

# Upwelling et pêche des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire : une approche globale

Petits pélagiques côtiers  
Côte-d'Ivoire  
Upwelling  
Modèle global  
Coastal pelagic fish  
Ivory Coast  
Upwelling  
Production model

Philippe CURY <sup>a\*</sup>, Claude ROY <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Centre de Recherches Océanographiques (CRO), BP V18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

<sup>b</sup> Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT), BP 2241, Dakar, Sénégal.

\* Adresse actuelle : CRODT, BP 2241, Dakar. Sénégal.

Reçu le 4/8/86, révisé le 12/11/86, accepté le 8/12/86.

## RÉSUMÉ

Un modèle global intégrant l'effort de pêche et des indices d'upwelling est proposé afin d'expliquer les fluctuations des PUE (Prises par Unité d'Effort) des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire entre 1966 et 1981.

Le modèle prenant en compte les indices d'upwelling de l'année en cours et de l'année précédente ainsi que l'effort de pêche permet un bon ajustement aux données de PUE. Il permet d'expliquer 73 % de la variance des indices d'abondance observés. Les conditions climatiques jouent à elles seules un rôle important pour décrire la variabilité de ces mesures. Les contributions respectives des indices d'upwelling de l'année en cours et de l'année précédente dans l'explication de la variance des PUE sont analysées. A l'aide de ces résultats, des hypothèses sont avancées concernant l'action de l'hydroclimat sur ces stocks.

Pour de très faibles ou de très forts upwellings, il semble que le recrutement soit influencé par les conditions du milieu. L'environnement dans lequel évolue la pêche semble également influencer les rendements de la flottille. Ceci confirme, *a posteriori*, l'intérêt d'introduire dans le modèle deux paramètres décrivant le milieu, l'un caractérisant l'intensité des upwellings l'année de la pêche, l'autre l'année précédente.

*Oceanol. Acta*, 1987, 10, 3, 347-357.

## ABSTRACT

Upwelling and coastal pelagic fishery off Ivory Coast: a global approach

A production model using fishing effort and upwelling indices is proposed to analyse annual fluctuations of Catch Per Unit of Effort (CPUE) of Ivory Coast coastal pelagic species from 1966 to 1981.

Using, on one hand the annual upwelling index for the current year and for the year before and, on the other hand the fishing effort developed during the year, the model is able to explain 73% of the total variance in the CPUE. Upwelling indices appear to be important in explaining the fluctuations in the data. Biological interpretations of these results are given and the possible effects of the environmental conditions on the inter-annual dynamics of the fish are discussed.

Weak or strong upwellings appear to affect recruitment. In the same order, environmental conditions measured simultaneously with the catch, seem to affect CPUE. These observations imply to introduce into the model environmental conditions that prevail not only one year before the catch but also during the current year.

*Oceanol. Acta*, 1987, 10, 3, 347-357.

## INTRODUCTION

La notion centrale de la théorie dynamique est la stabilité, c'est-à-dire la réponse d'un système à une perturbation (Bertalanffy, 1973). Les prélèvements réalisés par la pêche réduisent la biomasse des stocks. Ceux-ci

réagissent en augmentant leurs taux d'accroissement naturel afin de retrouver la position d'équilibre qu'ils connaissaient lorsqu'il n'y avait pas de pêche. Un nouvel équilibre apparent s'établit alors à un moindre niveau de biomasse, et les captures correspondent à cette faculté des ressources à recouvrer leur niveau

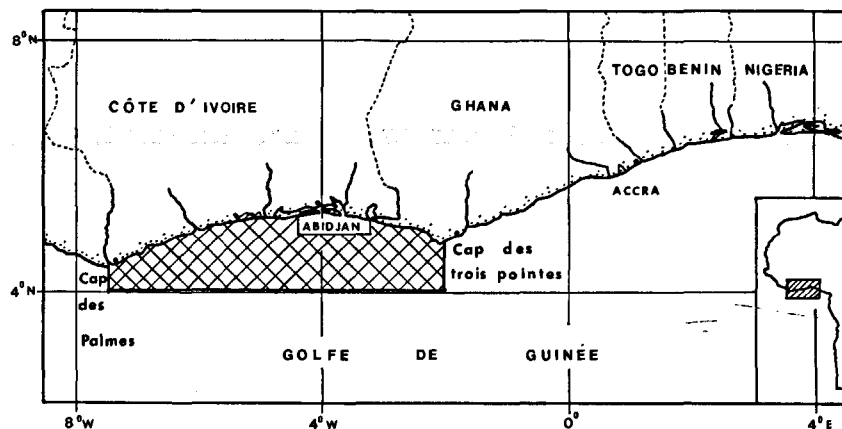


Figure 1  
Présentation de la zone d'étude.  
Localization of the studied area.

