

Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest

Claude Roy⁽¹⁾, Philippe Cury⁽¹⁾,
André Fontana⁽¹⁾ et Henri Belvèze⁽²⁾

⁽¹⁾ Chercheur ORSTOM en service au CRODT/ISRA, BP 2241, Dakar, Sénégal.

⁽²⁾ Bureau des produits de la pêche, 175, rue de Chevaleret, 75646 Paris Cedex 13, France.

Reçu le 8 juin 1988, accepté le 30 janvier 1989.

Spatio-temporal reproductive strategies of the clupeoids in West African upwelling areas.

Roy C., P. Cury, A. Fontana, H. Belvèze. *Aquat. Living Resour.*, 1989, 2, 21-29.

Abstract

Clupeoid stocks located along the West African coasts live and reproduce in seasonal or permanent upwelling zones. Biological productivity is very different from one area to another and from one season to another. The main nurseries are distributed discontinuously along the coasts and are not always located in the most productive regions. The most intense reproductive activity is found where the morphology of the coast and of the continental margin minimize offshore transport. In Ivory Coast-Ghana and Congo, reproductive activity is at a maximum during the upwelling season. In upwellings located along the Western boundary of the African continent reproduction is not always synchronous with the upwelling, reproductive activity is maximal before and/or after the upwelling season. Seasons with high zooplankton abundance are not always the upwelling seasons. Therefore to offer the maximum food availability for larvae and adult, reproductive season will not always match the upwelling season. A theoretical scheme is proposed to explain the observed spatial and temporal reproductive strategies in terms of two limiting factors: planktonic production and environmental stability. Upwelling intensity is highly variable from one year to another. Off Senegal, the timing of the reproductive season is modified with the upwelling intensity. Many local patterns are not consistent with the theoretical scheme. They are seen as potential response to the unpredictability of the environment and, from an evolutionary point of view, illustrate the adaptability of reproductive strategies.

Keywords : West-Africa, upwelling, clupeoids, reproduction, strategy.

Résumé

Les stocks de clupéidés situés le long des côtes ouest-africaines vivent et se reproduisent dans des zones d'upwelling saisonnier ou permanent. Ce sont des milieux fluctuants où la productivité est très variable d'une zone et d'une saison à l'autre. Les principales nurseries sont distribuées de façon discontinue le long des côtes ouest-africaines et ne sont pas toujours situées dans les zones les plus productives. Les reproductions les plus intenses sont localisées là où le plateau continental s'élargit et où la côte s'incurve par rapport à la direction prépondérante des vents. Ces particularités topographiques, communes aux zones de reproduction, minimisent localement la dérive vers le large de la couche d'eau superficielle. En Côte-d'Ivoire et au Congo, l'activité reproductrice est maximale durant la saison d'upwelling. Le long de la façade atlantique, la reproduction est parfois décalée par rapport à l'upwelling, elle est maximale avant et/ou après la saison d'upwelling. Les périodes d'abondance du zooplancton n'étant pas toujours en phase avec l'upwelling, les saisons de reproduction semblent être décalées par rapport à l'upwelling afin d'offrir des conditions optimales pour le développement des larves. Un schéma théorique est proposé pour illustrer les stratégies spatio-temporelles de la reproduction suivant l'intensité de l'upwelling, en considérant deux facteurs limitants: la production planctonique et la stabilité du milieu. L'intensité des upwellings est variable d'une année à l'autre. Au Sénégal les stratégies de reproduction répondent à cette variabilité en modifiant le calendrier de la reproduction

suivant l'intensité de l'upwelling. De nombreux faits ne valident pas le schéma théorique proposé. Ces écarts au modèle peuvent être perçus comme des facteurs de régulation potentiels face au caractère non prévisible de l'environnement. Dans une perspective évolutionniste, ces exemples illustrent l'adaptabilité des stratégies de reproduction.

Mots-clés : Afrique de l'Ouest, upwelling, clupéidés, reproduction, stratégie.

INTRODUCTION

Il est communément admis que les animaux possèdent une stratégie de reproduction optimale permettant de maximiser la survie de leur progéniture (Taylor et Taylor, 1979; Potts et Wootton, 1984). Chez de nombreuses espèces et en particulier pour les espèces pélagiques côtières, le stade larvaire est particulièrement sensible aux fluctuations du milieu (Cushing, 1982; Lasker, 1985). La survie des larves lors de cette phase critique détermine l'importance des classes d'âge (Hjort, 1913). Les stratégies spatio-temporelles de la reproduction des poissons pélagiques, comme celles d'autres espèces côtières, peuvent résulter d'une adaptation à certains facteurs environnementaux permettant d'optimiser la survie larvaire (Garcia, 1977; Fréon, 1988). L'étude comparative, dans différents milieux, de la dynamique spatio-temporelle de la reproduction d'espèces voisines permet d'identifier le rôle joué par certaines variables climatiques clé. Utilisant ce type d'approche, Parrish et al. (1983) ont montré que la turbulence et le transport d'Ekman étaient des paramètres importants pour la reproduction des clupéidés et engraulidés des zones d'upwelling.

En Afrique de l'Ouest se développent des upwellings saisonniers ou permanents (Berrit, 1958; Wooster et al., 1976) qui modifient profondément les conditions trophiques des écosystèmes côtiers (Des sier, 1981; Minas et al., 1982; Binet, 1983). A l'échelle saisonnière, se succèdent des périodes de forts enrichissements caractérisées par une production intense des différents niveaux de la chaîne trophique et des périodes où la production est fortement ralentie. Du Maroc au Sénégal le moteur des upwellings est le vent (Wooster et al., 1976); cependant, une variabilité importante de l'intensité des résurgences existe d'une région à l'autre. Devant les côtes ivoiro-ghanéennes et les côtes congo-angolaises, des ondes internes générées dans la partie ouest de l'Atlantique tropical sont en partie responsables du refroidissement observé à la côte (O'Brien et al., 1978; Servain et al., 1982).

