Ghana, les déplacements de *S. aurita* entre le talus et la côte, en début et en fin de saison froide (Boëly et Fréon, 1979) suivent les migrations du copépode *Calanoides carinatus* (Binet, 1979). Ce dernier apparaît dans les eaux superficielles au-dessus des accores lorsque commencent les remontées d'eau, puis gagne l'ensemble du plateau avec le refroidissement et se retire en profondeur au début du réchauffement.

Les exigences écologiques se manifestent dans la répartition géographique comme dans les variations locales de disponibilité. Entre 22 et 26°N, en hiver et au printemps 1976, la pêche des sardines était souvent meilleure là où la production primaire était la plus élevée (Nehring et Holzlöner, 1982). La dimension des bancs de sardine était liée à la quantité de chlorophylle, et lorsque les concentrations de chlorophylle ont diminué, les grands bancs de sardine ont quitté la zone étudiée. Au large de l'Afrique du sud, Postel (1982) observe un phénomène analogue de variation de vulnérabilité de *Trachurus* sp.

Alimentation

Les clupéidés sont microphages et leur alimentation se fait essentiellement aux dépens du plancton (Longhurst, 1971). A l'exception des *Brevoortia* et de certains anchois (Cushing, 1978) qui ont la particularité

de posséder une sorte de gésier où sont broyées les diatomées, et un tube digestif particulièrement long pour permettre la digestion de particules végétales, les clupéidés sont plus ou moins zoophages.

Dans les contenus stomacaux de *Sardina pilchardus*, on observe aussi du phytoplancton (Nieland, 1980). Cushing (1978) estime, d'après des travaux antérieurs, que le phytoplancton intervient de façon très secondaire dans l'alimentation des sardines (*sensu lato*) des régions d'upwelling. Néanmoins, Lewis (1929) constate que les diatomées et dans une moindre mesure les dinoflagellés constituent un aliment régulier de la sardine californienne, même si de nombreux zooplanctons sont aussi ingérés. D'ailleurs, cette sardine s'observe souvent en bancs sur les blooms de diatomées. Les observations de Nieland (1980) dans le courant des Canaries montrent qu'en poids sec la part de phytoplancton dans la partie identifiable des contenus stomacaux de *Sardina pilchardus* est loin d'être secondaire. Les sardines pourraient se nourrir presque exclusivement de phytoplancton pendant les saisons d'upwelling. Cushing (1978) remarque d'ailleurs que la longueur du tube digestif des sardines (1,5 fois la longueur du corps) est nettement plus importante que chez les clupéidés strictement zoophages (0,5 longueur du corps). Cet allongement serait l'indice d'une certaine adaptation à un régime herbivore. Cette faculté de *Sardina pilchardus* pourrait lui permettre de coloniser des eaux d'upwelling jeune, où la production secondaire n'a pu encore se développer. Sur le plateau continental marocain, les sardines occupent la région interne où dominent les poussées végétales, tandis que les maquereaux (prédateurs) se trouvent au-dessus de la partie externe, à proximité du maximum de zooplancton (Belvéze, 1984).

Le régime des sardinelles comprend parfois du phytoplancton, au large du Sénégal, du Congo (Nieland, 1980, 1982), de la Côte-d'Ivoire (Dia, 1972) et du Ghana (Thielen, 1976). Ce dernier observe des estomacs contenant jusqu'à 8% de leur volume en phytoplancton, après la période d'upwelling. Néanmoins l'alimentation à partir de phytoplancton est plus occasionnelle que chez les sardines.

D'après Oliver-Massuti (1955), la sardine de l'Adriatique n'a pas une alimentation sélective, elle recherche seulement les zones de plus forte densité planctonique. Komarovskiy (1959) conclut de même pour *Sardinella aurita* des côtes israéliennes. D'après Dia (1972), l'abondance de certaines espèces dans les estomacs prouverait que les sardinelles se nourrissent de préférence sur des essaims monospécifiques de copépodes. *Calanoides carinatus* serait l'élément principal du régime de *S. aurita*, au large du Ghana (Mensah, 1974). Dia (1972) et Medina-Gaertner (1985) n'observent pas cette dominance dans le régime des sardinelles ivoiriennes et sénégalaises; sans doute parce que leurs échantillons sont trop côtiers. Réciproquement, Pham-Thuoc et Szypula (1973) notent une fréquence élevée d'euphausiacés (abondantes aux

accorres, dans les régions d'upwellings) dans des estomacs de sardinelles de pêche hauturière recueillies entre 14 et 24°N. Il y a recouvrement des niches alimentaires des deux sardinelles, mais il n'y aurait pas de compétition avec les autres juvéniles (Medina-Gaertner, 1985). Nieland (1982) signale des détritiques, ainsi que des larves d'anchois, en sus du plancton, dans le régime de saison chaude. Thielen (1976) observe de la vase et du sable dans les estomacs de juvéniles âgés. Cependant, malgré une certaine faculté de se nourrir à partir du fond, les sardinelles semblent plus planctonophages que les autres espèces (Medina-Gaertner, 1985).

Brièvement: les trois espèces considérées sont planctonophages, la sardine a la faculté de se nourrir en grande partie de phytoplancton, tandis que les deux sardinelles sont plus strictement zoophages. Ces particularités pourraient expliquer certains aspects des variations d'abondance et de répartition des dites espèces.