d'abondance à l'état vierge. L'approche modélisatrice, dite globale, en dynamique des populations marines exploitées, s'est développée dans cette optique en considérant l'effort de pêche comme étant le principal facteur explicatif des variations d'abondance observées (Graham, 1935; Pella, Tomlinson, 1969; Fox, 1970). Cette hypothèse de base, tendant à considérer la pêche comme responsable des fluctuations d'abondance, a été remise en question pour la plupart des stocks pélagiques côtiers (Troadek *et al.*, 1980; Sharp, Csirke, 1983), qui sont souvent des ressources naturellement fluctuantes même en l'absence de pêcheries (Soutar, Isaacs, 1974).

L'instabilité des systèmes et ses conséquences en matière de gestion halieutique sont aujourd'hui longuement discutées (Saville, 1980; Sharp, Csirke, 1983; May, 1984). Si les conclusions sont loin d'être définitives en ce qui concerne les contributions relatives des facteurs influant sur la dynamique des stocks pélagiques (Blaxter, Hunter, 1982; Lasker, McCall, 1983), il est maintenant généralement admis que les variations d'abondance sont largement tributaires des fluctuations climatiques (Belvèze, 1984; Garcia, 1984; Shepherd *et al.*, 1984; Sissenwine, 1984).

La gestion de ces ressources impose donc à ceux qui tentent d'aménager ces pêcheries de tenir compte, outre de l'effort de pêche, d'indices climatiques susceptibles d'affecter les processus dynamiques et biologiques. Les tentatives de telles modélisations restent rares, faute de longues séries d'observations halieutiques et climatiques concomitantes. Afin de pallier cette carence en données, les dynamiciens ont jusqu'à présent porté leur réflexion sur les aspects théoriques des ressources fluctuantes en apportant une dimension stochastique susceptible d'intégrer les fluctuations climatiques à leurs modèles (Doubleday, 1976; May *et al.*, 1978). L'aspect descriptif dans ce type de démarche est négligé au profit d'une analyse des risques encourus à gérer de tels stocks. De nombreuses études de pêcherie ont permis de relier abondance relative et conditions climatiques (Ben Tuvia, 1959; Binet, 1982; Belvèze, Erzini, 1983; Marshall, 1982), mais ceci sans considérer l'impact de la pêche. Nous utilisons ici une démarche qui prend en compte l'effort de pêche et les conditions climatiques pour tenter d'expliquer les fluctuations d'abondance des espèces pélagiques du plateau continental ivoirien. Cette approche a été utilisée par Fréon (1983) pour le stock de sardinelles du Sénégal.

## DESCRIPTION DE L'ENVIRONNEMENT

### Hydroclimat du littoral ivoirien

Le littoral ivoirien, bien que situé par 5° de latitude Nord (fig. 1), est placé sous l'influence du régime climatique de l'hémisphère austral. Le signal saisonnier de la température de surface est de forte amplitude (de l'ordre de 8°C à la côte) et caractérisé par la présence de deux saisons froides, chacune associée à un upwelling côtier (Morlière, 1970). La saison froide principale apparaît au cours de l'hiver austral, de juillet à septembre; le refroidissement hivernal est alors amplifié à la côte par un upwelling qui amène en surface des eaux riches en sels nutritifs. Un second refroidissement apparaît à la côte en janvier-février, cette saison froide secondaire est de faible amplitude et de courte durée (entre un et deux mois). Les upwellings rencontrés au cours de ces deux saisons froides sont susceptibles de développer des productions phytoplanctoniques et zooplanctoniques importantes (Binet, 1983). Le passage d'un front de mousson, associé au balancement latitudinal de la zone de convergence des alizés et du front inter-tropical au-dessus du continent africain, se traduit en Côte-d'Ivoire par une importante saison des pluies au cours du mois de juin, suivie au mois d'octobre, lors de la redescente du front de mousson vers le sud, par une deuxième période de pluie de moindre importance (Morlière, 1970). Le signal saisonnier de la température de surface et de la salinité mesuré devant Abidjan (moyennes calculées entre 1965 et 1981) est présenté sur la figure 2.

