

Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) des côtes ouest-africaines

Philippe Cury et André Fontana

Chercheurs ORSTOM en service au CRODT/ISRA, BP n° 2241, Dakar, Sénégal.

Reçu le 12 janvier 1988, accepté le 12 juillet 1988.

Competition and comparative life-history strategies of two sardinella species (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*) of the West-African coasts.

Cury Ph., A. Fontana, *Aquat. Living Resour.*, 1988, 1, 165-180.

Abstract

Two sardinella species (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*) are present in the three West-African upwelling areas (the Senegalese-Mauritanian, the Ivory Coast-Ghanaian and the Congo-Angolan zones). The competition between these two species, morphologically alike, with similar diets and occupying the same geographical areas, appears to be real. However, while the spatial distribution and resource exploitation of the two species, as well as their growth and reproductive patterns, are intimately related to the dynamics of the upwelling systems, they differ in many ways. A spatio-temporal complementarity appears to exist between the dynamics of these two species with different life history strategies. *S. aurita* exhibits a wide plasticity and adaptability to environmental fluctuations and takes advantage of them. This species is more sensitive to climatic fluctuations than *S. maderensis* which tolerates large environmental fluctuations. Thus, there is a greater variability of biological and demographic parameters for the first species than for the second. *Sardinella aurita* has a more flexible adaptive strategy resulting from a greater demographic plasticity. This allows a better utilisation of temporary enrichment, but conversely it suffers more drastic population changes when conditions are unfavourable.

Although competition between pelagic fish species is not unusual in marine ecology, it is rarely possible to demonstrate its effects on the abundance of the respective stocks. The competition mechanisms in highly specialized species like pelagic ones have to be specified for certain parameters of their life cycle. The comparative study of life-history strategies may allow a better understanding of fish stock dynamics, particularly the organization of resource sharing. The necessity of considering life-history strategies in stock management is emphasized.

Keywords : Sardinellas, West-Africa, interspecific competition, life-history strategies.

Résumé

Les deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) sont présentes dans les trois régions d'upwelling de l'Ouest africain (zones sénégal-mauritanienne, ivoiro-ghanéenne et congo-angolaise). La compétition entre ces deux espèces, présentant une grande similitude de forme, à l'activité et aux régimes alimentaires très proches et occupant les mêmes zones géographiques semble effective. Cependant les stratégies d'occupation et d'exploitation du milieu, de croissance et de reproduction sont, pour ces deux espèces, intimement liées à la dynamique des upwellings mais elles divergent en de nombreux points. Une complémentarité spatio-temporelle semble donc exister entre la dynamique de ces deux espèces dont les stratégies démographiques diffèrent. *Sardinella aurita* présente une plasticité et une adaptabilité remarquable aux fluctuations du milieu dont elle tire parti. En cela, elle semble être plus sensible aux variations climatiques que *Sardinella maderensis*, espèce tolérante de fortes perturbations de l'environnement. *Sardinella aurita* possède une stratégie adaptative plus souple liée à une grande plasticité démographique. Cela lui permet une meilleure utilisation d'un

accroissement d'enrichissement temporaire du milieu, mais en retour la population subit le contrecoup de façon plus drastique lorsque les conditions deviennent défavorables.

Même si la compétition entre deux espèces de poissons pélagiques peut souvent paraître effective en écologie marine, rares sont les exemples où elle peut être mise en évidence au niveau de l'abondance respective des stocks. Les mécanismes de la compétition pour des espèces spécialisées comme les pélagiques doivent être précisés au niveau de certains paramètres du cycle vital de l'espèce. L'analyse comparée des stratégies démographiques permet de mieux comprendre la nature différente de la dynamique des stocks, notamment l'organisation du partage de ressources communes. La nécessité de gérer les stocks en considérant la stratégie de vie des espèces qui les composent est soulignée.

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

INTRODUCTION

Darwin (1859) a insisté sur la signification évolutionniste de la compétition et sur sa contribution à la sélection naturelle tout en soulignant l'importance toute particulière de celle-ci pour des espèces voisines : « comme les espèces d'un même genre présentent habituellement, mais pas invariablement, une certaine similitude d'habitudes et de constitution, et toujours de structure, la lutte sera généralement plus sévère entre elles quand ces espèces entrent en compétition, qu'entre des espèces de genres distincts ». Darwin avait identifié et montré l'importance de la compétition dans le domaine animal. Il restait à la quantifier. Le principe de l'exclusion compétitive fut ensuite établi expérimentalement. Il postule que deux ou plusieurs espèces ayant la même niche écologique c'est-à-dire « présentant des modes d'utilisation des ressources identiques ne peuvent continuer de coexister dans un environnement stable, la plus apte éliminant les autres » (Gause, 1934, 1935; Hardin, 1960). La sévérité de la compétition apparaissait avec toute sa force. La réalité semble moins « agressive » qu'il n'y paraît à première vue et nombre d'écologistes ont tempéré cette vision de la compétition soit expérimentalement (Ayala, 1969) ou mathématiquement (Vandermeer, 1975) en insistant sur les mécanismes d'évitement d'une compétition directe pour les milieux naturels (Mayr, 1974; Wiens, 1977; Connell, 1980; Barbault, 1981; Colinviaux, 1982). La conception récemment développée semble concilier ces deux approches fondamentalement différentes de la sévérité de la compétition dans la nature en évoquant le caractère variable et discontinu des mécanismes mis en jeu (Schoener, 1982).

Depuis 1859, année de parution de *L'origine des espèces* la théorie sélective de l'évolution darwinienne a connu de profondes modifications et prolongements théoriques sans toutefois subir, à proprement parler, de révolution (préface de Monod in Mayr, 1974; Stebbins et Ayala, 1985). Mais ce n'est que récemment que l'étude des stratégies adaptatives semble avoir donné un nouveau souffle à l'analyse de la dynamique des peuplements en introduisant une composante évolutionniste darwinienne à la compréhension des systèmes (Barbault et Blandin, 1980). Ce type d'approche

se propose d'étudier les solutions démographiques adoptées par les populations soumises à l'influence de pressions sélectives. L'étude de ces stratégies, qui peuvent être aussi diverses que l'organisation spatiale des peuplements, la croissance, la reproduction informet, dans une certaine mesure, sur la nature des solutions de survie adoptées par l'espèce face aux contraintes du milieu et notamment la compétition interspécifique.

Les petites espèces de poissons pélagiques, telles les sardinelles des côtes ouest-africaines, sont connues pour posséder une stratégie de vie de type *r*, c'est-à-dire inféodée aux fluctuations de l'environnement (Kawasaki, 1983) et sensible à une exploitation intense (Sharp et Csirke, 1983). En réalité cette façon d'appréhender les choses, aussi pratique qu'elle puisse paraître pour classer les stratégies développées par une espèce (MacArthur, 1972), semble être dans l'étude de cas précis une vision trop simpliste (Barbault et Blandin, 1980). Ainsi dans les faits, il apparaît que l'action de la pêche et de l'hydroclimat n'agissent pas de façon identique sur la dynamique des stocks de *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis* (Ghéno et Fontana, 1981), espèces apparemment très voisines et dont l'appartenance au type *r* ne semble pas être remise en cause. Devrait-on en conclure que ces deux espèces apparemment semblables n'ont pas des stratégies démographiques proches? Les approches classiques utilisées en dynamique des populations permettent de constater ces différences mais ne permettent pas de comprendre leurs raisons d'être. Une dimension semble donc échapper à la façon dont nous abordons ces problèmes de dynamique des populations.

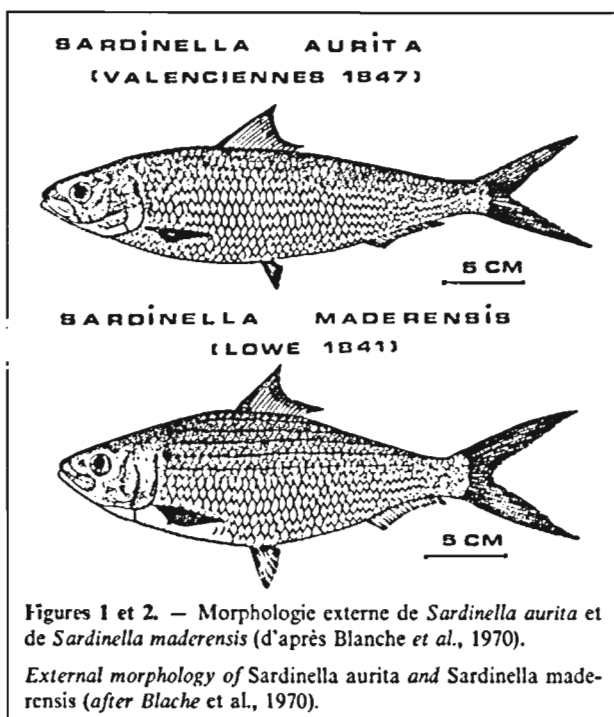
A l'aide des données biologiques, biométriques, et des statistiques de pêche collectées dans les différentes zones ouest-africaines, nous proposons d'analyser les « apparences » et les « réalités » de la compétition pour les deux principales espèces de sardinelles des côtes ouest-africaines : *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*. Les facteurs de compétition apparente seront décrits ainsi que les mécanismes d'évitement d'une compétition directe. Nous essaierons de définir de quelle manière les stratégies démographiques des deux espèces de sardinelles peuvent différer en tentant de caractériser la nature des solutions de survie de

chacune d'entre elles. Enfin dans quelle mesure la comparaison des stratégies démographiques peut nous aider à mieux comprendre la dynamique de ces stocks, notamment l'organisation du partage de ressources communes.

LES FACTEURS DE COMPÉTITION APPARENTE

Similitude de forme

La similitude de forme n'est pas seulement un facteur morphologique, elle a aussi une signification physiologique, éthologique et démographique (Barbault, 1984). Ainsi à une forte ressemblance morphologique seront associés nombre de critères biologiques communs, facteurs d'une compétition potentielle. Les figures 1 et 2 illustrent la grande ressemblance qui existe



entre *S. aurita* et *S. maderensis*. Seules quelques caractéristiques morphologiques permettent de les distinguer avec exactitude (Ben Tuvia, 1960). Les tailles maximales atteintes par ces deux espèces sont voisines et ne dépassent guère 30 cm de longueur à la fourche.