Reproduction

Les zones de ponte et les nourriceries se situent dans des secteurs où la production est apte à satisfaire les besoins énergétiques des larves et où la dérive superficielle, n'entraîne pas de pertes excessives par advection.

Au large de l'Afrique du nord-ouest, *Sardina pilchardus* a trois aires de ponte correspondants aux différents stocks (fig. 1). D'après Furnestin et Furnestin (1970) et Belvéze (1984), la première zone s'étend du cap Spartel à Safi (36 à 32°N), la seconde du cap Ghir au cap Juby (30° à 28°N). Il n'y a pas de ponte d'Essaouira au cap Ghir où les remontées d'eau sont particulièrement intenses. La ponte a lieu principalement en hiver, secondairement au printemps, donc en dehors de la saison d'upwelling maximal.

Plus au sud, une troisième aire de ponte a été identifiée entre le cap Bojador et le cap Barbas (26 à 22°N), en 1972 par Conand (1975) et Domanevsky et Barkova (1976). Ici encore, le plus grand nombre de larves ne se trouve pas entre le cap Barbas et le cap Blanc, où affleurements et advection vers le large sont toujours importants. Dans des zones d'upwellings forts, les régions de ponte de la sardine sont celles où la côte prend une orientation nord-est/sud-ouest. Le temps de résidence des eaux au-dessus du plateau y est donc plus important et les larves disposent ainsi de plus de temps pour effectuer leur développement, avant d'être entraînées au large (FAO, 1985). On constate en effet que l'ichthyoplancton est plus rare au centre des zones de remontée d'eau (Palomera et Rubiès, 1982; John, 1982).

Au large du cap Blanc, *S. pilchardus* pond du milieu du plateau jusqu'au talus. Les œufs sont répartis verticalement sur les 60 premiers mètres, mais après l'éclosion, les larves se trouvent presque toutes dans les 30 premiers mètres (John *et al.*, 1980; John, 1985). Les quelques œufs les plus profonds sont ramenés à terre

par le flux de compensation du transport d'Ekman. Puis l'ensemble des larves, dérive vers le sud-sud-ouest avec la circulation de surface. La ponte s'effectue principalement en octobre-décembre, secondairement en avril-mai (FAO, 1985), soit en dehors de la période d'upwelling la plus intense. La ponte se déclenche entre 15,5 et 17°C. Il est donc nécessaire qu'il y ait remontée d'eau pour qu'elle se produise, mais elle ne peut avoir lieu à la source même de la résurgence. Lors d'upwellings faibles, les œufs seraient abondants sur tout le plateau, et lors d'upwellings forts, il y en aurait seulement sur la partie externe, dans des eaux légèrement réchauffées. L'existence de seuils thermiques régulateurs de la ponte permet aux larves de bénéficier à leur éclosion, d'un début d'enrichissement trophique et d'éviter advection et turbulence excessive (John *et al.*, 1985). C'est en effet à la périphérie des zones d'affleurement que les eaux commencent à se stratifier, ce qui permet le développement du phytoplancton mais aussi de la production secondaire et limite la dispersion turbulente des proies dont se nourrissent des larves (Wroblewski et Richman, 1981). Ceci corrobore l'existence de seuils de concentration planctonique nécessaire à la survie des larves (Lasker, 1981).

Au Sénégal, sur la petite côte, la ponte de *Sardinella aurita* est la plus abondante en juin et juillet (Conand, 1977), quand l'upwelling a cessé, mais au moment d'un pic planctonique attribué aux effluents terrigènes dus aux pluies (Touré, 1983; Séret *in* Fréon, 1986). Les nourriceries se situent dans des zones d'upwelling que Reyssac (1976) considère comme les plus productives: du cap Blanc à Nouakchott et de Dakar à la Casamance. C'est aussi dans ces régions que l'entraînement au-delà du plateau sera minimisé à cause de sa largeur et du régime des courants. La circulation superficielle forme un large vortex au sud du cap Blanc (Mittelstaedt, 1983), et du cap Vert (Rèbert, 1983). D'autre part, il existe souvent une circulation à deux couches qui accroît vraisemblablement la rétention dans la nourricerie des larves de *S. aurita* dont l'habitat semble s'approfondir avec l'âge (Aboussouan, 1971).

Au large de la Côte-d'Ivoire et du Ghana, *Sardinella aurita* pond également pendant ou après la saison froide, le plus grand nombre de larves a été observé en mars et en août (Krzelj, 1972). La ponte est plus intense à l'est du cap des Trois Pointes, où les remontées d'eau sont plus fortes. Au contraire *S. eba* pond toute l'année, en faibles quantités.

La reproduction des sardinelles (principalement *S. aurita*) est, elle aussi, liée aux périodes de poussées planctoniques. La dispersion advective des larves est limitée de deux façons: (i) les principales nourriceries sont situées dans des régions où la rétention larvaire est favorisée par des circulations à deux couches, les larves s'enfonçant au cours de leur développement, (ii) les pontes, très étalées dans le temps, passent par un maximum après les périodes de plus forte advection.