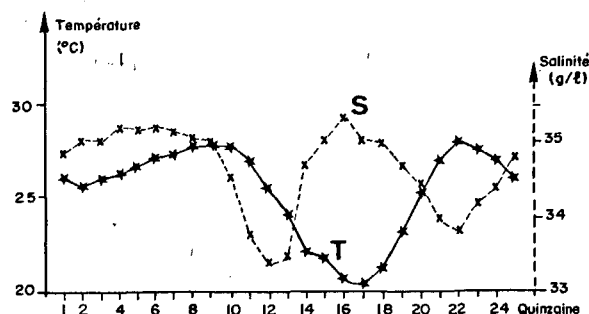


Figure 2  
Cycle annuel moyen, par quinzaine, de la température et de la salinité à 10 m, à la station côtière d'Abidjan (moyenne 1966-1982).  
Mean fortnightly seasonal cycle of temperature and salinity at 10 m depth at Abidjan coastal station (mean 1966-1982).

### Choix d'un paramètre caractérisant l'enrichissement de l'écosystème

Les upwellings saisonniers sont la principale source d'enrichissement dans les régions où ils se produisent (Binet, 1983). En Côte-d'Ivoire, la productivité de l'écosystème sera donc fortement influencée par l'intensité des upwellings qui se développent au cours des deux saisons froides. Cette productivité pourra être renforcée par les apports terrigènes des fleuves en période de crues (Binet, 1983).

L'upwelling qui apparaît le long de la côte ivoiro-ghanéenne en grande saison froide n'est pas un upwelling au sens d'Ekman : l'intensité des remontées d'eaux froides n'est pas en relation directe avec l'intensité du vent local (Houghton, 1976; Bakun, 1978). Plusieurs mécanismes ont été proposés afin d'expliquer cet upwelling; une revue complète des différentes hypothèses a été faite par Picaut (1983). Le vent, paramètre habituellement utilisé pour quantifier les remontées d'eaux froides (Bakun, 1973; Fréon, 1983) ne peut donc être utilisé ici. Si l'on néglige l'advection horizontale de masses d'eaux froides, la température de surface permet de quantifier l'intensité des mouvements verticaux associés à l'upwelling. En effet, les eaux de surface sont issues des couches profondes, froides et riches en éléments nutritifs. Arrivées en surface, ces eaux froides permettent, grâce à l'apport d'éléments nutritifs dans la couche euphotique, le développement d'une importante production biologique. La température de surface peut donc être utilisée pour quantifier, de manière indirecte, le niveau d'enrichissement de l'écosystème. Plusieurs conditions sont nécessaires pour valider une telle approche. La première est une condition d'échelle d'observation, spatiale et temporelle. Nous étudions ici les phénomènes à l'échelle saisonnière et régionale. Si d'autres facteurs comme les effets topographiques locaux (Marchal, Picaut, 1977) ou l'apport terrigène lors des crues des fleuves (Binet, 1983) peuvent influencer localement et temporairement sur l'enrichissement de l'écosystème, au niveau annuel l'intensité de l'upwelling telle que nous la mesurons doit permettre de rendre compte du flux global d'éléments nutritifs rendus disponibles. La seconde est de savoir s'il existe une relation de type linéaire entre les processus de refroidissement et d'enrichissement. Il serait en effet concevable, par exemple, d'observer une température seuil en dessous de laquelle l'enrichissement ne s'accroîtrait plus. Binet (1976) a cependant montré qu'il existe une relation linéaire entre la production zooplanctonique et la température.