De nombreux travaux biologiques ont été menés au Maroc, au Sénégal, en Côte-d'Ivoire - Ghana et au Congo. Ils ont permis pour les différentes espèces de clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) qui colonisent les zones d'upwelling, de localiser les nurseries et le calendrier de la reproduction. Il apparaît que les schémas de reproduction diffèrent d'une zone à l'autre. L'étude

du milieu physique montre également l'hétérogénéité des zones d'upwelling de l'Ouest africain. Nous examinerons s'il est possible d'interpréter ces schémas de reproduction par la nature des différents écosystèmes côtiers de l'Atlantique tropical.

Localisation des zones de reproduction

Les faits

Les zones de reproduction des clupéidés (*Sardina pilchardus*, *Sardinella aurita* et *maderensis*) sont assez bien identifiées le long des côtes ouest-africaines (fig. 1). Elles ne sont pas uniformément réparties à

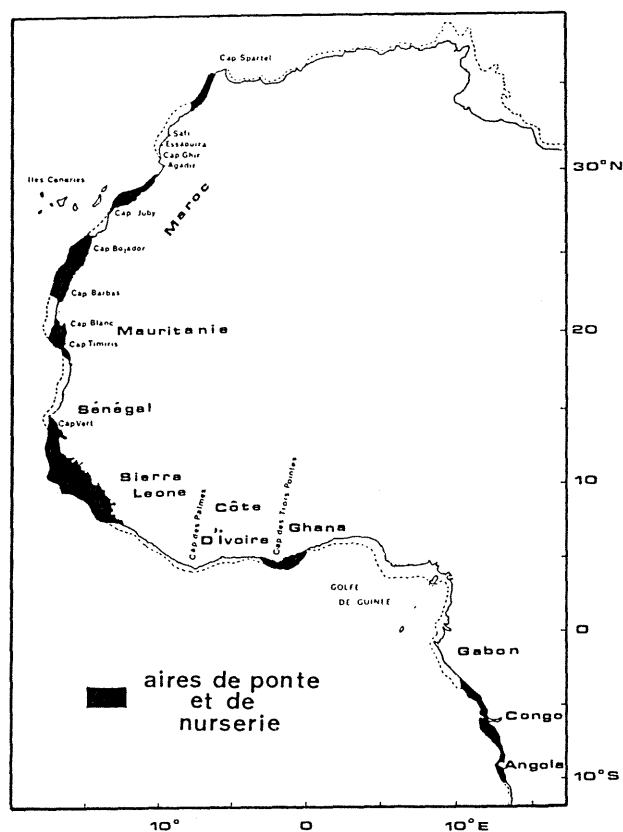


Figure 1. — Répartition des principales aires de ponte et de nurserie des sardines (*Sardina pilchardus*) et sardinellas (*Sardinella aurita* et *maderensis*) le long des côtes ouest-africaines.

*Spatial distribution of the main spawning and nursery areas of sardines (*Sardina pilchardus*) and sardinellas (*Sardinella aurita* and *maderensis*) off the West African coasts.*

l'intérieur des zones d'upwelling qui sont colonisées par ces espèces (Boëly et Fréon, 1979). Devant la côte marocaine, trois zones de reproduction ont été localisées, elles se situent entre Larache et Casablanca (36 à 32°N), entre le cap Ghir et El Ayoun (30 à 27°N) (Belvèze, 1984) et entre le cap Bojador et le cap Barbas (26 à 22°N) (Conand, 1975; Domanevsky et Barkova, 1976). Dans la zone sénégal-mauritanienne, les reproductions massives se situent sur le banc d'Arguin au sud du cap Blanc (18°30'N à 21°N) et du sud de la péninsule du cap Vert jusqu'au littoral de la Sierra Leone (8°N à 14°30'N) (Conand, 1977; Boëly *et al.*, 1982). En Côte-d'Ivoire et au Ghana il semble que la reproduction de *S. maderensis* et *S. aurita* soit mieux répartie spatialement bien que dans certaines zones on observe de plus fortes concentrations de larves. Ainsi dans la zone ivoiro-ghanéenne les principales aires de ponte de *S. aurita* sont situées entre 0 et 2°W à l'est du cap des Trois-Pointes (ORS-TOM/FRU, 1976), dans une zone où le plateau continental s'élargit. Au Congo et en Angola les informations disponibles ne permettent pas de localiser de façon précise les zones de ponte.

La côte située au nord de la presqu'île du cap Vert est une zone d'upwelling mais n'est pas une nurserie. De même, la région située entre le cap Barbas et le cap Blanc où l'upwelling est permanent, n'est pas une zone de reproduction. Il arrive également que les adultes abandonnent au moment de la ponte des zones apparemment favorables pour se reproduire dans d'autres zones. Au Maroc, les adultes quittent les principales zones de pêche situées au cœur de l'upwelling (Safi, Essaouira et Agadir) pour se reproduire plus au sud (Belvèze, 1984).

Interprétation

La répartition des aires de reproduction semble indiquer que les aspects trophiques ne sauraient être les seuls paramètres permettant d'expliquer leur localisation. Les zones de reproduction ne correspondent pas toujours aux milieux les plus productifs. Quelles peuvent être les raisons de la distribution discontinue des zones de reproduction, ces zones ont-elles une spécificité et présentent-elles un avantage pour la reproduction par rapport à d'autres ?

Une caractéristique topographique commune aux aires de reproduction en Afrique de l'Ouest semble pouvoir être identifiée (*fig. 1*): à l'exception de la zone située entre le cap Spartel et Safi et de la zone congo-angolaise, les nurseries sont situées là où le plateau continental s'élargit. Se reproduire sur un plateau continental large peut procurer les avantages suivants.