La ponte de *Sardina pilchardus* semble plus soumise à l'advection superficielle que celle de *Sardinella aurita*, du fait de la localisation des aires de ponte et de la répartition verticale des larves. Néanmoins l'absence de ponte au-dessous d'un seuil thermique évite la perte de larves dans des eaux d'upwellings violents rapidement advectés vers le large.

Les stratégies démographiques de *Sardina pilchardus* et de *Sardinella aurita* sont liées aux résurgences, de façons différentes. On conçoit que la variabilité de ces phénomènes ait des répercussions majeures sur l'abondance et la disponibilité de ces poissons, favorisant tour à tour l'une ou l'autre espèce.

VARIABILITÉ INTERANNUELLE

Upwelling, pluviométrie et captures

Les débarquements de sardine au Maroc (zone A) sont inversement liés à la pluviométrie et directement à la force des upwellings (Belvèze, 1984). Devant la Côte-d'Ivoire et le Ghana, les captures de *Sardinella aurita* sont plus élevées en saison froide et sont corrélées à l'intensité de l'upwelling (Binet, 1982). Au Sénégal (Fréon, 1986) et en Côte-d'Ivoire (Cury et Roy, 1987), les prises par unité d'effort de l'ensemble des sardinelles sont liées à un indice d'upwelling. On interprète ces observations en supposant qu'une intensification des remontées d'eaux accroît la quantité de plancton ce qui améliore l'alimentation et la survie des larves, donc le recrutement. La réalité est sans doute plus complexe.

Pour des raisons météorologiques et océanographiques, les côtes où se produisent des remontées d'eaux sont arides, voire désertiques. Il existe sur le littoral du Maroc (Belvèze, 1984), de la Côte-d'Ivoire et du Ghana (Binet, 1982) une relation négative entre pluviométrie et upwelling. Dans le deuxième cas notamment, il n'est pas évident de déterminer la cause des fluctuations des prises par unité d'effort observées: l'intensification des remontées d'eaux améliore la survie (donc la biomasse) tandis que la sécheresse faciliterait la migration à la côte (donc la capturabilité). Dans le premier cas un accroissement des p. u. e. signifie un accroissement réel du stock, dans le second il ne traduit qu'une vulnérabilité accrue et une augmentation subite des débarquements peut précéder un effondrement brutal.

Zones de pêche, remplacement d'espèces

La période d'extension méridionale des sardines coïncide avec des phases d'intensification de l'alizé sur la côte nord-ouest africaine. Les variations inter-annuelles du vent et de l'upwelling à Nouadhibou (Arfi, 1985) et à Dakar (Fréon, 1986; Roy, 1989) sont très semblables (fig. 10). Deux périodes de minima (1964-1970 et 1978-1984) encadrent un maximum (1971-1977). Au cours de cette même période *Sardina*

Transport d'Ekman

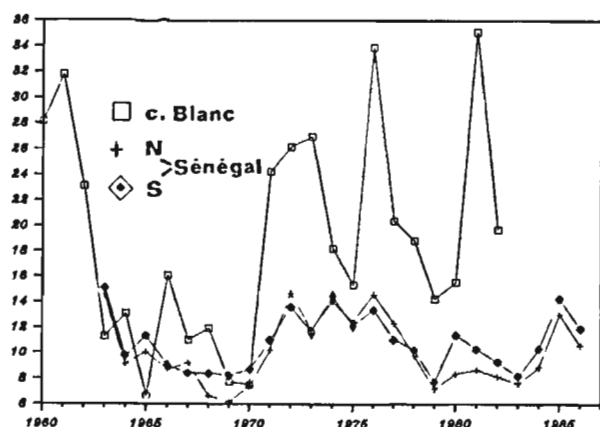


Figure 10. — Variation interannuelle du transport d'Ekman perpendiculaire à la côte, en $m^3.s^{-1}/10m$ de côte, calculé d'après la vitesse du vent pendant la saison d'upwelling, à Nouadhibou (Arfi, 1985) et à Dakar par Roy (1989 et comm. pers.); □: cap Blanc (21°N); +: moyennes d'avril à juillet; ◇: Sénégal: moyennes de novembre à mai, calculées de part et d'autre du cap Vert (15°N).

Interannual variation of Ekman cross-shelf transport, in $m^3.s^{-1}/10m$ of shore, computed from the wind stress during upwelling season, at Nouadhibou (Arfi, 1985) and Dakar, by Roy (1989 and pers. comm.); □: cape Blanc (21°N) means from April to July; ◇: Senegal, average from November to May, computed on North and South coasts of the Cape Vert (15°N).

pilchardus tend à se substituer à *Sardinella aurita* dans la zone de transition entre les deux espèces (Belvèze et Bravo de Laguna, 1980). Les captures de sardine augmentent brutalement dans la zone C (au nord de 19°5) et apparaissent même plus au sud (fig. 11). Les débarquements de sardine à Nouadhibou prennent une importance commerciale (Maigret, 1974).

Les fluctuations des prises de sardinelles ne suivent pas un schéma aussi net. Les captures par les navires de pêche hauturiers augmentent brutalement en 1970, puis fluctuent avec deux minima en 1974 et 1976 (fig. 13). Les prises de *Sardinella aurita* des pirogues et sardiniers sénégalais passent par un maximum entre 1972 et 1981, mais les p.u.e. chutent après 1972 (fig. 12).