Répartition géographique

S. aurita et *S. maderensis* se rencontrent sur tout le littoral africain de la mer Méditerranée au cap Frio (18°S). Elles ne sont cependant abondantes que dans trois régions de l'Atlantique Centre Est (Boëly et Fréon, 1979) (figure 3 A et B) : au nord, de la Mauri-

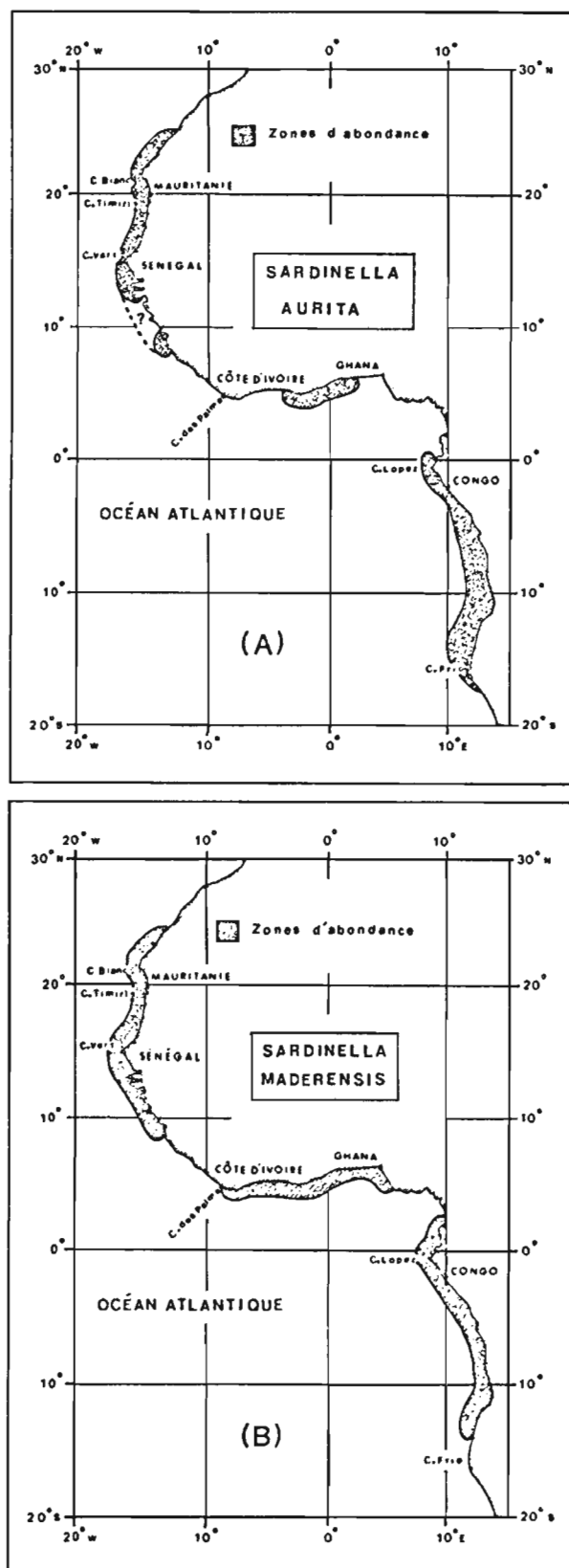


Figure 3. — Zones d'abondance et de pêche des deux espèces de sardinelles (d'après Boëly et Fréon, 1979). A : *Sardinella aurita*. B : *Sardinella maderensis*.

Abundance and catch areas of the two sardinella species (after Boëly and Fréon, 1979). A: *Sardinella aurita*. B: *Sardinella maderensis*.

tanie (26°N) à la Guinée (10°N); au centre, en Côte d'Ivoire et au Ghana et au sud, du Gabon (0°) à l'Angola (18°S). Ces trois importantes concentrations sont bien individualisées et correspondent, vraisemblablement, à trois populations distinctes (Bocly et Fréon, 1979). De fait, aucune pêche importante n'est signalée dans les zones intermédiaires si ce n'est une pêcherie de *S. maderensis* au Cameroun. Cette répartition coïncide avec les zones où existent des remontées d'eaux froides riches en sels minéraux (Herbland *et al.*, 1983) (figure 4). Ces zones de résurgence côtière, ou zones d'upwelling, constituent les régions les plus productives au niveau de l'Afrique de l'Ouest (Binet, 1983).

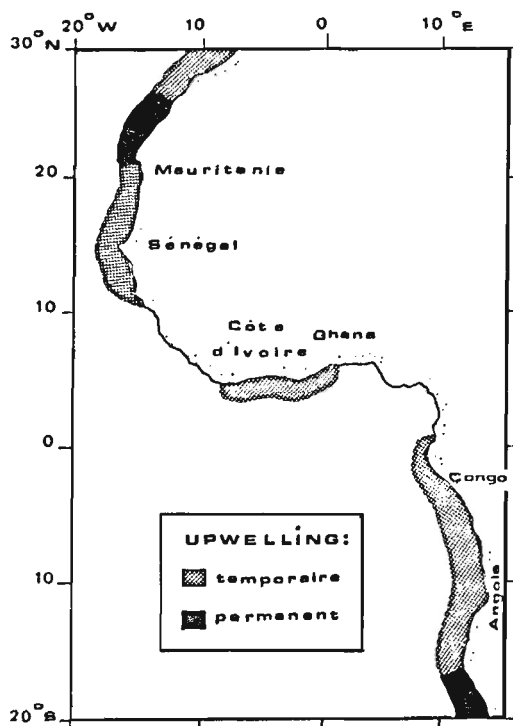


Figure 4. — Zones d'upwelling temporaire ou permanent en Afrique de l'Ouest.

Temporary or permanent upwelling areas in West-Africa.

L'espace occupé par une espèce peut être perçu comme « le moyen de se répartir les ressources trophiques pour lesquelles il y a concurrence » (Barbault, 1985). La stratégie d'occupation du milieu peut alors être perçue, dans une certaine mesure, comme une stratégie d'exploitation trophique du milieu (Fishelson, 1980). Ces deux espèces ont colonisé les milieux trophiquement les plus favorables de l'Ouest africain bien que *S. maderensis* semble toutefois posséder une répartition plus étendue. Il n'y a pas de ségrégation géographique des stocks de *S. aurita* et de *S. maderensis* puisque ces deux espèces cohabitent globalement dans les mêmes zones. Au niveau des zones d'upwelling il existerait donc bien une compétition spatiale et par voie de conséquence alimentaire.

Ce dernier point mérite d'être approfondi avec l'étude des régimes alimentaires de ces deux espèces.

Régime alimentaire

Les études faites sur l'alimentation au Sénégal (Nieland, 1982; Medina Gaertner, 1985), en Côte d'Ivoire (Dia, 1972), et les observations faites au Congo (Gheno et Fontana, 1981) font ressortir les faits suivants. Le régime alimentaire des deux espèces présente peu de différences : elles sont toutes deux zooplanctonophages et les copépodes constituent une part importante de leur ration alimentaire. De plus, les sardinelles se comportent comme des prédateurs actifs capables d'orienter leur choix sur des proies déterminées.

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

Facteur de condition

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

Des études menées au Congo par Fontana et Pianet (1973) montrent qu'en moyenne sur plusieurs années d'observation, les deux espèces présentent les valeurs les plus basses de C durant la saison chaude (février à avril) et des valeurs maximales durant les saisons froides (mai à septembre et janvier) (figure 5A).

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

Diet correlation matrix of the two sardinella species during the warm and cold seasons in Senegal (after Médina Gaertner, 1985).

<i>S. maderensis</i>	< 19 cm	1,0			
<i>S. aurita</i>	< 19 cm	0,85**	1,0		
<i>S. maderensis</i>	> 19 cm	0,46	0,60**	1,0	
Saison chaude		<i>S. maderensis</i> < 19 cm	<i>S. aurita</i> < 19 cm	<i>S. maderensis</i> > 19 cm	
<i>S. maderensis</i>	< 19 cm	1,0			
<i>S. aurita</i>	< 19 cm	0,56**	1,0		
<i>S. maderensis</i>	> 19 cm	0,25	0,18	1,0	
<i>S. aurita</i>	> 19 cm	0,25	0,14	0,88**	1,0
Saison froide		<i>S. maderensis</i> < 19 cm	<i>S. aurita</i> < 19 cm	<i>S. maderensis</i> > 19 cm	<i>S. aurita</i> > 19 cm

**Significatif au seuil de 1%.

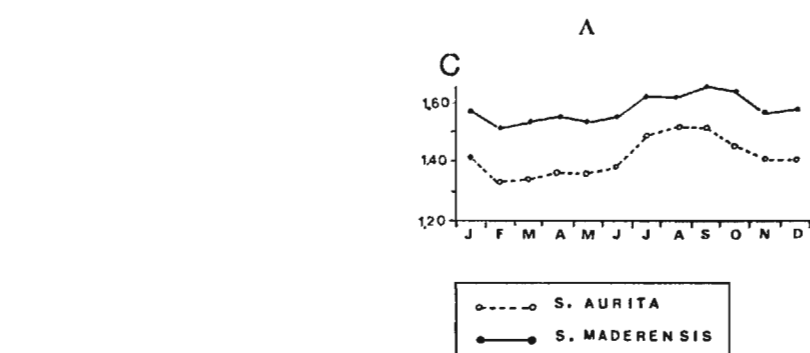


Figure 5. — Variations du facteur de condition mensuel (A), annuel (B) ainsi que les teneurs en eau (C) et en matières grasses (D) de *S. aurita* et *S. maderensis* au Congo (moyennes de 1961-1976) (d'après Ghéno et Fontana, 1981).