- Sur un plateau large et peu profond, les mouvements verticaux les plus intenses se font au niveau de la rupture de pente du talus et non pas à la côte (Jacques et Tréguer, 1986). Sur le plateau peut se former une cellule de circulation, indépendante de celle observée au-delà du talus et qui limite les pertes par advection vers le large. Cette cellule est séparée

de celle observée au large par une zone frontale (Brink, 1983) qui évite la dérive des larves vers le large. Les larves disposent ainsi de plus de temps pour effectuer leur développement (Binet, 1988).

- Sur un plateau large et en présence d'un contre-courant sub-superficiel, le transfert de la production vers l'échelon secondaire se fera plus rapidement et à moindre distance de la côte permettant ainsi de maintenir une biomasse importante dans la zone littorale. Ces structures sont favorables à l'alimentation des larves (Binet, 1988).

- Un plateau continental large peut limiter l'action des grands prédateurs océaniques, notamment dans les zones peu profondes près de la bordure littorale. Devant les côtes sénégalaises, les concentrations de thonidés se situent toujours au niveau des accores du plateau, à environ 20 milles du littoral sur la côte sud où le plateau est large et à proximité immédiate de la côte au nord de la presqu'île du Cap-Vert où le

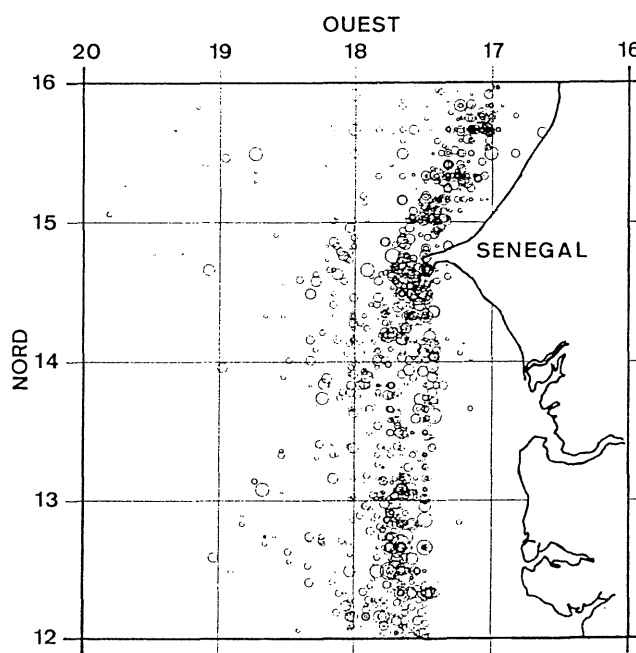


Figure 2. — Localisation des prises de thonidés des thoniers-canneurs le long de la côte sénégalaise (A. Fonteneau, comm. pers.).

Spatial distribution of the bait-boat tuna catches off the Senegalese coast (A. Fonteneau, pers. comm.)

plateau est très étroit (*fig. 2*). Un plateau continental large peut, vraisemblablement, créer une situation où la probabilité de rencontre avec un prédateur est moindre.

Dans les écosystèmes où les upwellings sont générés par le vent (upwelling au sens d'Ekman), la présence d'une baie ou un changement d'orientation de la côte peuvent créer localement des discontinuités et atténuer le transport vers le large. Entre 20 et 25° Nord, l'upwelling est permanent mais présente des

disparités locales. Dans cette zone la nurserie s'est établie entre le cap Bojador et le cap Barbas où l'intensité de l'upwelling présente un minimum local du fait de l'orientation de la côte. La nurserie du banc d'Arguin, située au sud du cap Blanc, est également une zone où la dérive des eaux superficielles est atténuée par un plateau continental large et par la présence d'une baie peu profonde protégée des vents dominants. Ces particularités topographiques créent des situations favorables à la reproduction, les larves ne sont pas dispersées en dehors des zones côtières et elles disposent de plus de temps pour effectuer leur développement (FAO, 1985; Binet 1988).

La zone de reproduction située au nord du cap Juby, celle située entre le cap Bojador et le cap Barbas, le banc d'Arguin en Mauritanie, la Petite Côte du Sénégal et le cap des Trois-Pointes sont autant d'exemples où les particularités topographiques (largeur et orientation du plateau continental) semblent jouer un rôle important pour la localisation des nurseries. Ces aspects ne sont sans doute pas les seuls facteurs déterminant la localisation des zones de reproduction, un milieu favorable doit limiter les pertes par advection mais également satisfaire les besoins énergétiques des larves. Dans les upwellings, les poussées zooplanctoniques se font sur le panache des eaux résurgentes (Grall *et al.*, 1974). Dans un upwelling fort, les plus fortes biomasses de zooplancton peuvent être repoussées au large (Vives, 1974; Hargreaves, 1978). Cette dispersion vers le large de la nourriture est également un des facteurs pouvant expliquer l'absence de nurseries dans les zones d'upwelling intense.

Ces résultats sont en accord avec les observations de Parrish *et al.* (1983) sur les zones de reproduction des clupéidés et des engraulidés dans les principaux upwellings mondiaux.