L'augmentation de vitesse du vent accroît les remontées d'eaux et de sels nutritifs. Ces eaux plus froides sont transportées vers le sud (Rébert, 1983) et la circulation côtière dirigée vers le nord disparaît. On peut supposer que pendant la période d'intensification des alizés sur la zone sénégal-mauritanienne.

— Une plus grande fréquence de courants sud entraîne les larves de sardine dans des zones plus méridionales, favorables au développement de l'espèce; réciproquement, les larves de sardinelles ne sont plus aussi nombreuses à atteindre les mêmes limites septentrionales.

— La chaîne alimentaire se raccourcissant produit davantage de phytoplancton et moins de zooplancton,

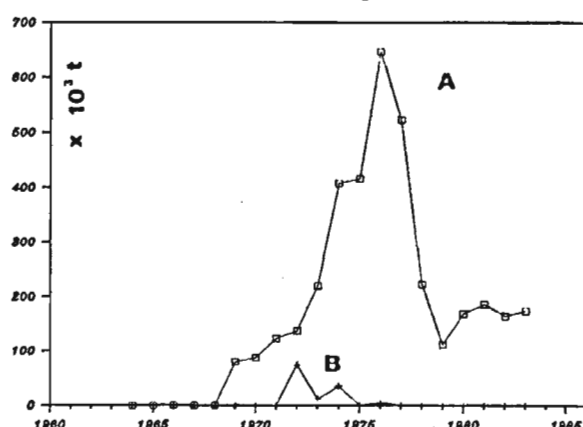
Prises de *Sardina pilchardus*

Figure 11. — Prises de *Sardina pilchardus* au sud de 26°N, d'après Belvèze (1984), FAO (1985), Fréon (1986), en milliers de tonnes (stock C). A: prises entre 26 et 19°N; B: prises entre 19 et 9°N.

Catches of *Sardina pilchardus* southwards of 26°N, from Belvèze (1984), FAO (1985), Fréon (1986), in thousands of tons (stock C). A: catches between 26 and 19°N; B: catches between 19 and 9°N.

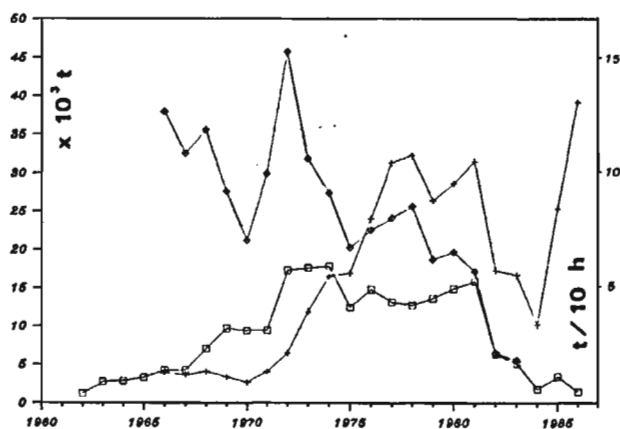
S. aurita: prises et p.u.e. au Sénégal

Figure 12. — Débarquements de *Sardinella aurita* au Sénégal, d'après Fréon (1986) et Cury (comm. pers.), en milliers de tonnes.

Landings of *Sardinella aurita* in Senegal, from Fréon (1986) and Cury (pers. comm.) in thousands of tons.

□: prises des sardiniers dakarois — catches of the Dakar purse-seiners.

+ : prises des pirogues — catches of the canoes.

◇: p. u. e. (t/10 h) de l'ensemble — c. p. u. e. (t/10 hrs.) of the whole.

ce qui favorise les sardines, plus aptes que les sardinelles à exploiter ce milieu modifié.

— Le refroidissement rapproche le biotope des eaux tempérées, ce qui ne peut nuire au développement des sardines.

A l'appui de ce schéma on remarque que les captures de maquereau (prédateur) des navires de pêche hauturiers sont passées entre 1964 et 1978, de 45

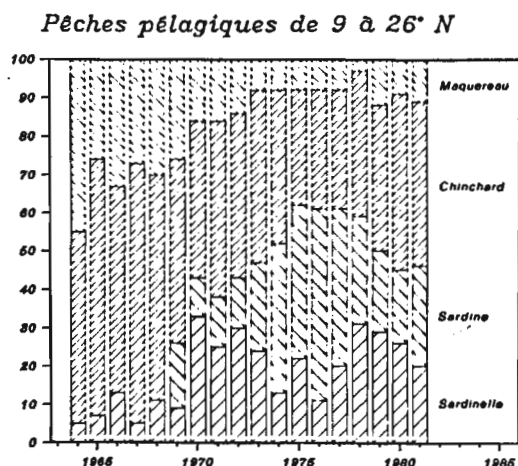


Figure 13. — 1: *Sardinella* spp., 2: *Sardina pilchardus*, 3: *Trachurus*, *Decapterus*, 4: *Scomber japonicus*. Espèces pélagiques (%) capturées de 9 à 26°N, par les pêcheries hauturières industrielles, d'après Fréon (1986).

Pelagic species (%) caught from 26 to 9°N by industrial fisheries, from Fréon (1986).

à 3% des prises de pélagiques (fig. 13); comme si l'intensification de l'upwelling avait induit un rajeunissement de l'écosystème. On note aussi la récente extension vers le sud de l'aire de reproduction de la bécasse de mer (*Macroramphosus scolopax*) jusqu'aux côtes mauritaniennes (Ehrich et al., 1987).