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

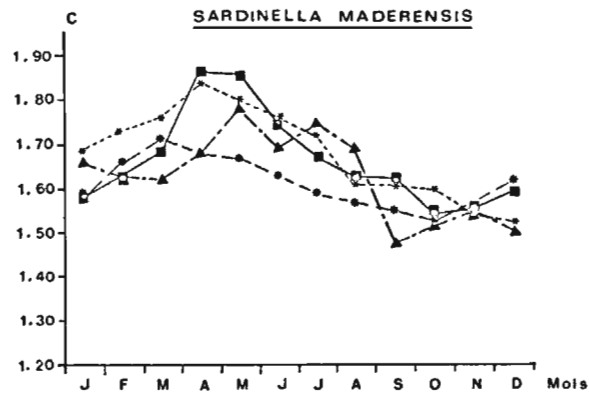
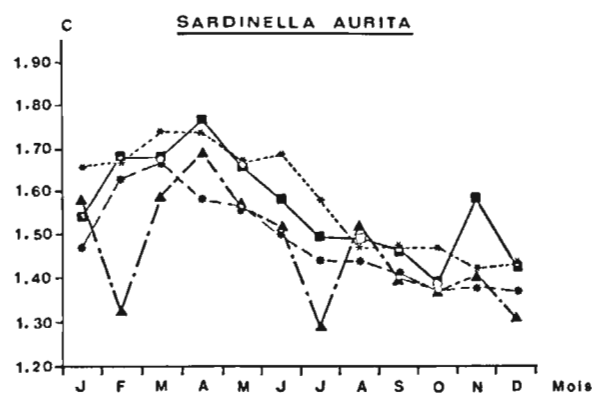
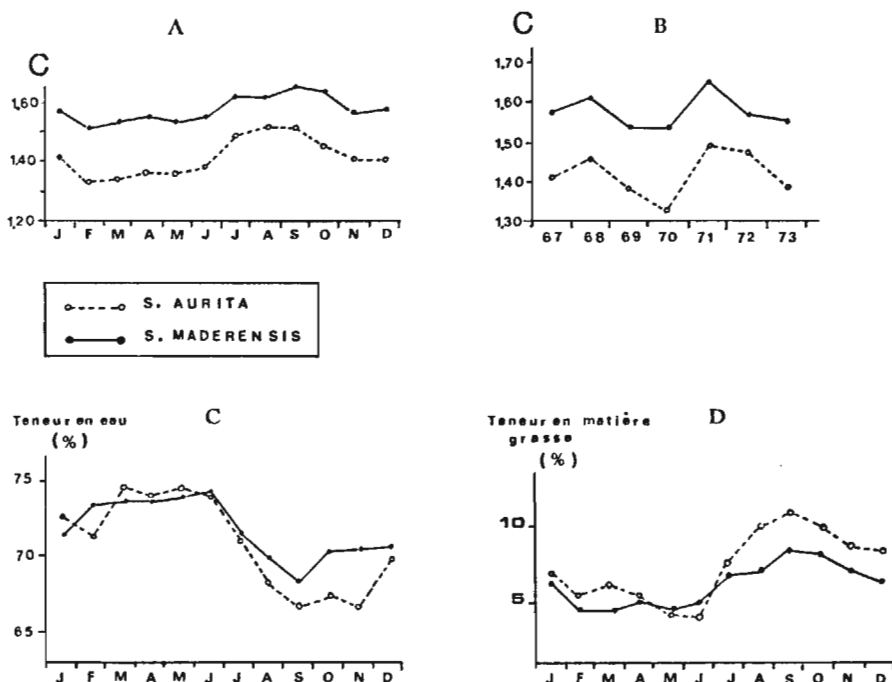


Figure 6. — Variations du facteur de condition mensuel à différentes périodes de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal (d'après Boely, 1979; Camarena Luhrs, 1986).

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

Au Sénégal, on observe le même phénomène avec des valeurs fortes durant la saison froide (janvier à juin) et faible le reste de l'année (figure 6). Ces périodes froides correspondent à la présence d'eaux riches en éléments nutritifs et en plancton et il est donc logique d'admettre que l'abondance de nourriture durant ces saisons conditionne la prise de poids des individus. D'ailleurs, la comparaison des figures 5 A et 5 D montre que les variations en cours d'année du facteur de condition et des teneurs en matière grasse sont similaires pour les deux espèces dont les teneurs en eau diminuent durant les périodes d'upwelling (figure 5 C). De même les variations interannuelles sont similaires entre les deux espèces (figure 5 B) ce qui semble indiquer qu'elles seraient sous la dépendance d'un facteur d'ordre climatique.

Les anomalies thermiques moyennes annuelles ont été calculées à la station côtière de Pointe-Noire (Congo), à partir des anomalies par quinzaine par rapport à une série historique (année 1961 à 1979). Elles permettent de caractériser des années plus froides (anomalie négative) ou plus chaudes (anomalie positive). On peut ainsi mesurer indirectement l'intensité de l'upwelling et avoir une idée des variations du niveau d'enrichissement trophique du milieu. L'évolution interannuelle des facteurs de condition annuels (figure 5 B) est similaire à celle des anomalies thermiques annuelles (figure 7). L'embonpoint des individus est maximal lorsque l'upwelling de l'année est plus intense ce qui corrobore l'hypothèse d'une action de l'abondance de la nourriture sur le facteur de condition. L'état d'embonpoint des individus semble donc être intimement lié à l'intensité de l'upwelling.

Les zones d'upwelling de l'Ouest africain présentent des variations d'enrichissement saisonnier et inter-annuel très prononcées. Les deux espèces de sardinel-

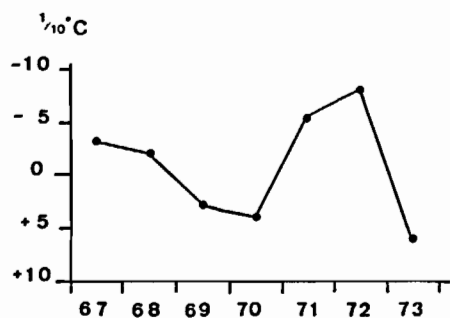


Figure 7. — Anomalies thermiques annuelles à la station côtière de Pointe-Noire (Congo) entre 1967 et 1973 (moyennes des anomalies thermiques calculées par quinzaine par rapport à une année moyenne 1961-1976); L'échelle est inversée pour faciliter la comparaison avec la figure 5 B.

Annual temperature anomalies at the Pointe-Noire coastal station (Congo) between 1967 and 1973 (averages calculated per fortnight from the temperature anomalies of a mean year 1961-1976). The scale is reversed in order to facilitate the comparison with figure 5 B.

les répondent de façon similaire à ces variations d'apports en nourriture en accumulant les apports énergétiques durant les saisons favorables. Cette stratégie d'exploitation du milieu et la grande plasticité du facteur de condition rend la compétition alimentaire d'autant plus sévère que ces deux espèces possèdent un régime alimentaire proche.

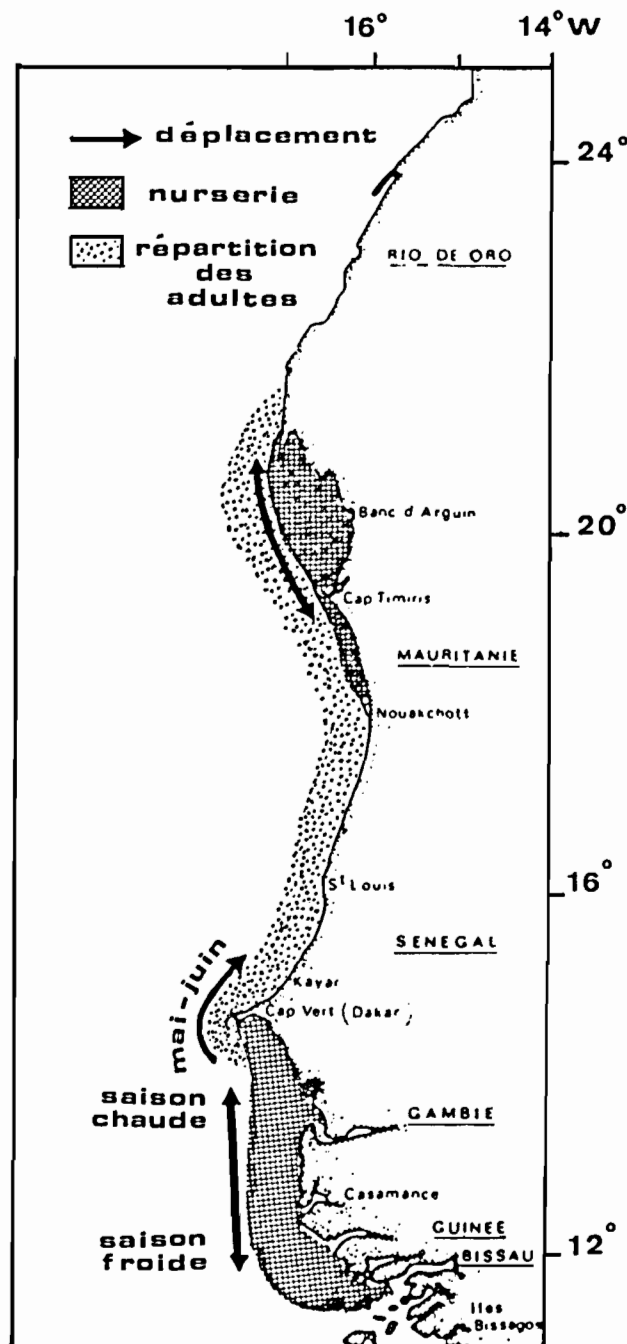


Figure 8. — Répartition et déplacements de *S. maderensis* dans la zone sénégal-mauritanienne (d'après Fréon, 1986).