Dynamique temporelle de la reproduction

Les faits

Les espèces pélagiques de l'Ouest africain se reproduisent toute l'année avec cependant des pontes saisonnières intenses (fig. 3). Entre le cap Spartel et le cap Juby, la saison de ponte de *Sardina pilchardus* a lieu principalement en hiver et secondairement au printemps (Furnestin et Furnestin, 1959; Belvèze et Erzini, 1983). Au large du Sahara, entre le cap Bojador et le cap Barbas, la ponte principale se situe d'octobre à décembre, une ponte secondaire a lieu en avril-mai (FAO, 1985). Dans la zone sénégalomauritanienne, la reproduction des deux espèces de sardinelles (*S. aurita* et *S. maderensis*) est assez étalée sur un cycle annuel (Boëly *et al.*, 1982). Au sud du Cap-Vert, les observations menées au cours des années 1970 ont permis d'identifier deux périodes d'intense reproduction. La ponte principale a lieu de février à juin (avec un maximum en mai-juin) et une seconde ponte est observée de septembre à novembre (Fréon, 1988). A partir du mois de juin, les adultes

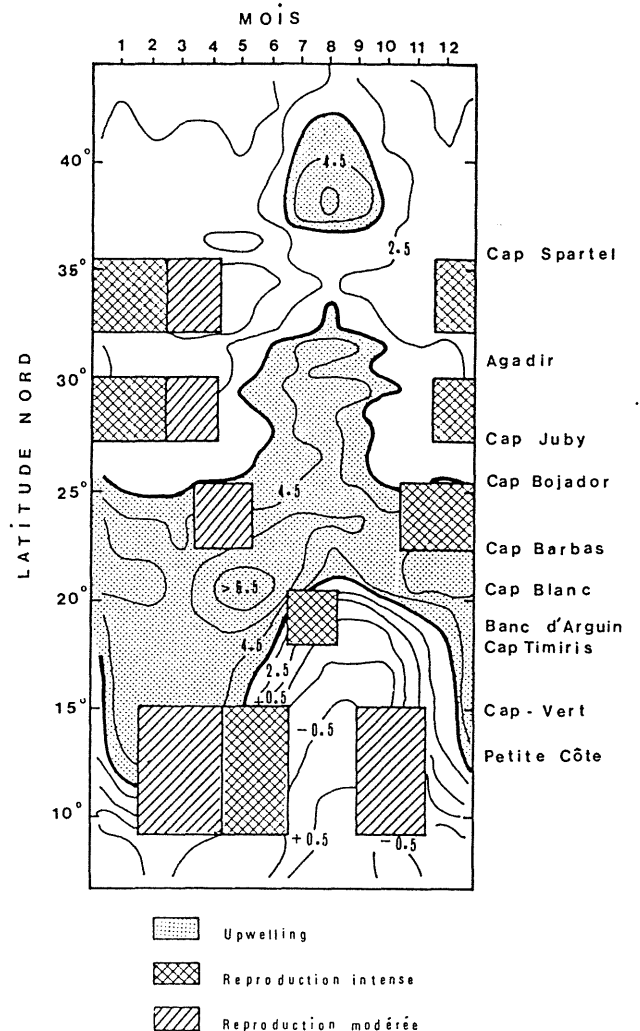


Figure 3. — Évolution spatio-temporelle des upwellings représentée par les différences de température entre la côte et le large (d'après Wooster *et al.*, 1976) et des principales aires et périodes de reproduction des sardines et sardinelles dans l'Atlantique Est, entre 5° et 45°N.

Spatio-temporal development of upwelling estimated from offshore and alongshore temperature differences (from Wooster *et al.*, 1976) and main reproductive areas and seasons of sardines and sardinellas in the Eastern tropical Atlantic, from 5° to 45°N.

quittent la zone sénégalaise et migrent vers le Nord jusqu'au banc d'Arguin où une ponte est observée en juillet-août (Boëly *et al.*, 1982). Dans la zone ivoiroghanéenne (fig. 4), la reproduction de *Sardinella aurita* est maximale au cours des deux saisons d'upwelling en janvier-février et en juillet-août (ORSTOM/FRU, 1976). La ponte de *Sardinella maderensis* est plus étalée au cours de l'année. Dans la zone congo-angolaise, le schéma de la reproduction de ces deux espèces est identique à celui de la Côte-d'Ivoire et du Ghana: la reproduction de *Sardinella aurita* est maximale en mai-juin et celle de *Sardinella maderensis* est étalée au cours de l'année avec cependant une

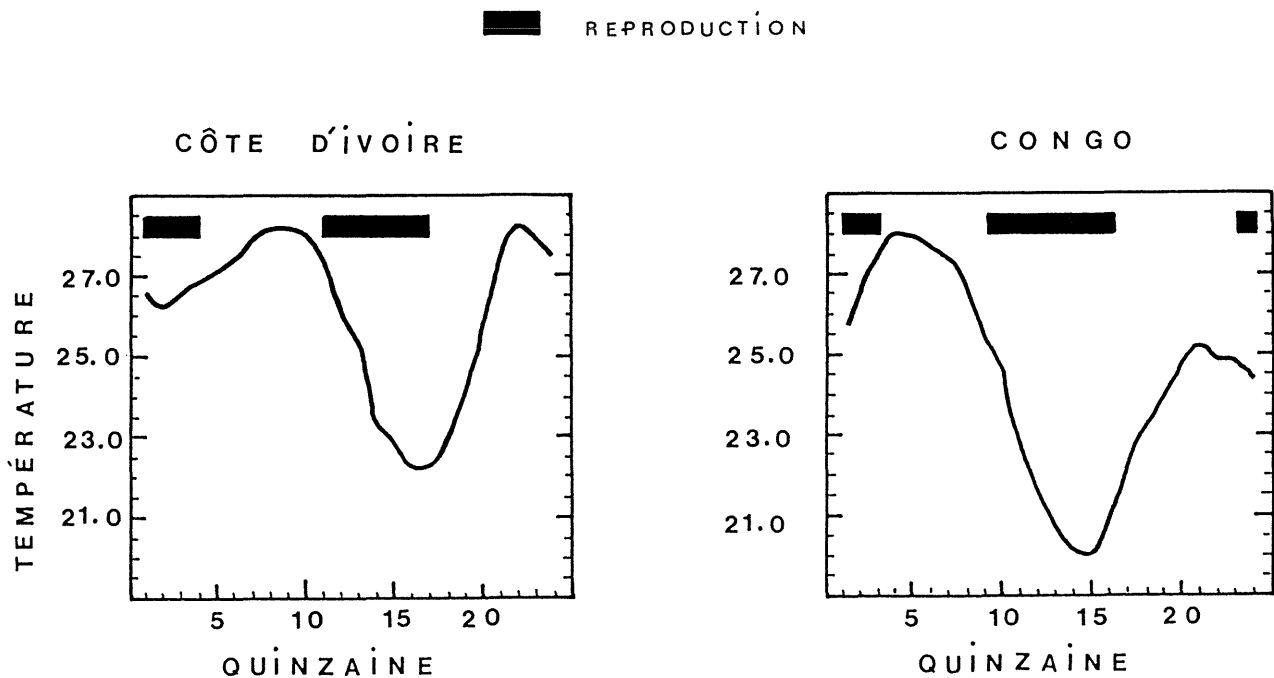


Figure 4. — Cycle moyen annuel de la température de surface aux stations côtières de Côte-d'Ivoire (Abidjan) et du Congo (Pointe-Noire) et périodes d'intense reproduction des sardinelles.