Le phénomène inverse s'est produit au Maroc, lorsque les prises de sardine de la zone A (Essaouira) se sont effondrées en 1977 et 1978 au profit des captures de maquereau. Belvèze (1984) rapproche ces événements de l'affaiblissement des alizés sur le nord du Maroc et suppose que le ralentissement de l'upwelling a permis le développement de davantage de zooplancton, ce qui aurait favorisé les maquereaux aux dépens des sardines.

Devant la Côte-d'Ivoire et le Ghana les captures de *Scomber japonicus* se sont effondrées après 1973. Il n'y a pas eu de diminution sensible de l'intensité de l'upwelling, mais un déficit en zooplancton, peut-être attribuable à la sécheresse, (Binet, 1982), pourrait avoir causé la disparition des maquereaux.

En mer du Nord, Corten (1986) explique l'effondrement des stocks de harengs par un changement de circulation à très grande échelle, lié à la diminution de l'influence atlantique des années 70. Le retour des larves et juvéniles vers les aires d'engraissement n'étant plus assuré par les courants, le stock a rapidement diminué d'importance.

L'ensemble de ces observations, n'est pas sans rappeler les théories actuelles sur la régulation du recrutement. D'une part, des hypothèses trophiques qui se rattachent à la théorie de Cushing (1982), pour qui le succès d'une cohorte dépend de la présence du plancton nécessaire à l'alimentation des larves, au moment où celles-ci ont épuisé leurs réserves. D'autre part, des hypothèses sur la dispersion des larves d'animaux sexués vers ou hors de zones favorables à leur développement (Sinclair et Iles, 1987). Le milieu marin est très dispersif, la survie de l'espèce n'est assurée que par les larves qui seront susceptibles de venir se développer dans les mêmes zones, en nombre suffisant pour y trouver des partenaires sexuels.

CONCLUSION

Les remontées d'eaux constituent le principal facteur d'enrichissement le long des côtes nord-ouest africaines. La couche superficielle, entraînée vers le large ou parallèlement à la côte, s'éloigne plus ou moins vite des régions d'affleurement.

Si la dérive superficielle est rapide la production primaire se développe seule, à la périphérie des panaches d'eaux froides, à moins que certains zooplanctons à développement rapide (cladocères, thaliacés) ne puissent en tirer parti. Tandis que si la dérive est moins rapide et s'il existe un système de courant et de sous-courant, une production secondaire importante se développe également. Au premier type appartiennent les régions d'affleurements quasi permanents, situés au nord du cap Blanc. Au second type on peut rattacher les zones d'alternance hydrologique, du sud de la Mauritanie à la baie de Biafra. La sardine se trouve dans les premières régions, les sardinelles dans les secondes. Cette séparation correspond à des différences de régime alimentaire: les sardines ont la possibilité d'être plus phytophages que les sardinelles. La température est également un facteur de séparation géographique des deux genres: la sardine peut supporter des eaux assez chaudes, mais ne s'y reproduit probablement pas.

La limite méridionale d'extension des sardines a montré, depuis un peu plus d'une décennie, une forte variabilité qui paraît liée à des changements hydroclimatiques. Lorsque les alizés s'intensifient devant la Mauritanie et le Sénégal, il s'ensuit une intensification du transport vers le sud, un raccourcissement de la chaîne alimentaire et les sardines s'étendent plus au sud. Le rapport production primaire/production secondaire augmente et les sardines seraient plus aptes que les sardinelles à utiliser ce changement. D'autre part, la dérive des larves de sardine vers le sud profite du renforcement de la circulation méridionale, tandis que la dispersion des larves de sardinelles ne peut plus s'effectuer vers le nord, en l'absence de contre-courant. La migration des reproducteurs vers les

nourriceries du banc d'Arguin (20°N) est probablement aussi ralenti. Le phénomène inverse se produirait au Maroc. Quand les alizés s'intensifient dans le sud, ils diminuent au nord, et la dérive superficielle moins rapide permet le développement de plancton animal. Ce changement favorise les prédateurs comme le maquereau.

La complexité des réseaux trophiques croît tout au long de la chaîne alimentaire. Or, l'ensemble de l'écosystème varie avec l'intensité des facteurs physiques. Il est possible que l'évolution du système se fasse de façon monotone dans certains intervalles: un accroissement modéré de la vitesse du vent augmente la production planctonique ce qui améliore le recrutement des sardinelles. Mais il est aussi possible que le résultat soit inversé: une dérive trop rapide des eaux vers le large, une turbulence trop forte et la poussée végétale ne peut se produire au-dessus du plateau, une cohorte avorte ou, entraînée au large, est perdue pour la population; les sardines remplacent les sardinelles. Le passage d'une relation directe à une relation

inverse entre vitesse du vent et recrutement expliquerait la différence entre le modèle de Fréon (1986), et les idées développées ici.