### Origine des données

Les données de température de surface ont été extraites du fichier d'observations météorologiques récoltées par les navires marchands pour la zone s'étendant de la Côte-d'Ivoire au Ghana et de la côte à 4° Nord (fig. 1). Cette région correspondant à une ligne régulière de navigation, la répartition spatio-temporelle des données est sensiblement uniforme, et permet donc de caractériser l'évolution thermique de l'ensemble de la zone d'étude.

### Méthode de calcul d'un indice d'upwelling

Les anomalies mensuelles de la température de surface (écarts par rapport à la moyenne climatique de la période étudiée) ont été calculées de 1965 à 1981 de juillet à septembre pour la grande saison froide et de janvier à février pour la petite saison froide.

Un indice d'upwelling annuel est obtenu en faisant la somme des anomalies thermiques calculées pour les deux saisons froides. A une valeur négative de cet indice annuel d'upwelling, correspondent des températures au-dessous de la moyenne et donc des upwellings intenses (inversement pour un indice positif). La série obtenue pour la période 1965-1981 (fig. 3) ne présente pas de tendance particulière, mais des années exceptionnellement froides telles 1965, 1967 et 1976 ou chaudes telles 1969, 1973 et 1979.

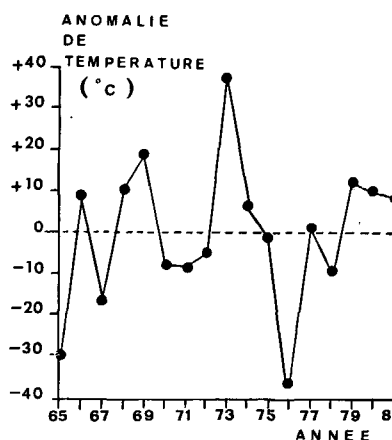


Figure 3

Somme des anomalies de température de surface (en °C), au cours des deux saisons froides, de 1965 à 1981.

Sum of sea surface temperature anomalies (in °C), for the two cold seasons, from 1965 to 1981.

## DESCRIPTION DE LA PÊCHERIE

### Identité des stocks

Bien que diverses études biométriques et sérologiques aient été menées sur les sardinelles (Baron, 1968; 1969; Hartsuijker, 1972), aucune de ces voies ne s'est révélée satisfaisante dans l'identification des stocks. Marchal (1967) et Hem (1976) considèrent pour *Sardinella maderensis* un stock typiquement ivoirien; ils signalent cependant deux zones d'abondance apparentes, à l'est et à l'ouest du plateau continental ivoirien, sans pour autant conclure qu'il s'agisse de deux populations distinctes. Mieux connu, le stock de *Sardinella aurita* semble être réparti entre le Ghana et la zone est de la Côte-d'Ivoire (Mensah, in : ORSTOM, 1976), bien que l'hypothèse de deux sous-stocks, l'un ivoirien et l'autre ghanéen, ne puisse être complètement écartée (Krzej, 1972; FAO, 1980). *Scomber japonicus* présente une répartition similaire à cette dernière espèce (ORSTOM, 1976). Pour les autres espèces, *Brachydeuterus auritus* et les divers (*Carangidae*, *Engraulidae* et *Scombridae*), aucune étude ne permet, à l'heure actuelle, d'infirmier ou de confirmer l'hypothèse d'une homogénéité des stocks ivoiriens.

La délimitation des zones géographiques de répartition des stocks est incertaine. Par conséquent, il est difficile de retenir une échelle spatiale pour étudier la dynamique de l'ensemble des espèces composant l'écosystème pélagique côtier. La première solution consiste à appréhender la zone ivoiro-ghanéenne dans son ensemble. Cette approche n'apparaît pas satisfaisante pour deux raisons majeures :

– *S. aurita*, espèce secondaire dans les captures ivoiriennes, est la seule espèce dont le stock est reconnu comme étant partagé entre les deux zones côtières;

– les statistiques de pêche ghanéennes n'ont pas le degré de fiabilité des données de pêche industrielle de Côte-d'Ivoire, suite à une exploitation pluri-engins beaucoup plus difficile à appréhender.