Mean annual cycle of alongshore sea surface temperature off Ivory Coast (Abidjan) and Congo (Pointe-Noire) and main reproductive seasons of sardinellas.

intensification au cours des deux saisons d'upwelling (fig. 4) (Ghéno et Fontana, 1981).

Une différence apparaît entre les stratégies adoptées face à la dynamique des upwellings dans les zones situées sur la façade ouest du continent africain et celles du golfe de Guinée. Dans le premier cas, du Maroc au Sénégal, la période de reproduction la plus intense ne se produit pas pendant la phase d'activité de l'upwelling: au nord du Maroc, la reproduction a lieu en hiver et au début du printemps, devant la côte du Sahara elle a lieu d'octobre à décembre et dans la zone sénégal-mauritanienne, elle semble continue du printemps à l'été mais se déplace du Sud vers le Nord en suivant la phase de décroissance de l'upwelling (Fréon, 1988). Par contre, dans le golfe de Guinée, les périodes d'intense reproduction coïncident avec les saisons d'upwelling.

Interprétation

Ces différences observées dans le calendrier de la reproduction de mêmes espèces peuvent paraître surprenantes. Dans le golfe de Guinée, la ponte des sardinelles coïncide avec la période durant laquelle l'intensité de l'upwelling est maximale. Par contre les clupéidés de la façade ouest du continent africain se reproduisent quand l'intensité de la résurgence est minimale (Maroc) ou dans sa phase décroissante (Mauritanie-Sénégal). La dynamique de ces écosystèmes permet-elle de rendre compte de ces différences observées?

Au Maroc, Furnestin (1976) et Furnestin et Belfquih (1976) ont montré que pendant la saison d'upwelling le zooplancton côtier était entraîné au large, à la côte l'abondance de ces populations était minimale en été quand les remontées d'eaux atteignent leur intensité maximale. A partir des nombreuses observations collectées au large du cap Blanc par différents auteurs, Trumble *et al.* (1980) suggèrent également que l'abondance du zooplancton passe par un minimum en été pendant la période de pleine activité de l'upwelling, les plus fortes concentrations seraient observées en automne pendant la phase de relaxation de la résurgence. A l'échelle saisonnière, les périodes de forte abondance du zooplancton dans les upwellings d'Ekman, ne correspondent donc pas toujours aux périodes où l'intensité de l'upwelling et la production primaire sont maximales. La faible stabilité du milieu (forte turbulence et dérive vers le large importante) en période d'intensive activité de l'upwelling est sans doute responsable de ce décalage entre production phyto et zooplanctonique.

Au Sénégal, l'intensité de la résurgence est plus faible que devant le cap Blanc, la production secondaire est maximale pendant l'upwelling avec cependant un second pic d'abondance du zooplancton en fin d'upwelling (Toure, 1983; Seret, 1985). Dans le golfe de Guinée, les vents sont faibles, le milieu est donc peu dispersif (turbulence faible). Binet (1983) et Dessier (1981) ont montré que devant la Côte-d'Ivoire et devant les côtes congo-gabonaises, le maximum

de production planctonique coïncide avec la phase d'activité de l'upwelling.

La ponte des clupéidés le long de la façade atlantique et dans le golfe de Guinée ne coïncide pas toujours avec les phases les plus intenses des upwellings. Elles semblent plutôt correspondre aux périodes durant lesquelles l'abondance des communautés zooplanctoniques est maximale. Ces résultats illustrent l'importance des aspects qualitatifs du milieu: enrichissement important ne signifie pas toujours production utilisable par les larves et les adultes.

Stratégies de reproduction dans les zones d'upwelling

Les stratégies de reproduction des clupéidés le long du littoral ouest-africain sont étroitement associées aux caractéristiques de l'environnement. Deux facteurs limitants ont été mis en évidence: stabilité du milieu et production utilisable par les larves et les adultes. Les strates spatiales se situent dans des zones où la stabilité du milieu minimise la dispersion des larves et de la nourriture. A l'intérieur de ces strates, le calendrier de la reproduction semble établi de façon à satisfaire au mieux les besoins énergétiques des larves et des adultes, il fait correspondre les saisons de ponte aux périodes durant lesquelles l'abondance des populations zooplanctoniques est maximale. Devant les côtes marocaines et mauritaniennes, on observe un décalage spatial et temporel entre le cœur des saisons et des zones d'upwelling et la production planctonique. La stratégie de reproduction est alors de se reproduire en dehors des phases et du cœur

de ces upwellings. Au Sénégal et en Côte-d'Ivoire, l'intensité des alizés est plus faible qu'au Nord, le milieu est alors plus stable, les cycles de production phyto et zooplanctonique sont en phase. La stratégie de reproduction adoptée est alors de se reproduire au sein des phases et des zones d'upwelling. Ces différentes stratégies peuvent être illustrées à l'aide d'un schéma où, sur un plan espace temps, l'intensité de l'upwelling est maximale à l'origine et décroît le long des axes (*fig. 5*). Dans les upwellings forts (Maroc ou Mauritanie), la stratégie de reproduction adoptée est de se reproduire à la périphérie spatio-temporelle des sources d'upwelling. Dans les upwellings où les vents sont faibles ou modérés, la stratégie de reproduction fait coïncider saison de reproduction et upwelling. Les stratégies adoptées offrent aux adultes et aux larves des conditions trophiques optimales pour la reproduction et la survie larvaire et permettent ainsi d'assurer le succès du recrutement.