Le problème est qu'un ensemble de mécanismes individuellement «déterminés» (un réseau trophique par exemple), forme un système «chaotique», imprévisible si l'on n'en connaît pas la totalité des conditions initiales (Dubois *et al.*, 1987). Il est bien évident qu'on ne pourra jamais connaître la totalité des processus et leurs états, dans les écosystèmes exploités. Le seul espoir des gestionnaires est que, comme on l'observe souvent en écologie, il émerge, aux niveaux d'intégration supérieurs, des propriétés qui n'ont pas de valeur explicative aux niveaux inférieurs (Barbault *et al.*, 1981). L'analyse de séries chronologiques longues pourrait peut-être révéler des propriétés plus analysables et prédictibles que le décorticage des réseaux trophiques ne l'a permis jusqu'à maintenant. Encore faudrait-il être sûr que le patrimoine génétique des populations reste constant au cours des périodes étudiées.

Remerciement

Je tiens à remercier Claude Roy et Philippe Cury du Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye pour la collaboration qu'ils m'ont apportée sous forme d'idées, de données et de calculs.

REFERENCES

- Aboussouan A., 1971. Oeufs et larves de téléostéens de l'ouest africain. IX. Sur la migration des larves de *Sardinella aurita* Val. à proximité de la presqu'île du Cap-Vert. *Bull. IFAN*, 33A, 227-236.
- Alcaraz M., 1982. Zooplankton biomass and its relation to total particulate carbon and nitrogen off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 270-273.
- Anonyme, 1975. Pilot chart of the North Atlantic Ocean n° 16. March 1975. Published by the Defense Mapping Agency Hydrographic Center. Washington DC.
- Arfi R., 1985. Variabilité interannuelle d'un indice d'intensité des remontées d'eau dans le secteur du Cap Blanc (Mauritanie). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 1969-1978.
- Barbault R., J. Blondel, Y. Bouligand, J. J. Corre, J. David, P. Jacquard, P. Jouventin, C. Lévêque, J. C. Menaut, J. A. Meyer, S. de Parcevaux, R. Pourriot, B. Saugier, R. Schaefer, 1981. Les Houches. Logique et unité de l'écologie. *Publ. Lab. Zool., ENS*, 20, 34 p.
- Belvêze H., 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse, Univ. Bret. occident., 532 p.
- Belvêze H., J. Bravo de Laguna, 1980. Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est, 2^e partie: Les ressources de la côte ouest africaine entre 24°N et le détroit de Gibraltar. *FAO Doc. tech. Pêches*, 186, 64 p.
- Bertr G. R., 1973. Recherches hydroclimatiques dans les régions côtières de l'Atlantique oriental tropical. état des connaissances et perspectives. *Bull. Mus. natl. Hist. nat. Paris*, 3^e sér., Ecol. gén., 4, 148, 1-99.
- Binet D., 1977a. Grands traits de l'écologie des principaux taxons du zooplancton ivoirien. *Cah. ORSTOM sér. Océanogr.*, 15, 89-109.
- Binet D., 1977b. Cycles biologiques et migrations ontogéniques chez quelques copépodes pélagiques des eaux ivoiriennes. *Ibid.*, 15, 111-138.
- Binet D., 1978. Analyse globale des populations de copépodes pélagiques du plateau continental ivoirien. *Ibid.*, 16, 19-61.
- Binet D., 1979. Le zooplancton du plateau continental ivoirien. Essai de synthèse écologique. *Oceanol. Acta*, 2, 397-410.
- Binet D., 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche des *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes: relation sécheresse-surpêche. *Oceanol. Acta*, 5, 443-452.
- Blackburn M., 1979. Zooplankton in an upwelling area off northwest Africa: composition, distribution and ecology. *Deep-Sea Res.* 26, 41-56.