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

En définitive, *S. aurita* et *S. maderensis* présentent une grande similitude de forme, occupent des zones géographiques communes de l'Ouest africain et ont les mêmes besoins alimentaires. Ces espèces réagissent de la même façon aux variations d'enrichissement du milieu en accumulant les apports énergétiques, la plasticité du facteur de condition le leur permet. A ce stade de l'analyse, la compétition semble être un fait réel et elle apparaît même particulièrement sévère. Nous n'avons jusqu'à présent étudié que les facteurs évidents pouvant caractériser la compétition, oubliant ceux, plus subtils, permettant son évitement. Nous poursuivrons donc cette étude par une analyse des stratégies développées par les deux espèces et qui permettent d'une certaine manière la coexistence.

LES STRATÉGIES D'ÉVITEMENT D'UNE COMPÉTITION DIRECTE

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

Stratégie d'occupation du milieu

Bien qu'ayant des aires de répartition identiques ces deux espèces ont pourtant des exigences écologiques légèrement différentes. *S. aurita* est sténohaline et préfère les eaux dont la température est plutôt froide. *S. maderensis* est plus euryhaline et semble préférer les eaux chaudes. Ces préférences écologiques qui ont été mises en évidence au Sénégal (Boely et Fréon, 1979), en Côte d'Ivoire, Ghana (FAO, 1974; Binet, 1982) ainsi qu'au Congo (Fontana et Pianet, 1973) restent cependant très lâches.

— *Migrations horizontales* : *S. maderensis* est une espèce côtière et relativement sédentaire puisque les migrations saisonnières le long des côtes sont de faibles amplitudes : au Sénégal et en Mauritanie, les jeunes reproducteurs effectuent des déplacements saisonniers de faible amplitude à l'intérieur des nurseries et les migrations des adultes sont restreintes (figure 8); en Côte d'Ivoire, le stock est présent sur le plateau continental pendant toute l'année et les déplacements sont de faible amplitude (FAO, 1974; Mendelsohn et Cury, sous presse); au Congo, les déplacements le long des côtes sont restreints (figure 9).

S. aurita n'a pas la même stratégie de déplacements : l'importante amplitude de ses migrations bathymétriques ou de ses migrations saisonnières le long des côtes en relation avec la dynamique spatiale des upwellings illustre la très grande faculté de cette espèce à coloniser les milieux trophiquement les plus favorables.

• Dans la zone sénégal-mauritanienne, des migrations de grandes amplitudes ont lieu saisonnièrement entre la Mauritanie et le Sénégal. Elles semblent correspondre à la recherche des zones d'upwelling les

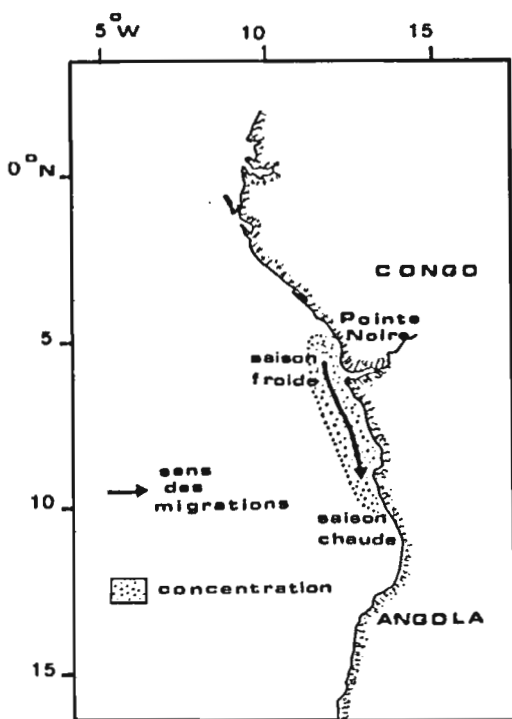


Figure 9. — Répartition et migrations saisonnières de *Sardinella maderensis* dans la zone congo-angolaise (d'après Ghéno et de Campos Rosado, 1972).

Distribution and seasonal migrations of *Sardinella maderensis* in the Congo-Angolan zone (after Ghéno and de Campos Rosado, 1972).

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

• Dans la zone ivoiro-ghanéenne, cette espèce proche des côtes ivoirienne, ghanéenne et togolaise en saison d'upwelling migre, pendant la saison chaude, vers la zone proche du plateau continental située à l'est du Cap des Trois Pointes sur les fonds de 50 à 180 m (figure 11).

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

Les migrations saisonnières dans les zones sénégal-mauritanienne et congo-angolaise sont beaucoup plus importantes (les déplacements sont de l'ordre de 850 et 600 milles) comparées à celle observée dans la zone ivoiro-ghanéenne (de l'ordre de 250 milles), pour Boely et Fréon (1979), cette différence est due à

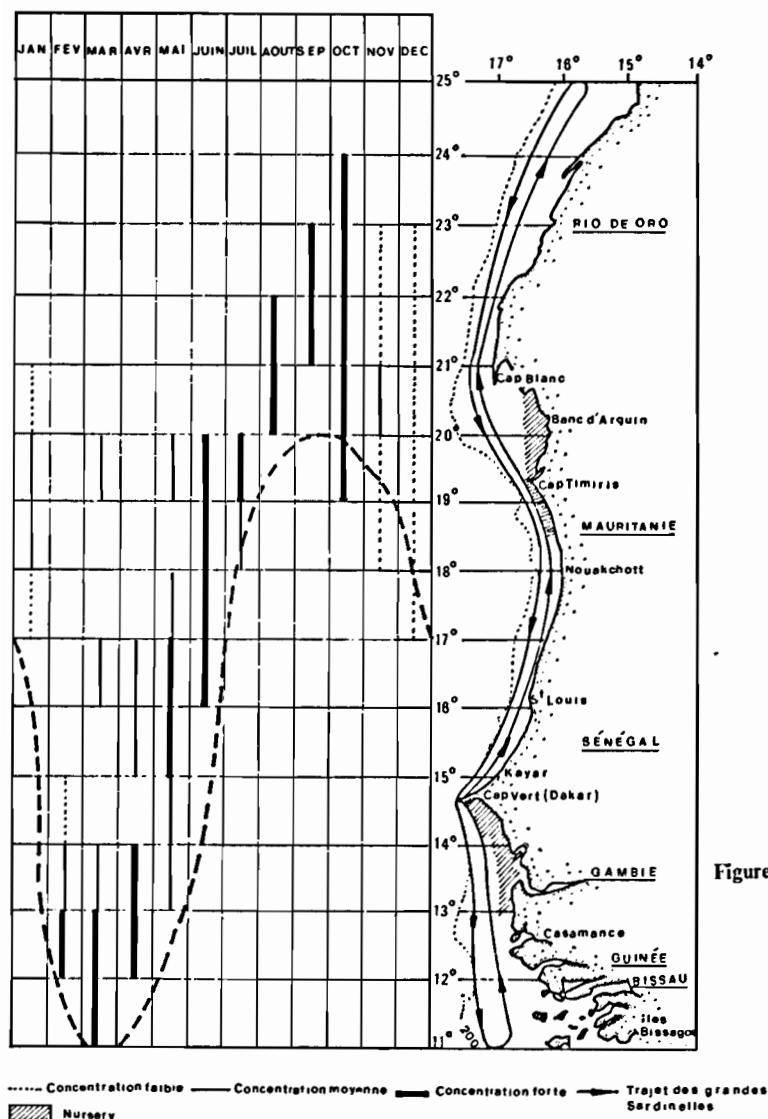


Figure 10

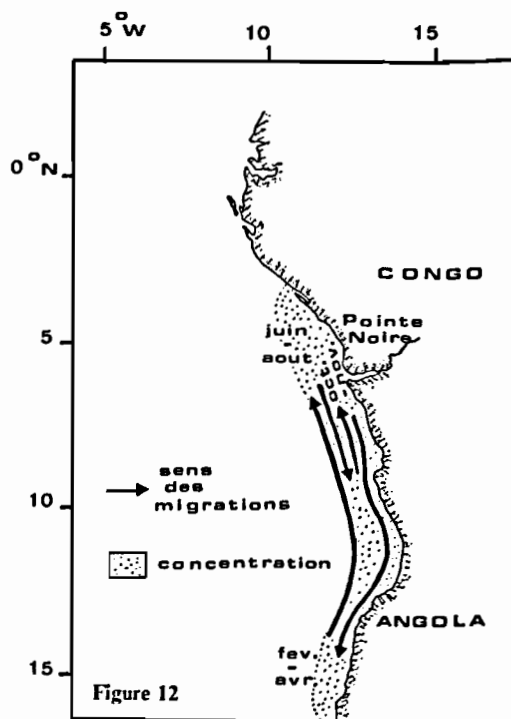


Figure 12

Figure 10. — Cycle migratoire et localisation mensuelle des principales concentrations d'adultes de *Sardinella aurita* dans la zone sénégal-mauritanienne (d'après Boely et al., 1982a). Les variations mensuelles du déficit de température (différence entre la température côtière et celle du large) supérieur à 3,5°C sont représentées par un pointillé : elles permettent de mesurer l'extension des eaux d'upwelling vers le sud (d'après Wooster et al., 1976).

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

Figure 11

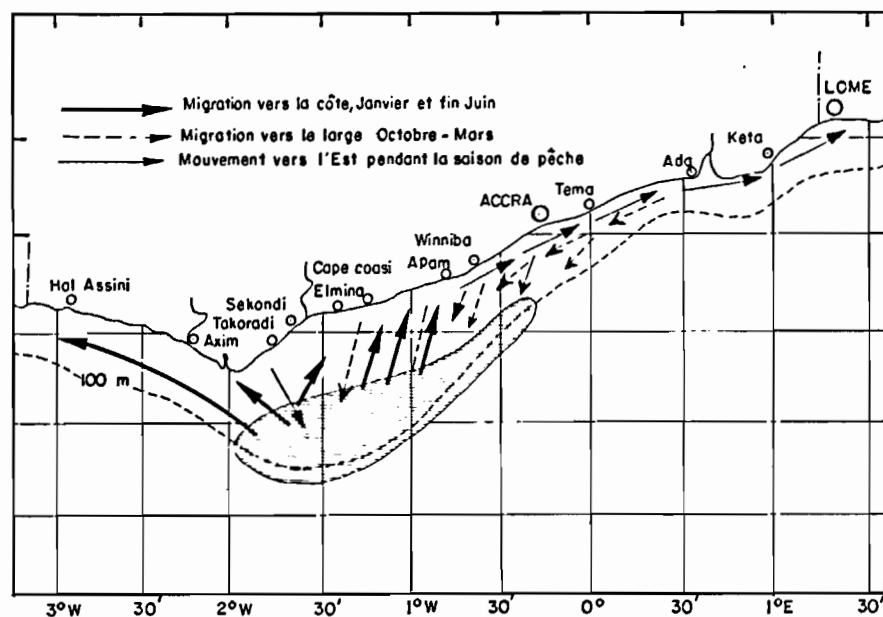


Figure 11. — Répartition et migrations saisonnières de *Sardinella aurita* dans la zone ivoiro-ghanéenne (d'après Ansa-Emmin, 1976 in ORSTOM/FRU, 1976). Distribution and seasonal migrations of *Sardinella aurita* in the Ivoir-ghanéenne zone (after Ansa-Emmin, 1976 in ORSTOM/FRU, 1976).