Modifications des stratégies de reproduction face à la variabilité de l'environnement

Les upwellings sont des milieux fluctuants soumis à une variabilité couvrant un large domaine de fréquences. En Afrique de l'Ouest, les stratégies de reproduction des clupéidés semblent étroitement associées à la variabilité saisonnière de l'environnement. Cependant, des fluctuations inter-annuelles peuvent perturber le schéma saisonnier et modifier d'une année à l'autre les caractéristiques du milieu. Les

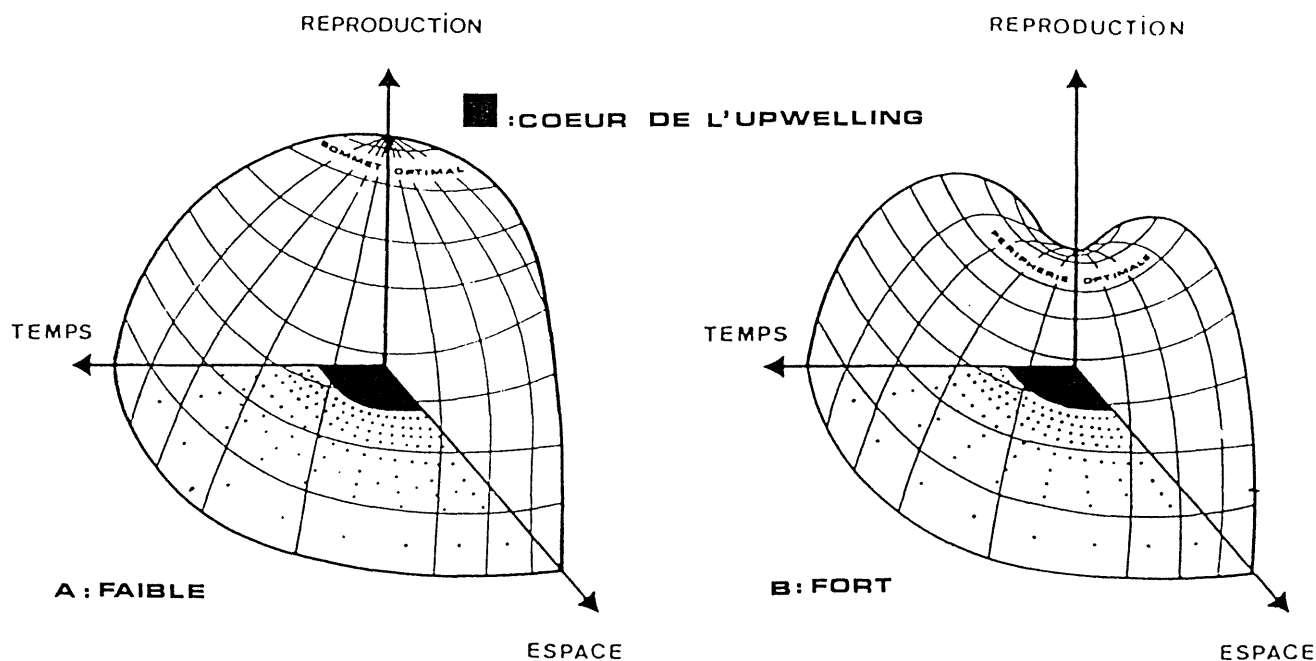


Figure 5. — Schéma théorique présentant les zones et les périodes optimales pour la reproduction des clupéidés au sein d'un écosystème en fonction de l'évolution spatio-temporelle des upwellings (A: upwelling faible, B: upwelling fort).

Theoretical scheme representing the optimal areas and seasons for clupeoids reproduction in an ecosystem as a function of the spatio-temporal upwelling variability (A: weak upwelling, B: strong upwelling).

stratégies de reproduction s'adaptent-elles à cette variabilité?

A partir d'un échantillonnage des rapports gonado-somatiques (RGS) de *Sardinella aurita* réalisé au Sénégal dans des upwellings d'intensité variable, nous allons examiner si des modifications des stratégies de reproduction se produisent suivant l'intensité des upwellings. Les observations de RGS disponibles couvrent la période 1977-1988 avec cependant des données manquantes de 1981 à 1983 et en 1986. La forte variabilité inter-annuelle des RGS de *S. aurita* au Sénégal, sans doute liée aux conditions climatiques, a été soulignée par Fréon (1988). La vitesse moyenne du vent de décembre à mai, entre 1977 et 1988, permet de classer les saisons d'upwelling en deux catégories: upwelling fort si la vitesse moyenne du vent est supérieure à 5 m/s, upwelling faible dans les autres cas. Le choix de 5 m/s n'est pas arbitraire, Cury et Roy (sous presse) ont montré que pour des vents inférieurs à 5 m/s, recrutement et intensité de l'upwelling sont corrélés positivement, au-delà de cette valeur, un accroissement du vent se traduit par une baisse du recrutement. Le cycle moyen mensuel des RGS, de janvier à juin, a été calculé pour les deux intensités d'upwellings. En période d'upwelling faible (1978, 1979, 1984, 1987, 1988), les valeurs maximales de RGS sont observées en mars (fig. 6a) pendant la période d'upwelling (fig. 6c). En période d'upwelling fort (1977, 1980, 1985), les RGS sont maximaux en mai (fig. 6b), précèdent de peu la phase de relaxation de l'upwelling (fig. 6d).