- Boely T., P. Fréon, 1979. Les ressources pélagiques côtières. In: Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. 1^{re} partie: les ressources du golfe de Guinée, de l'Angola à la Mauritanie. J. P. Troadec, S. Garcia Ed., FAO Doc. tech., 186, 167 p.
- Boely T., J. Chabanne, P. Fréon, B. Stéquert, 1982. Cycle sexuel et migrations de *Sardinella aurita* sur le plateau continental ouest-africain, des Iles Bissagos à la Mauritanie. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 350-355.
- Corten A., 1986. On the causes of the recruitment failure of herring in the central and northern North Sea in the years 1972-1978. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 42, 281-294.
- Conand F., 1975. Distribution et abondance des larves de clupéidés au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie en septembre, octobre et novembre 1977. *Cons. int. Explor. Mer. CM 1975/J 4*, 9 p.
- Conand F., 1977. Oeufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 15, 201-214.
- Cury P., 1988. Pressions sélectives et nouveautés évolutives: une hypothèse pour comprendre certains aspects des fluctuations à long-terme des poissons pélagiques côtiers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45, sous presse.
- Cury P., C. Roy., 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire: une approche globale. *Oceanol. Acta*, 10, 347-357.
- Cushing D. H., 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. In: Upwelling ecosystems. Boje R. and Tomczak M. Ed., Springer-Verlag, Berlin, 101-110.
- Cushing D. H., 1982. Climate and Fisheries. Academic Press, London, 373 p.
- Dia A. E. K., 1972. Étude de la nutrition de certains clupéidés (poissons téléostéens) de Côte d'Ivoire. *FAO/P-NUD Abidjan RS*, 11/72, 33 p.
- Domanevsky L. N., N. A. Barkova, 1976. Some peculiarities of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) distribution and spawning along the Northwest Africa. *Int. Coun. Explor. Sea CM 1976/J*, 6, 15 p.
- Dubois M., P. Atten, P. Bergé, 1987. L'ordre chaotique. *La Recherche*, 18, 190-201.
- Dupouy C., J. P. Rebert, D. Touré, 1986. Nimbus 7 coastal zone color scanner pictures of phytoplankton growth on an upwelling front in Sénégal. In: Marine interfaces ecohydrodynamics, J. C. J. Nihoul Ed. Elsevier Oceanography Series, 42, 619-644.
- Elbrächter M., 1982. The distribution and ecological significance of the planktonic diatom *Thalassiosira partheneia*. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 244-245.
- Ehrich S., H.-C. John, P. Westhaus-Ekau, 1987. Southward extension of the reproductive range of *Macroramphosus scolopax* in the upwelling area off North-West Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 5, 95-105.
- F. A. O., 1985. Rapport de la troisième réunion du groupe de travail ad hoc sur la sardine *Sardina pilchardus* (Walb.). *COPACE/PACE Séries 85/39* 157 p.
- Fréon P., 1986. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et à l'exploitation: Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Thèse, Univ. Aix - Marseille-II, 241 p.
- Fréon P., B. Stéquert, 1979. Note sur la présence de *Sardina pilchardus* (Walb.) au Sénégal: étude de la biométrie et interprétation. *Cybium*, 3^e sér., 6, 65-90.
- Furnestin M. L., 1957. Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 21, 356 p.
- Furnestin M. L., 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. I. Répartition quantitative. *Cons. int. Explor. Mer. CM 1976/L: 8*, 5 p.
- Furnestin J. et M. L. Furnestin, 1970. La sardine marocaine et sa pêche. Migrations trophiques et génétiques en relation avec l'hydrologie et le plancton. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 159, 165-175.
- Grall J. R., P. Laborde, P. Le Corre, J. Neveux, P. Tréguer, A. Thiriot, 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain. Résultats des campagnes CINECA-CHARCOT I et III. *Téthys*, 6, 11-28.
- Grall J. R., P. Le Corre, P. Tréguer, 1982. Short-term variability of primary production in coastal upwelling off Morocco. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 221-227.
- Haman I., H. C. John, E. Mittelstaedt, 1981. Hydrography and its effects on fish larvae in the Mauritanian upwelling area. *Deep-Sea Res.*, 28, 561-575.
- Hargreaves P. M., 1978. Relative abundance of zooplankton groups in the Northwest African upwelling region during 1968 and 1972. In: Upwelling ecosystem, R. Boje and M. Tomczak Ed., Springer-Verlag, 62-72.
- Herbland A., R. Le Borgne, B. Voituriez, 1973. Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4, 1-75.
- Heron A. C., 1972. Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica*. I. Individual growth rate and generation time. *Oecologia*, 10, 269-293.
- Houghton R. W., M. A. Mensah, 1978. Physical aspects and biological consequences of Ghanaian coastal upwelling. In: Upwelling ecosystems. Boje R., M. Tomczak Ed., Springer-Verlag, 167-180.
- Hughes P., E. D. Barton, 1974. Stratification and water mass structure in the upwelling area off N. W. Africa in April-May 1969. *Deep-Sea Res.*, 21, 611-628.
- Intès A., P. Le Loeuff, 1984. Les annélides polychètes de Côte d'Ivoire. III. Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunistico-climatiques dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 19, 3-24.
- Jacques G., P. Tréguer, 1986. Écosystèmes pélagiques marins. Masson, Paris, 243 p.
- John H.-C., 1982. Horizontal and vertical distribution of sardine and other fish larvae. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 359-364.
- John H.-C., U. J. Bohde, W. Nellen, 1980. *Sardina pilchardus* larvae in their southernmost range. *Arch. Fisch. Wiss.*, 31, 67-85.
- Jones B. H., D. Halpern., 1981. Biological and physical aspects of a coastal upwelling event observed during March-April 1974 off northwest Africa. *Deep-Sea Res.*, 28, 71-81.