Figure 12. — Répartition et migrations saisonnières de *Sardinella aurita* dans la zone congo-angolaise (d'après Ghéno et de Campos Rosado, 1972). Distribution and seasonal migrations of *Sardinella aurita* in the Congo-Angolan zone (after Ghéno and de Campos Rosado, 1972).

l'absence dans la zone ouest du golfe de Guinée, de grands déplacements saisonniers d'un front thermique comparables aux fronts intertropicaux nord et sud.

— *Migrations bathymétriques* : Les deux espèces de sardinelles n'exploitent pas les mêmes franges bathymétriques. *S. maderensis* est une espèce strictement côtière qui ne descend pas au-delà de l'isobathe des 30 m au Sénégal (Boely, 1979), en Côte d'Ivoire (FAO, 1974) tout comme au Congo (Ghéno et Fontana, 1981) tandis que *S. aurita* effectuent des migrations pouvant atteindre 100 à 200 m de profondeur (Boely et al., 1982a; ORSTOM-FRU, 1976). Ainsi *S. aurita* et *S. maderensis* sont côtières durant les périodes de fort enrichissement, mais seule *S. aurita* effectue des déplacements en profondeur vers le large pendant les saisons chaudes, périodes de faible enrichissement à la côte (figures 11 et 13).

S. maderensis est une espèce côtière dont les migrations saisonnières le long des côtes sont de faibles amplitudes. *S. aurita* effectue des migrations bathymétriques et des migrations saisonnières de grande amplitude le long des côtes en relation avec la dynamique spatiale des upwellings. A l'intérieur des zones géographiques de répartition, l'espace occupé par les adultes des deux espèces n'est pas le même, sauf durant les périodes de fort enrichissement, où elles sont présentes dans les mêmes strates spatiales. Pour les juvéniles des deux espèces les strates spatio-temporelles coïncident mieux tout en étant différentes de celles des adultes.

Stratégie de reproduction

Les périodes de reproduction peuvent être identifiées en suivant l'évolution temporelle de l'indice gonado-somatique (noté IGS). Il traduit le degré de maturation des individus (il est calculé en faisant le rapport du poids des gonades sur celui de la longueur de l'individu élevée au cube). La figure 14 présente pour les trois zones d'étude l'évolution de cet indice.

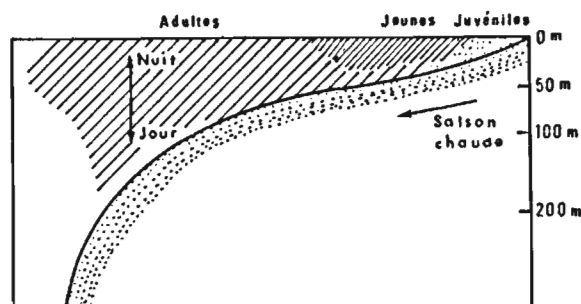
- Au Sénégal, on observe pour *S. aurita* deux périodes de reproduction intense, d'une part de février à juin, d'autre part, de septembre à novembre. La reproduction de *S. maderensis* est beaucoup plus étalée dans le temps.

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

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

L'évolution mensuelle des IGS montre que ce facteur est plus variable pour *S. aurita* que pour *S. maderensis*. Ces périodes de reproduction correspondent, pour *S. aurita* aux périodes de forts enrichissements des milieux. L'activité reproductrice est plus étalée pour *S. maderensis*. Afin de suivre de quelle

Sardinella aurita



Sardinella maderensis

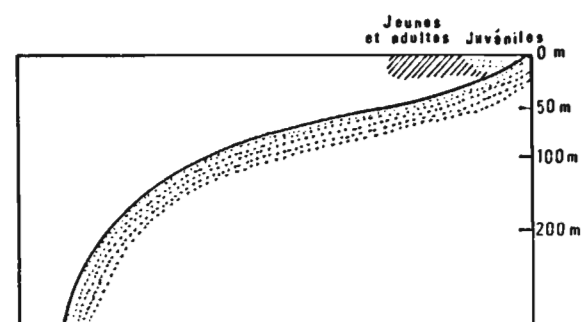


Figure 13. — Répartition bathymétrique de *Sardinella aurita* et de *Sardinella maderensis* dans la zone sénégal-mauritanienne (d'après Boely et al., 1978).

Bathymetric distribution of Sardinella aurita and Sardinella maderensis in the Senegalese and Mauritanian zone (after Boely et al., 1978).

façon est répartie l'énergie entre la croissance et la reproduction, les fluctuations mensuelles de l'IGS et de C (facteur de condition) ont été superposées sur la figure 14. Pour *S. maderensis*, les variations des deux indices sont synchrones, ce qui laisse supposer que cette espèce utilise les apports énergétiques simultanément dans la croissance et dans la reproduction. Pour *S. aurita*, il apparaît en Côte d'Ivoire-Ghana et au Congo un décalage d'environ 2 mois entre les valeurs maximales de l'IGS et de C. Cette espèce utiliserait donc l'énergie avant tout pour se reproduire.

Stratégie d'exploitation du milieu

Deux modes d'alimentation peuvent être dissociés pour des microphages (Blaxter et Hunter, 1982). Un premier par filtration grâce aux branchiospines, une autre par attaque et capture de la proie. Les branchiospines, situées sur les arcs branchiaux et disposées en dents de peigne assurent pour les deux espèces de

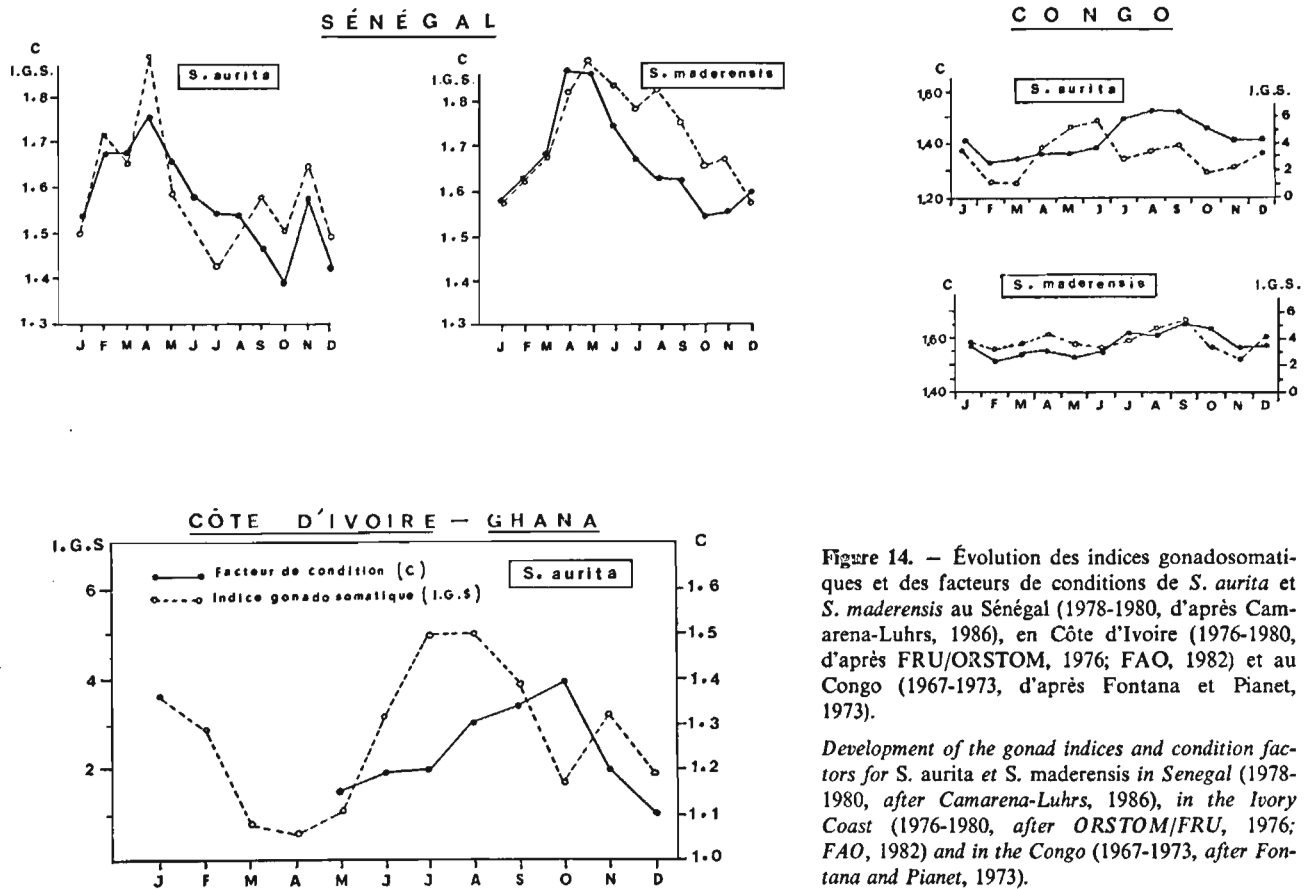


Figure 14. — Évolution des indices gonadosomatiques et des facteurs de conditions de *S. aurita* et *S. maderensis* au Sénégal (1978-1980, d'après Camarena-Luhrs, 1986), en Côte d'Ivoire (1976-1980, d'après FRU/ORSTOM, 1976; FAO, 1982) et au Congo (1967-1973, d'après Fontana et Pianet, 1973).