Une modification du calendrier de la reproduction se produit quand la vitesse moyenne du vent en saison d'upwelling dépasse 5 m/s: pour des vents inférieurs à cette valeur, upwelling et reproduction sont en phase, pour des valeurs supérieures à 5 m/s la reproduction se fait pendant la phase de relaxation de l'upwelling. Les stratégies de reproduction des sardinelles devant le Sénégal semblent répondre aux fluctuations inter-annuelles de l'environnement. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer le déphasage entre l'upwelling et la saison de reproduction dans des upwellings forts: une dérive trop rapide, au-delà du plateau continental, des eaux nouvellement upwellées peut limiter le développement de la production secondaire à la côte, celle-ci étant repoussée au large; la nourriture disponible serait alors le facteur limitant. De trop fortes turbulences peuvent également créer des conditions défavorables pour la reproduction et la survie larvaire. Dans les upwellings forts, la ponte serait retardée afin que les adultes et les larves profitent de meilleures conditions trophiques.

Cet exemple illustre l'adaptabilité des stratégies de reproduction des clupéidés face aux fluctuations inter-annuelles du milieu. Une modification semblable du calendrier de la reproduction, suite à une intensification de l'upwelling, a été observée sur le stock de sardines de Californie au cours des années 1950 (Dickson *et al.*, 1988).

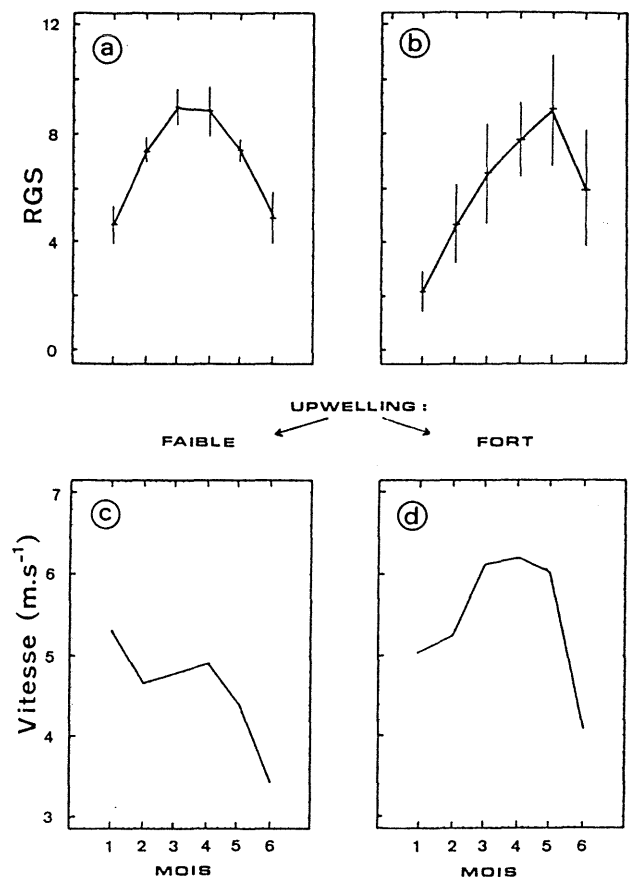


Figure 6. — Moyennes mensuelles des rapports gonado-somatiques (RGS) en période d'upwelling faible (a) et fort (b) au Sénégal. Valeurs moyennes par mois de la vitesse du vent au Sénégal pour des saisons d'upwelling faible (c) et fort (d).

Monthly means of Gonado-Somatic Ratio (GSR) during strong (a) and weak (b) upwelling season off Senegal. Mean wind speed values during weak (c) and strong (d) upwelling seasons off Senegal.

CONCLUSION

Dans l'étude spatiale et temporelle de la reproduction il est apparu que l'hydroclimat semble jouer un rôle important. Les mortalités différentielles des larves dues à des reproductions dans des strates spatio-temporelles plus ou moins favorables ont vraisemblablement fait émerger des comportements ou stratégies telles la dynamique temporelle de la reproduction ou les migrations liées à la ponte. La sélection naturelle a favorisé et favorise les individus qui possèdent un comportement assurant un meilleur succès de la reproduction. Il existe de nombreux contre-exemples où les observations ne valident pas le schéma proposé. Si des saisons de reproduction intense sont observées, il n'en demeure pas moins que la reproduction des espèces tropicales s'étale tout au long du cycle annuel. De même, des pontes secondaires ont lieu dans des zones où le plateau continental est étroit et où la stabilité est faible (par exemple sur la côte nord du

Sénégal). De nombreux «écarts» au schéma présenté existent et sont autant de faits qui contredisent l'existence d'un modèle simple de la dynamique de la reproduction.

La complexité des situations rencontrées dans la nature rend tout modèle simple inapte à décrire la dynamique de la reproduction. Les zones d'upwelling sont composées de structures hétérogènes plus ou moins propices et variables dans le temps et l'espace. Cette hétérogénéité crée de multiples situations ponctuellement favorables mais au devenir incertain. Une stratégie opportuniste de ponte conduit à exploiter ces événements au caractère imprévisible. Les écarts au modèle théorique qui suppose un environnement stable et reproductible d'une année à l'autre, sont alors inévitables. Certaines pontes vont évoluer

dans un milieu défavorable, leur succès sera alors compromis. Cependant, face à l'importante variabilité et au caractère imprévisible des milieux tropicaux, la reproduction dans des zones spatio-temporellement moins favorables pourrait constituer un mécanisme régulateur. Pour des situations climatiques anormales ces pontes, auparavant peu profitables, seraient nécessaires au renouvellement de la population. L'adaptabilité des mécanismes de la reproduction, c'est-à-dire leur variance par rapport au modèle, permet au schéma que nous avons proposé d'exister et de se maintenir. La dynamique spatiale des espèces pélagiques répond vraisemblablement à un «modèle» où la variabilité et l'adaptabilité sont grandes pour faire face à un milieu capricieux et changeant comme peuvent l'être les upwellings des côtes ouest-africaines.