- Komarovsky B., 1959. A study of the food of *Sardinella aurita* off the mediterranean coast of Israel during a peak season (May-June 1958). *Cons. gén. Pêches Médit.*, 5, 311-319.
- Krzelj S., 1972. Étude de la distribution et de l'abondance des larves de clupéidés sur le plateau continental ivoirien durant la période 71-72. *FAO/PNUD Abidjan, RS*, 6/72, 15 p.
- Lasker R., 1981. Factors contributing to variable recruitment of the northern Anchovy (*Engraulis mordax*) in the California current: contrasting years 1975 to 1978. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 178, 375-388.
- Le Borgne R., 1983. Note sur les proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, 49-54.
- Le Gall J., 1928. Contribution à l'étude de la sardine des côtes françaises de la manche et de l'atlantique. *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 1, 11-26.
- Lemasson L., J. P. Rebert, 1973. Les courants marins dans le golfe ivoirien. *Cah. ORSTOM sér. Océanogr.*, 11, 67-96.
- Lewis R. C., 1929. The food habits of the California sardine in relation to the seasonal distribution of microplankton. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 2, 155-180.
- Longhurst A. R., 1971. The clupeoid resources of tropical seas. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.*, 9, 349-385.
- Maigret J., 1974. La sardine sur les côtes de Mauritanie (*Sardina pilchardus* Walb.). *Bull. IFAN*, 36A, 714-721.
- Mensah M. A., 1974. The occurrence of the marine copepod *Calanoides carinatus* (Kröyer) in Ghanaian waters. *Ghana J. Sci.*, 14, 147-166.
- Medina-Gaertner M., 1985. Étude du zooplancton côtier de la baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture. Thèse, Univ. Bret. occident., 141 p.
- Mendelssohn R., P. Cury, 1987. Fluctuations of a fortnightly abundance index of the Ivorian coastal pelagic species and associated environmental conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 408-421.
- Mittelstaedt E., 1982. Large-scale circulation along the coast of Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 50-57.
- Mittelstaedt E., 1983. The upwelling area off Northwest Africa. A description of phenomena related to coastal upwelling. *Prog. Oceanogr.*, 12, 307-331.
- Nehring D., S. Holzlöhner, 1982. Investigations on the relationship between environmental conditions and distribution of *Sardina pilchardus* in the shelf area off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. cons. int. Explor. Mer.*, 180, 342-344.
- Nieland H., 1980. Die Nahrung von Sardinien, Sardinellen und Maifischen vor der Westküste Afrikas. Berichte aus dem Inst. für Meereskunde. Univ. Kiel, 75, 137 p.
- Nieland H., 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coasts of Sénégal. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 369-373.
- Olivar M. P., P. Rubiès, J. Salat, 1985. Zooplankton biomass in Upwelling Regions off Northwest and Southwest Africa. *Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq. Barcelona*, 1, 471-477.
- Oliver-Massuti M., 1955. Nutrition de la sardine (*Sardina pilchardus* Walb.). Résumé des études effectuées jusqu'à présent. *Cons. gén. Pêches Médit. Doc. Tech.*, 8, 131-132.
- Palomera I., P. Rubiès, 1982. Kinds and distribution of fish eggs and larvae off Northwest Africa in April-May 1973. *Rapp. P.-v. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 356-358.
- Parrish R. H., A. Bakun, D. M. Husby, C. S. Nelson, 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. Proceed. of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica 18-19 April 1983. *FAO Fish. Rep.*, 291, 731-778.
- Peterson W. T., C. B. Miller, A. Hutchinson, 1979. Zonation and maintenance of copepod populations in the Oregon upwelling zone. *Deep-Sea Res.*, 26 A, 467-494.
- Pham-Thuoc, J. Szypula, 1973. Biological characteristic of gilt sardine *Sardinella aurita* Cuv. et Val., 1847 from North West African coast. *Acta ichthyol. et piscatoria, Szczecin.*, 3, 19-37.
- Postel L., 1982. Mesoscale investigations on the space-temporal variability of the zooplankton biomass in upwelling regions off Northwest and Southwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 274-279.
- Postel L., 1985. The pelagic cross-shelf and alongshore boundaries of the North West African upwelling region and their annual variability in terms of zooplankton biomass. *Int. Symp. Upw. W. Afr., Inst. Inv. Pesq. Barcelona*, 1, 479-487.
- Rebert J. P., 1983. Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. *Doc. scient. Cent. Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 89, 99 p.
- Reyssac J., 1976. Phytoplancton récolté par le *Laurent-Amaro* au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie. *Bull. IFAN*, 38A, 1-15.
- Roy C., 1989. Fluctuations saisonnières et inter-annuelles des vents au Sénégal: impact sur l'écosystème. *Oceanol. Acta*, 12 (sous presse).
- Schulz K., 1982. The vertical distribution of calanoid copepods north of Cape Blanc. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 297-302.
- Schnack S., 1983. On the feeding of copepods on *Thalassiosira partheneia* from the Northwest African upwelling area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11, 49-55.
- Sinclair M., T. D. Iles, 1987. Population regulation and speciation in the oceans. *Int. Coun. Explor. Sea*, CM 1987/Mini 3, 22 p.
- Teisson C., 1983. Le phénomène d'upwelling le long des côtes du Sénégal, caractéristiques physiques et modélisation. *Doc. Arch. CRODT-ISRA*, 123.
- Toure D., 1983. Contribution à l'étude de l'«upwelling» de la baie de Gorée (Dakar-Sénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanctonique. *Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*, 93, 186 p.
- Van Thielen R., 1976. The food of *Sardinella aurita* and of juvenile and adult *Anchoa guineensis* in near shore waters off Ghana, West Africa. *Meeresforsch.*, 25, 46-53.
- Vives F., 1974. Le zooplancton et les masses d'eau des environs du Cap Blanc. *Téthys.*, 6, 313-318.

- Weikert H., 1984. Zooplankton distribution and hydrography in the Mauritanian upwelling region off northwestern Africa, with special reference to the calanoid copepods. *Meeresforsch.*, 30, 155-171.
- Wooster W. S., A. Bakun, D. R. McLain, 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. mar. Res.*, 34, 131-141.
- Wroblewski J. S., 1982. Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone—a simulation. *Deep-Sea Res.*, 29, 665-686.
- Wroblewski J. S., J. G. Richman, 1987. The non-linear response of plankton to wind mixing events—implications for survey of larval northern anchovy. *J. Plankt. Res.*, 9, 103-123.