Une deuxième approche retient comme entité la zone côtière du plateau continental ivoirien et la partie ouest du Ghana (fig. 1). Un tel choix ne va pas cependant sans poser quelques problèmes de fond en terme de dynamique des populations. Ainsi une baisse d'abondance observée en Côte-d'Ivoire, par suite d'une surexploitation locale dans le secteur ghanéen, ne pourra pas être expliquée par des modifications d'exploitation en Côte-d'Ivoire ou par une évolution des conditions environnementales. Ce problème se pose pour le stock de *S. aurita*. Les études menées sur les pêcheries ivoiriennes et ghanéennes montrent cependant que les fluctuations d'abondance et les captures ont connu des variations identiques dans ces deux zones dont les caractéristiques hydroclimatiques sont très proches (ORSTOM, 1976; FAO, 1982).

Tout en reconnaissant le côté pragmatique de ce choix, nous utiliserons cette seconde approche, en considérant l'ensemble des espèces pélagiques. Cette approche plurispécifique minimise les interactions entre les espèces pélagiques et atténue les dominances qui peuvent exister entre les différents stocks (Skud, 1982). Ceci revient à percevoir la biomasse d'un écosystème comme plus stable que ses composantes (Frontier, 1977), ou en d'autres termes qu'une espèce sera partiellement remplacée par une autre si elle se trouve surexploitée (Gar-

cia, 1984). On minimisera ainsi les effets d'un effondrement de stock tel celui de *S. aurita* en 1973 (ORSTOM, 1976), sans pour autant les supprimer. En outre, cette approche plurispécifique présente vraisemblablement d'autres limitations d'ordre écologique; en effet nous sommes en présence d'espèces à longévités différentes qui occupent des niches écologiques variées.

### Exploitation

Les espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire sont principalement exploitées par les sardiniens-senneurs industriels basés à Abidjan. On dispose d'une description de la flottille réalisée par Marchal (1967). Des quatre espèces les plus fréquentes dans les débarquements, *Sardinella maderensis* et *aurita*, *Scomber japonicus*, *Brachydeuterus auritus*, seule la dernière est également exploitée par la flottille chalutière (environ un tiers des débarquements totaux de cette espèce). La pêche artisanale à la senne tournante se pratique essentiellement en lagune, et n'a étendu son activité en mer que depuis 1981. La méconnaissance des captures du secteur artisanal ainsi que des problèmes rencontrés lors de la collecte des données de la flottille des senneurs n'ont pas permis, pour l'instant, la réactualisation des données après 1981.

Les fluctuations interannuelles des prises (tab. 1) et de la composition spécifique (fig. 4) ont été considérables entre 1966 et 1981. Les prises totales ont varié entre 9146 et 34457 tonnes (tab. 1). Les captures de *S. maderensis* ont oscillé entre 5539 t et 18335 t. *S. aurita* et *S. japonicus* ont disparu des captures en 1973, et seules les prises de *S. aurita* se sont remises à croître à partir de 1975 (tab. 1). Des deux espèces de sardinelle, *S. maderensis* représente en moyenne 50 % des prises (moyenne 1966-1981), *S. aurita* et *B. auritus* assurent respectivement 20 et 14 % du total, les 16 % restant sont composés de *Scombridae*, *Carangidae* et *Engraulidae* (fig. 4).

L'exploitation des espèces pélagiques côtières de la Côte-d'Ivoire se caractérise donc par des variations quantitatives et qualitatives des débarquements extrêmement importantes.

Tableau 1

Évolution des prises (en tonnes), des efforts de pêche (24 h de recherche) et des PUE (tonnes par 24 h de recherche) des différentes espèces pélagiques de Côte-d'Ivoire exploitées par les senneurs abidjanais entre 1966 et 1981.

Catch (in metric tons), fishing effort (24 h-search) and CPUE (in metric tons per 24 h-search) for different pelagic species exploited by Ivorian purse seiners in Ivory Coast between 1966 and 1981.