Remerciement

Nous tenons à remercier D. Binet, P. Fréon, A. Fonteneau, S. Garcia et D. Parrish, dont les commentaires pertinents nous ont été très utiles. Le CRODT/ISRA et l'ORSTOM ont permis la réalisation de cette étude.

RÉFÉRENCES

- Belvéze H., K. Erzini, 1983. The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*Sardina pilchardus*, Walbaum) in the moroccan atlantic fishery. In: Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources, G. D. Sharp, J. Csirke eds., FAO, FIRM/R, 291, 285-327.
- Belvéze H., 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus*) peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries. Thèse dr. État, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 532 p.
- Berrit G. R., 1958. Les saisons marines à Pointe-Noire. *Bull. Inf. C.O.E.C.*, 6, 335-360.
- Binet D., 1983. Phytoplancton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18, 331-335.
- , 1988. Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest-africaine. *Aquat. Living Resour.*, 1, 115-132.
- Boëly T., P. Fréon, 1979. Les ressources pélagiques côtières. In: Troadec et Garcia: Les ressources halieutiques de l'Atlantique centre-est. 1^{re} partie: Les ressources du golfe de Guinée, de l'Angola à la Mauritanie. *FAO Doc. tech.*, 186, 186 p.
- Boëly T., J. Chabanne, P. Fréon, B. Stequert, 1982. Cycle sexuel et migrations de *S. aurita* sur le plateau continental ouest-africain des îles Bissagos à la Mauritanie. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 180, 350-355.
- Brink K. H., 1983. The near-surface dynamics of coastal upwelling. *Prog. Oceanogr.*, 12, 223-257.
- 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*, J4, 9 p.
- , 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., C. Roy (sous presse). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Cushing D. H., 1982. Climate and fisheries. Academic Press, London, 373 p.
- Dessier A., 1981. La production planctonique: phytoplancton et zooplancton. In: Milieu marin et ressources halieutiques de la République populaire du Congo, Fontana A. Trav. et Doc. de l'ORSTOM, Paris, 138, 75-150.
- Dickson R. P., P. M. Kelly, J. M. Colebrook, W. S. Wooster and D. H. Cushing, 1988. North winds and production in the Eastern North Atlantic. *J. Plankton Res.*, 10, 151-169.
- Domanevsky L. N., N. A. Barkova, 1976. Some peculiarities of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) distribution and spawning along the Northwest Africa. *Cons. int. Explor. Mer*, J6, 15 p.
- FAO, 1985. Rapport de la troisième réunion du groupe de travail ad hoc sur la sardine (*Sardina pilchardus* Walb.). COPACE/PACE series 85/39, 157 p.
- Fréon P., 1988. Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Études et thèses, ORSTOM, Paris, 287 p.
- Furnestin J., M.-L. Furnestin, 1959. La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du Maroc

- (saisons et aires de ponte). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23, 79-104.
- Furnestin M.-L., 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. I. Répartition quantitative. *Cons. int. Explor. Mer.* L, 8, 5 p.
- Furnestin M.-L., M. Belfquih, 1976. Les copépodes du plateau continental marocain et du détroit canarien. II. Les espèces au cours d'un cycle annuel dans les zones d'upwelling. *Cons. int. Explor. Mer.* L, 9, 11 p.
- García S., 1977. Biologie et dynamique des populations de crevettes roses (*P. duorarum notialis*, Perez Farfante, 1967) en Côte-d'Ivoire. *Trav. Doc. ORSTOM*, 79, 271 p.
- Ghéno 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, *Trav. Doc. ORSTOM*, 138, 213-257.
- 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.
- Hargreaves P. M., 1978. Relative abundance of zooplankton groups in the Northwest African upwelling region during 1968 and 1972. In: *Upwelling ecosystem*, R. Boje, M. Tomczak eds., Springer-Verlag, 62-72.
- Hjort J., 1913. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. int. Explor. Mer.*, 19, 1-228.
- Jacques G., P. Tréguer, 1986. *Écosystèmes pélagiques marins*. Masson, Paris, 243 p.
- Lasker R., 1985. What limits clupeoid production? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42 (Suppl. 1), 31-38.
- Minas H. J., L. A. Codiposti, R. C. Dugdale, 1982. Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.* 180, 148-183.
- ORSTOM/FRU, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardine (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes. Fishery Research Unit Tema, Cent. Rech. océanogr. Abidjan, ORSTOM, 62 p.
- O'Brien J. J., D. Adamec, D. W. Moore, 1978. A simple model of equatorial upwelling in the gulf of Guinea. *Geophys. Res. Lett.*, 5, 641-644.
- 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. In: *Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*, G. D. Sharp, J. Csirke eds., *FAO Fish. Rep.*, 291, 731-777.
- Potts G. W., R. J. Wootton, 1984. *Fish reproduction: Strategies and tactics*. Academic Press, London, 410 p.
- Seret C., 1985. Étude quantitative du zooplancton de la Côte sud de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). *Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye*.
- Servain J., J. Picaut, J. Merle, 1982. Evidence of remote forcing in the equatorial Atlantic ocean. *J. Phys. Oceanogr.*, 12, 457-463.
- Taylor R. A. J., L. R. Taylor, 1979. Behavioural model for the evolution of spatial dynamics. In: *Population Dynamics*, R. M. Anderson, B. D. Turner, R. M. Taylor eds., Blackwell Scientific Publications, 1-27.
- 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.
- Trumble R. J., O. A. Mathisen, D. W. Stuart, 1980. Seasonal food production and consumption by nekton in the northwest african upwelling system. In: *Coastal upwelling*, F. A. Richards ed., Library of Congress, 458-463.
- Vives F., 1974. Le zooplancton et les masses d'eaux des environs du cap Blanc. *Téthys*, 6, 313-318.
- 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.