Development of the gonad indices and condition factors for *S. aurita* et *S. maderensis* in Senegal (1978-1980, after Camarena-Luhrs, 1986), in the Ivory Coast (1976-1980, after ORSTOM/FRU, 1976; FAO, 1982) and in the Congo (1967-1973, after Fontana and Pianet, 1973).

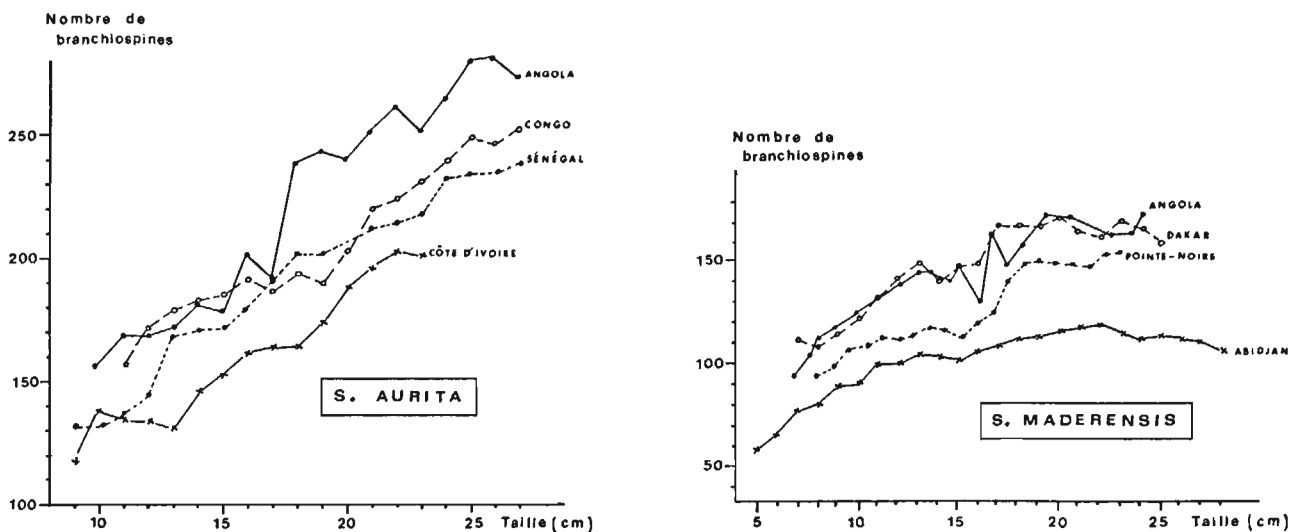


Figure 15. — Variation du nombre de branchiospines avec la taille en différents endroits pour *S. aurita* (d'après Ghéno et Fontana, 1981) et pour *S. maderensis* (d'après Boely et Champagnat, 1970).

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

sardinelles le principal mode d'alimentation. Leur rôle est double : d'une part filtrer l'eau respiratoire et d'autre part retenir les petites proies et autres particules alimentaires. On s'est en fait aperçu que le nombre de branchiospines, longtemps considéré comme un caractère spécifique, s'accroît d'une manière très nette avec la taille du poisson, notamment chez les clupéidés. La figure 15 présente les différences existant entre le nombre de branchiospines observés chez *S. aurita* et *S. maderensis* dans différents milieux.

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

- Le nombre de branchiospines s'accroît avec la taille du poisson. D'autre part, Dia (1972) a montré en Côte d'Ivoire que la distance entre deux branchiospines augmentait pour les deux espèces avec la taille du poisson (figure 16). Ainsi au fur et à mesure de leur croissance, la capacité de filtration s'accroît plus rapidement chez *S. aurita* que chez *S. maderensis*.

- A taille égale, le nombre de branchiospines est environ 1,5 fois plus élevé pour *S. aurita* que pour *S. maderensis*.

On est en droit de penser que ces différences morphologiques internes vont conditionner la capacité de filtration de chacune des espèces et par contre-coup influencer sur leur éthologie alimentaire. Nous utilisons le terme éthologie car nous l'avons vu le régime alimentaire des deux sardinelles sont très semblables bien que Nieland (1980) note pour *S. aurita* une possibilité d'alimentation à base de « détritus » telles que des particules de sables mélangées à des diatomées dont l'ingestion remplacerait le manque d'aliments en

période de faible abondance du plancton. Il ne saurait par conséquent être question d'une différence exclusivement liée à une électivité différente des proies mais aussi d'une différence liée à la capacité de filtration c'est-à-dire à l'intensité d'exploitation du milieu. Les petits pélagiques côtiers sont, comme le note Andreu (1969) capables d'adapter leur système de filtration aux exigences du milieu. A des milieux riches correspond un accroissement du nombre de branchiospines c'est-à-dire à un plus grand pouvoir d'exploitation du milieu. Si l'on poursuit ce raisonnement et son analogie entre les deux espèces qui présentent entre elles une différence significative de leur nombre de branchiospines, on peut avancer l'hypothèse selon laquelle *S. aurita* serait plus apte que *S. maderensis* à exploiter la variabilité de la production du milieu.

Stratégie de croissance

Les courbes de croissance de type von Bertalanffy ont pu être établies à partir de lecture d'écaillés ou d'otolithes ou par le suivi des classes modales dans les différentes zones. Elles sont présentées sur la figure 17. La croissance est plus rapide pour *S. aurita* que

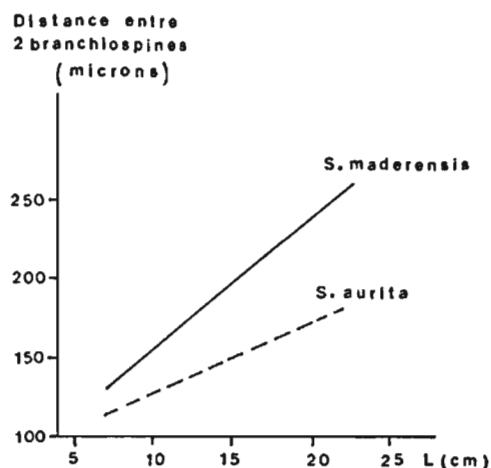


Figure 16. — Variation de la distance entre deux branchiospines en fonction de la taille (d'après Dia, 1972).

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

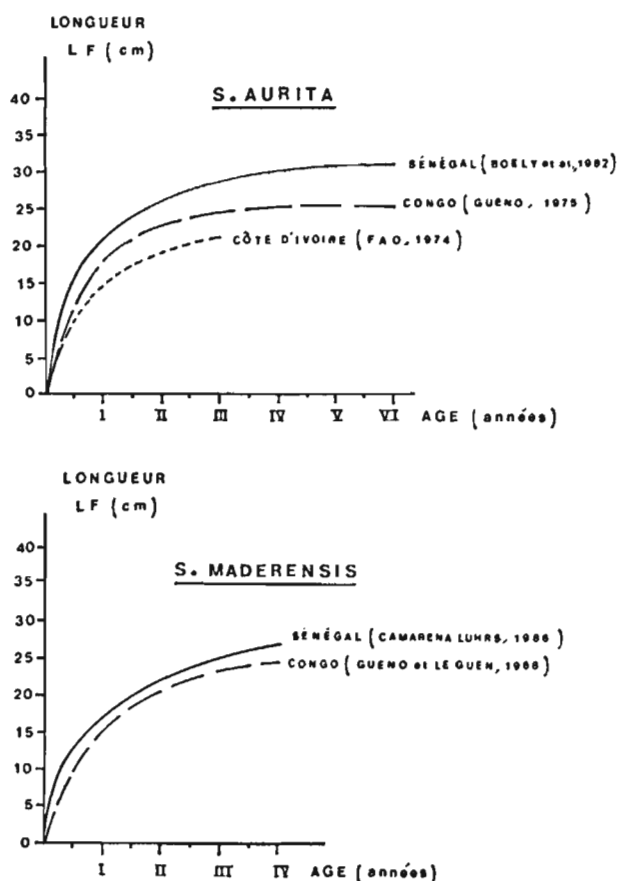


Figure 17. — Courbes de croissance de *S. aurita* et *S. maderensis* dans différentes zones.

Growth curves of *S. aurita* and *S. maderensis* in the different zones.

pour *S. maderensis* (elles atteignent en moyenne respectivement 18 et 16 cm au bout d'un an). Pour les deux espèces, on peut considérer qu'elle est pratiquement terminée au bout de 3 années. Les tailles maximales sont très voisines entre les deux espèces considérées dans un même milieu mais elles diffèrent pour chacune des sardinelles à l'intérieur d'une même zone. Ainsi les longueurs asymptotiques décroissent entre le Sénégal, le Congo et la Côte d'Ivoire. Il est intéressant de noter que ce classement correspond à celui déjà mentionné lors de l'étude du nombre de branchiospines. Nous avons souligné qu'il correspondait à des différences de richesse des milieux.

A des milieux riches correspond donc des vitesses de croissance et des tailles maximales plus grandes

pour chacune des deux espèces, mais *S. aurita* possède une croissance en longueur plus forte que *S. maderensis*.