Années	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981
Prises totales	23 468	34 457	29 100	23 652	26 886	28 743	28 564	9 146	11 095	11 568	17 434	24 605	20 826	18 301	14 543	21 932
Prises <i>S. maderensis</i>	9 346	12 253	14 012	6 382	5 991	9 227	11 518	5 539	7 610	8 637	12 407	18 335	11 598	15 566	8 421	9 879
Prises <i>S. aurita</i>	5 258	7 506	4 296	6 732	10 908	4 932	8 381	181	268	10	1 506	1 046	3 795	455	1 811	8 775
Prises* <i>B. auritus</i>	3 662	6 712	5 225	2 769	3 603	2 789	3 086	1 395	1 859	1 860	2 582	3 635	1 480	1 356	2 661	2 431
Prises <i>S. Japonicus</i>	341	2 356	582	1 064	2 652	5 241	3 513	217	61	1	11	0	6	0	0	7
Prises divers	4 816	5 631	4 985	6 706	3 733	6 554	2 066	1 813	1 296	1 060	928	1 483	947	924	1 650	1 073
Effort	3 420	3 746	4 073	3 616	5 716	5 484	3 930	2 483	2 024	1 768	1 824	2 003	2 200	2 681	2 409	2 207
PUE totale	7,73	10,13	7,34	5,59	4,78	5,14	6,69	3,20	4,94	8,11	11,40	13,07	10,18	6,85	5,75	9,43

\* Les prises chalutières ne sont pas prises en compte.

\* Trawlers catch are not included.

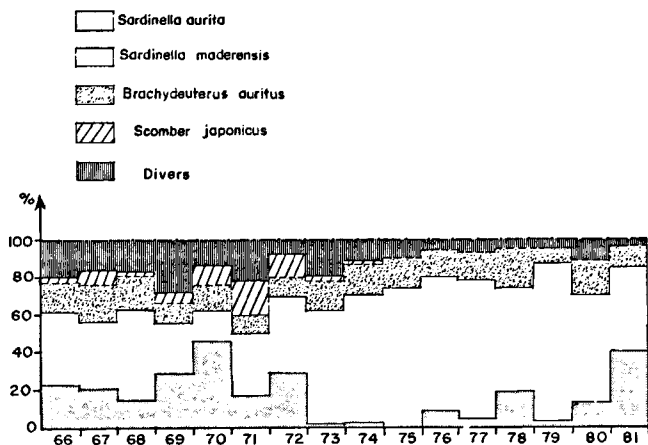


Figure 4  
Pourcentages annuels des différentes espèces pélagiques côtières dans les captures totales des senneurs abidjanais, de 1966 à 1981.  
Annual percentage of the coastal pelagic species in the purse seiners catch of Abidjan, from 1966 to 1981.

**Calcul d'un indice d'abondance**

Le calcul des PUE (Prises par Unité d'Effort) a pour but d'obtenir un indice d'abondance de la biomasse des espèces pélagiques. Si les prises sont parfaitement connues (elles sont enregistrées de façon exhaustive dès l'arrivée des senneurs au port), la mesure de l'effort de pêche est beaucoup plus délicate à définir. De nombreux auteurs se sont penchés sur le choix d'une unité d'effort spécifique aux espèces pélagiques (Pella, Psaropoulos, 1975; Laurec, Le Guen, 1977; Fonteneau, 1978; Fréon, 1980). Il apparaît que le temps de recherche ou temps passé à rechercher activement du poisson constitue le meilleur indice de densité apparente. Il s'estime en déduisant du temps de mer l'ensemble des temps morts (temps de sortie et de rentrée au port, de manœuvre de la senne, de repos en mer). La récolte des données de base qui ont été utilisées dans ces calculs est décrite par Fonteneau et Marchal (1970). Les PUE sont calculées sur la base de la quinzaine et pour chacune des zones de pêche situées devant la Côte-d'Ivoire et la partie ouest du Ghana (fig. 1). Une PUE par quinzaine est ensuite obtenue en moyenne les PUE des différents secteurs où il y a eu capture. Enfin un indice annuel est calculé en moyennant les différents indices de chacune des quinzaines.