Stratégie à « risque » de *S. aurita* et stratégie « prudente » de *S. maderensis*

L'emploi du terme stratégie souligne l'existence d'un choix, d'une relation décisive entre un profil démographique observé et son environnement (Barbault, 1976). Cette notion relève de l'écologie évolutive. Il ressort de la comparaison des stratégies démographiques des deux espèces que *S. maderensis* semble être moins affectée que *S. aurita* par l'environnement, elle a un cycle biologique plus stable et effectue des

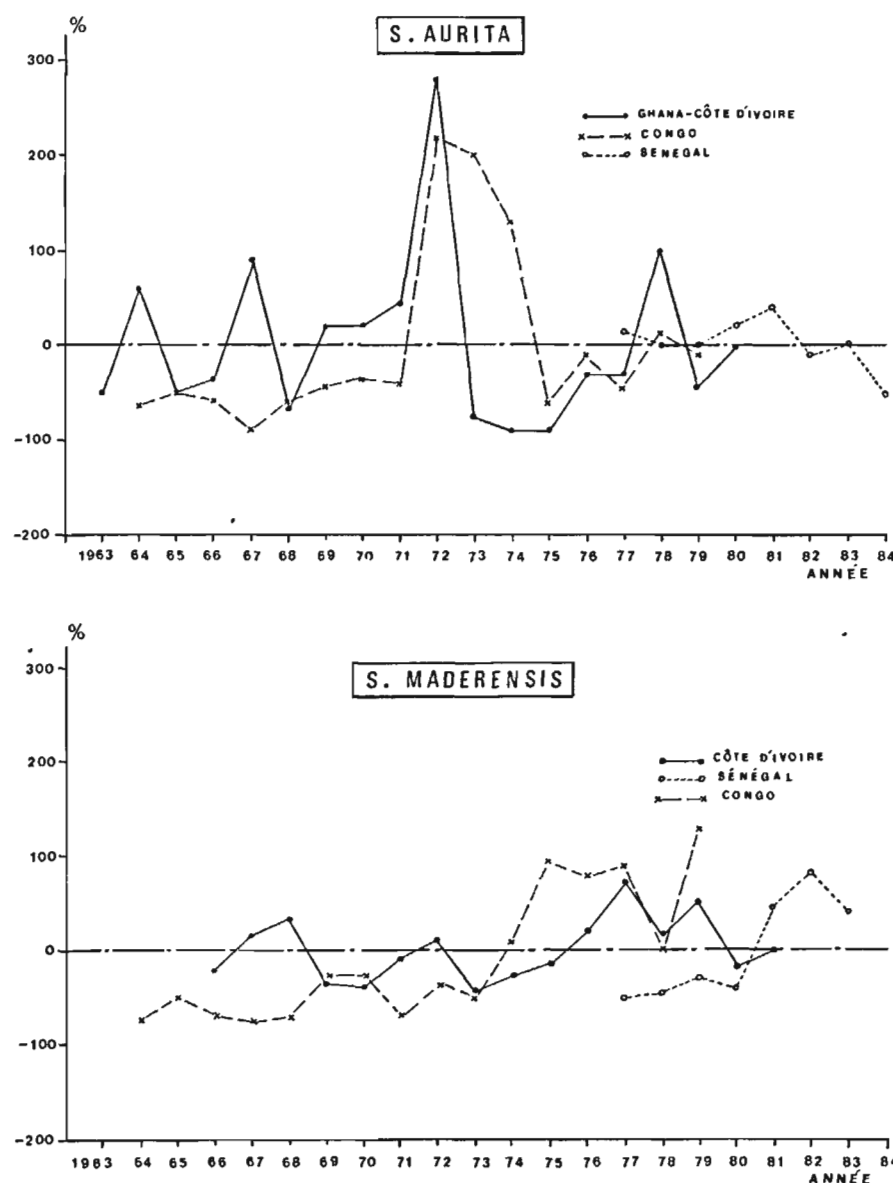


Figure 18. — Variations relatives des prises (écart en pour cent par rapport à la moyenne calculée sur toute la période) de *S. aurita* et de *S. maderensis*.

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

migrations de moins grande amplitude, en cela elle paraît posséder une stratégie plus tolérante face à la variabilité climatique. *S. aurita* présente une remarquable plasticité et adaptabilité biologique aux fluctuations du milieu dont elle tire meilleur parti. Ses migrations sont de grande amplitude, sa capacité de filtration du milieu est plus importante, sa croissance est plus rapide que *S. maderensis* et sa stratégie de reproduction apparaît comme étant beaucoup plus opportuniste.

S. aurita, de par sa stratégie démographique développée, prend plus de « risques » pour exploiter la variabilité du milieu que *S. maderensis*, espèce qui tolère mieux un environnement fluctuant et dont la stratégie apparaît comme plus « prudente ». Il en résulte pour *S. aurita* une variabilité plus grande des paramètres biologiques et démographiques affectés par les variations de l'environnement qui sont importants dans les zones d'upwelling de l'Ouest africain. Cette stratégie n'est pas sans risque : elle permet d'accroître rapidement la biomasse de l'espèce lorsque les conditions sont plus favorables mais en retour cette espèce connaîtra une diminution de son abondance importante pour des conditions climatiques devenues défavorables. Ainsi les captures réalisées dans les zones ouest-africaines sont particulièrement erratiques dans le cas de *S. aurita* (figure 18). On ne peut donc pas gérer les pêcheries de ces deux espèces de la même façon du fait de l'instabilité plus grande des stocks d'une des deux espèces (Binet, 1982; Fréon, 1986; Cury et Roy, 1987).

DISCUSSION

Pour des espèces jumelles ou proches, nombreux sont les facteurs biologiques et écologiques communs qui laissent supposer une compétition inter-spécifique sévère. Certains mécanismes parfois subtils et intermittents permettent un évitement direct de la compétition rendant la coexistence de ces espèces possible. Les espèces ne sont pas des pièces interchangeables et comme le souligne sous forme de boutade Birch et Ehrlich (1967) : « des espèces différentes sont différentes ». Dans le domaine des pêches, rares sont les exemples de remplacement d'un stock par un autre mettant en jeu le déclin d'un stock consécutif à l'accroissement d'un autre (Daan, 1980; Blaxter et Hunter, 1982; Sissenwine *et al.*, 1982; Lasker et MacCall, 1983; Lasker, 1985). Pour les deux espèces de sardinelles de l'Ouest-africain les prises réalisées dans chacune des zones ne font pas apparaître non plus de tels remplacements (fig. 19). La compétition est un trait écologique de première importance dont la diversité d'expression rend la caractérisation difficile (Schöner, 1982). On peut s'interroger, comme le soulignent Sugihara *et al.* (1984), si l'absence de mise en évidence de telles interactions entre les systèmes pélagiques est seulement le fait d'une approche monospécifique qui

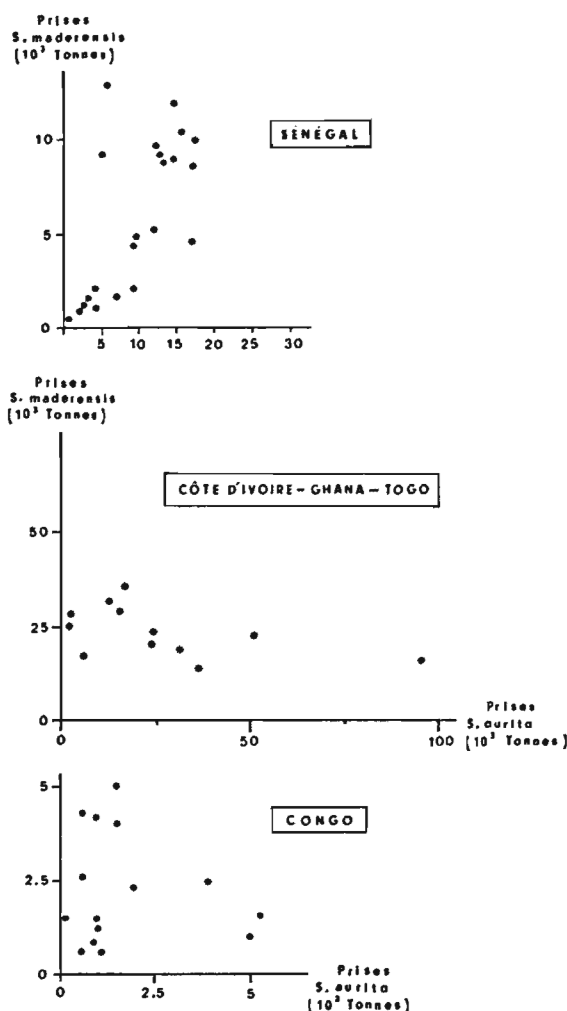


Figure 19. — Captures annuelles (en tonnes) de *S. maderensis* et de *S. aurita* au Sénégal, en Côte d'Ivoire-Ghana et au Congo.

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

a longtemps été retenue pour étudier de tels écosystèmes. En effet, les difficultés qu'il y a à mettre en évidence des processus de remplacement sont peut-être aussi le fait que, dans la nature, les compétitions directes sont le plus possible évitées (Colinvaux, 1982) et que la coexistence d'espèces proches est favorisée par l'hétérogénéité du milieu et des ressources. Mayr (1974) attribue la rareté des manifestations visibles de la compétition non pas à l'insignifiance de ce principe mais « au contraire du grand avantage qu'attache la sélection naturelle au développement d'habitudes ou de préférences qui réduisent la sévérité de cette compétition ».

L'exemple des stocks de sardinelles ouest-africaines nous paraît, à ce propos, riche d'enseignements. Nous sommes en présence de deux espèces qui sont apparemment engagées dans une compétition directe puisque morphologiquement semblables, situées dans

la même zone géographique et ayant des régimes alimentaires identiques. Dans les faits *S. aurita* et *S. maderensis* réagissent de la même façon aux variations hydroclimatiques et à l'enrichissement du milieu mais à des degrés divers. Bien qu'exploitant des ressources identiques, elles possèdent cependant des stratégies d'occupation et d'exploitation du milieu et de reproduction différentes qui leur permettent de coexister. Le chevauchement des populations réunies au cours des périodes d'upwelling ne correspond pas forcément à un accroissement de la compétition car il a lieu durant les périodes de très forts enrichissements. La ségrégation spatiale de certains individus durant les périodes de faibles enrichissements limite la compétition directe. Cet exemple montre que la compétition entre ces deux espèces existe, mais nombreux sont les mécanismes qui la réduisent.

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

des populations en introduisant un degré de compréhension supplémentaire : la raison d'être, la nature des solutions de survie adoptées par les espèces et leur relation avec le milieu.

L'approche que nous avons faite a privilégié une optique évolutionniste, s'opposant en cela à une approche classique en dynamique des populations où la plasticité de l'espèce et sa survie sont, la plupart du temps, réductibles aux phénomènes de compensation et à l'existence de feed-back dynamiques intrapopulationnels (Barbault, 1984; Blondel, 1986). Il ne faut cependant pas oublier comme le souligne Mayr (1974) qu'il est tentant et parfois non valable de dire que toutes les différences découvertes entre deux espèces vivant dans le même milieu sont le fait de leur coexistence. Ces restrictions, qu'il faudrait prendre en compte lors de toute analyse de ce type sont extrêmement importantes mais restent la plupart du temps d'usage, faute de réfutations. Il subsiste donc une limitation certaine aux interprétations des observations que nous avons données. Comme nous l'avons vu, l'analyse de la compétition ou celle des stratégies démographiques des espèces apporte une aide à la compréhension de la dynamique des populations, mais elle peut déboucher comme toute science interprétative sur une mythification des observations et une appropriation interprétative des faits comme le souligne Jacob (1981).

RÉFÉRENCES

- Andreu B., 1969. Las branchispinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb). *Inv. Pesq.* 33, 425-607.
- Ayala J. F., 1969. Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 224, 1076-1079.
- Barbault R., 1976. La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, 7, 373-390.
- , 1981. Écologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200 p.
- , 1984. Le concept de stratégie démographique, point de rencontre privilégié entre écologistes et généticiens de populations? *Acta Oecol. Oecol. Gener.*, 5, 243-259.
- , 1985. Partage des ressources et organisation des peuplements. *Bull. Ecol.*, 16, 63-68.
- Barbault R., P. Blandin, 1980. La notion de stratégie adaptative : sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. In : R. Barbault, P. Blandin, J. A. Meyer Ed. Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives, Maloine, Paris, 1-27.
- Ben Tuvia A., 1960. Synopsis in the systematics and biology of *Sardinella maderensis* (Lowe). Proc. world sci. meeting on biology of sardines and related species. *Synop.* 19, 497-519.
- Binet D., 1982. Influence des variations climatiques sur la pêche des *S. aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche. *Oceanol. Acta*, 5, 443-452.
- , 1983. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, 331-335.
- Birch L. C., Ehrlich, 1967. Evolutionary history and population biology. *Nature*, 214, 349-352.
- Blache J., J. Cadenat, A. Stauch, 1970. Clé de détermination des poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental. Faune tropicale ORSTOM, vol. 18, 479 p.
- Blaxter J. H. S., J. R. Hunter, 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.*, Academic Press, London and New York, vol. 20, 1-223.
- Blondel J., 1986. Biogéographie évolutive. Coll. écologie, vol. 20, Masson, Paris, 221 p.
- Boely T., 1979. Biologie de deux espèces de sardinelles (*S. aurita* Valenciennes 1847 et *S. maderensis* Lowe 1841) des côtes sénégalaises. Thèse dr. État, Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, 219 p.
- , 1982. Les ressources en poissons pélagiques des côtes ouest-africaines entre la Mauritanie et le fleuve Congo. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 423-431.
- Boely T., J. Chabanne, P. Fréon, 1978. Schémas migratoires, aires de concentrations et périodes de reproduction des principales espèces de poissons pélagiques côtiers dans la zone sénégal-mauritanienne. *COPACE/PACE*, 78, (10), 63-70.
- Boely T., C. Champagnat, 1970. Observations préliminaires sur *S. aurita* des côtes sénégalaises. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 159, 176-181.
- 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, 186 p.
- Boely T., J. Chabanne, P. Fréon, B. Stequert, 1982 a. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 350-355.
- Boely T., P. Fréon, B. Stequert, 1982 b. La croissance de *sardinella aurita* (Val. 1847) au Sénégal. *Océanogr. trop.* 17, 103-119.
- Camarena Luhrs T., 1986. Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal : biologie et évaluation des ressources. Thèse dr. 3^e cycle, Univ. Bretagne Occid., Brest, 188 p.
- Colinvaux P., 1982. Les manèges de la vie : cycles et ruses de la nature. Seuil, Paris, 251 p.
- Connell J. H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131-138.
- Cury Ph., Cl. Roy, 1987. Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte d'Ivoire : une approche globale. *Oceanol. Acta*, 10, 347-357.
- Daan N., 1980. A review of replacement of depleted stocks by other species and the mechanisms underlying such replacement. In : A. Saville éd., The assessment and management of pelagic fish stocks. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 177, 405-421.
- Darwin C. 1859. The origin of species.
- Dia A. E. K., 1972. Étude de la nutrition de certains clupéides de Côte d'Ivoire. *Rapp. sci. UNDP/SP/288/IV C6*, Abidjan, RS/11/72.
- FAO, 1974. Rapport terminal du projet FI: DP/IVC/66/506 : Étude et mise en valeur des ressources en poissons pélagiques côtiers. Conclusions et recommandations. FAO, Rome, 72 p.
- FAO, 1982. Report of the *ad hoc* working group on *Sardinella* off the coast of Ivory Coast-Ghana-Togo, CECAF/TECII/82/40 (En), 72 p.
- Fishelson L., 1980. Partitioning and sharing of space and food resources by fishes. In : Bardach, Magnuson, May and Reinhart éd., Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. Int. Cent. Living Aquat. Resour. Manage., Manila, Philippines (ICLARM) Conf. proc. 5, 415-445.
- Fontana A., R. Pianet, 1973. Biologie des sardinelles, *Sardinella eba* (Val.) et *Sardinella aurita* (Val.) des côtes du Congo et du Gabon. Doc. Cent. ORSTOM Pointe-Noire, 31, 40 p.
- Fréon P., 1986. Réponses et adaptation des stocks de clupéides d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Thèse dr. Etat, Univ. Aix-Marseille-II, 241 p.
- Gause G. F., 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.
- , 1935. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Actual. Sci. Industr.*, 277.
- Gheno Y., 1975. Nouvelle étude sur la détermination de l'âge et de la croissance de *Sardinella aurita* (Val.) dans la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 13, 251-262.
- Gheno Y., A. Fontana, 1981. Les stocks de petits pélagiques côtiers les sardinelles. In : Milieu marin et ressources halieutiques de la république populaire du Congo, A. Fontana éd., Trav. Doc. ORSTOM, Paris. 138, 213-257.
- Gheno Y., F. de Campos Rosado, 1972. Distribution de fréquences de longueur des sardinelles *Sardinella aurita* (Val.) et *Sardinella eba* (Val.) débarquées à Pointe-Noire et à St. Paul de Loanda (juin 1969-octobre 1970). Doc. Cent. Pointe-Noire ORSTOM, 26, 14p.
- Gheno Y., J. C. Le Guen, 1968. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) de la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 6, 69-82.
- Hardin G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1291-1297.
- Herbland A., R. Le Borgne, A. Le Bouteiller, B. Voituriez, 1983. Structure hydrologique et production primaire dans l'Atlantique tropical oriental. *Océanogr. trop.*, 18, 249-293.
- Jacob F., 1981. Le jeu des possibles. Fayard, Paris.
- Kawasaki T., 1983. Why do some pelagic fishes have wide fluctuations in their numbers? Biological basis of fluctuation from the viewpoint of evolutionary ecology. In : G. D. Sharp, J. Csirke éd., Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, FAO, FIRM/R 291, 3, 1065-1080.
- Lasker R., 1985. What limits clupeoid production? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 4, 31-38.
- Lasker R., A. MacCall, 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California. In : Proceedings of the Joint Oceanographic Assembly 1982; Gen. Symp. Can. Natl. Comm. Sci. Comm. on Oceanic Research, Ottawa, Ont., 110-117.
- MacArthur R. H., 1972. Geographical ecology: patterns in the distribution of species, Harper and Row, New York.
- Mayr E., 1974. Populations, espèces et évolution, Hermann, éd. fr., 496 p.
- 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 dr. 3^e cycle, Univ. Bretagne Occid. Brest, 141 p.
- Mendelssohn R., P. Cury. Temporal and spatial dynamics of a coastal pelagic species *S. maderensis*, off the Ivory Coast. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* (in press).
- Nieland H., 1980. Die nahrung von Sardinien, Sardinellen, und mainfischen vor der westküste Afrikas. Ber. Inst. Meeres Christian-Albrechts-Univ., Kiel, 75, 137 p.
- , 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast Senegal. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 180, 369-373.
- ORSTOM/FRU, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. Fish. Res. Unit Tema, Cent. Rech. océanogr., Abidjan, Orstom, 62 p.
- Schoener T. W., 1982, The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.*, 70, 586-595.
- Sharp G. D., J. Csirke, 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. FAO Fish. Rep., 291, 3, 779-1066.

- Sissenwine M. P., B. E. Brown, J. E. Palmer, R. J. Essig, W. Smith, 1982. Empirical examination of population interactions for the fishery resources off the northeastern USA. In : M. C. Mercer Ed., Multispecies approaches to fisheries management advice. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 59, 82-94.
- Stebbins L., F. Ayala, 1985. L'évolution du darwinisme. *Pour la Science*, sept. 1985, 45-58.
- Sugihara G., S. Garcia, J. A. Gulland, J. H. Lawton, H. Maske, R. T. Paine, T. Platt, E. Rachor, B. J. Rothschild, E. A. Ursin, B. F. K. Zeitzschel, 1984. Ecosystems dynamics. Group report. In : Exploitation of Marine Communities, R. M. May Ed., Dahlem Konferenzen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 131-153.
- Vandermeer J. H., 1975. Interspecific competition: a new approach to the classical theory. *Science*, 188, 253-255.
- Wiens J. A., 1977. On competition and variable environments. *Am. Sci.*, 65, 590-597.
- Wooster W., A. Bakun, D. R. McLain, 1976. The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the North Atlantic. *J. Mar. Res.*, 34, 131-141.