Plusieurs remarques s'imposent lorsque l'on suit l'évolution de 1966 à 1981 des efforts de pêche et des PUE ainsi calculés (tab. 1) :

- deux périodes s'opposent lorsque l'on considère les temps de recherche de l'ensemble de la flottille des senneurs : la période avant 1973 et la période récente (fig. 5). Entre 1966 et 1972, l'effort de pêche était soutenu aux alentours de 4280 jours de recherche (moyenne 1966-1972), il a diminué de moitié à partir de 1973 (2178 jours, moyenne 1973-1981), le nombre de senneurs ayant considérablement diminué;

- de fortes PUE ne sont pas nécessairement associées à de faibles efforts. Ceci se traduit sur la figure 6 par une pauvre relation entre la PUE et l'effort de pêche. La variabilité de celle-ci, notamment pour les bas niveaux d'efforts, est en effet extrêmement importante.

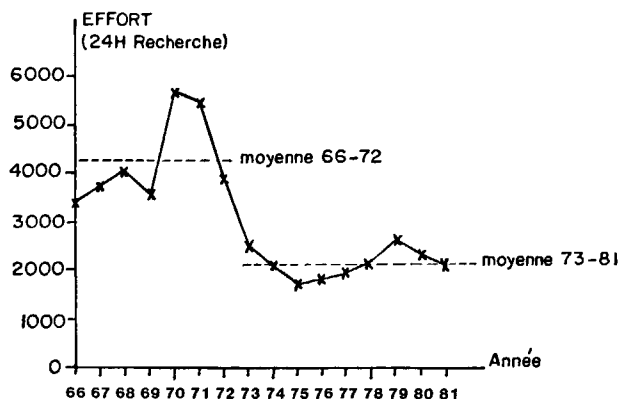


Figure 5  
Évolution des temps de recherche (par 24 h) de la flottille des senneurs abidjanais, de 1966 à 1981.  
Evolution of searching time (per 24 h) of the purse seiner of Abidjan, from 1966 to 1981.

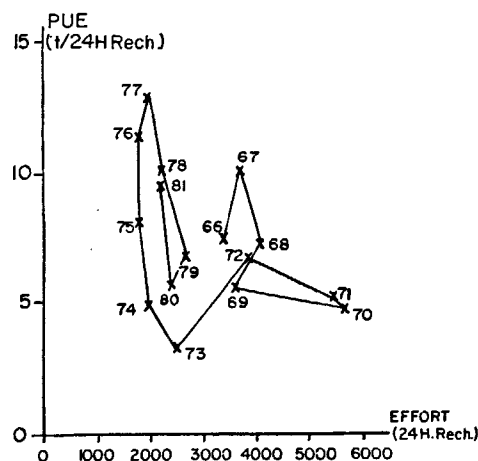


Figure 6  
Relations entre les PUE (prises par unité d'effort, en tonnes par 24 h de recherche) des espèces pélagiques côtières et l'effort de pêche (par 24 h de recherche) de la flottille des senneurs abidjanais.  
CPUE (catch per unit of effort, in tons per 24 h of search) for coastal pelagic species versus effort (per 24 h of search) for the purse seiner fleet of Abidjan.

**CHOIX D'UN MODÈLE**

Les remarques précédentes sur les relations entre les PUE, les prises et l'effort de pêche, semblent indiquer que la variation d'abondance des espèces pélagiques et des prises en Côte-d'Ivoire ne peut être décrite de façon satisfaisante en utilisant uniquement l'effort de pêche comme variable explicative. C'est pourquoi nous avons choisi d'introduire une composante climatique dans les modèles globaux. On trouvera une liste des principales formulations mathématiques de ce type de modèle dans Fréon (1986). Nous détaillerons en premier lieu la formulation et les caractéristiques du modèle utilisé.

**Formulation mathématique à l'équilibre**

L'équation différentielle décrivant les variations relatives instantanées de la biomasse exploitée a été généralisée par Pella et Tomlinson (1969). Cette relation com-

bine un terme « naturel » d'évolution de la biomasse et un terme dû à la pêche :

$$\frac{1}{B_e} \frac{dB_e}{dt} = HB_e(m-1) - K - \frac{qf}{\text{action de la pêche}}$$

avec :  $B_e$ , biomasse exploitée;  $H$ ,  $K$ ,  $m$ , constantes;  $q$ , capturabilité;  $f$ , effort de pêche.

Le modèle exponentiel (Fox, 1970) sera retenu ici, car il fournit des niveaux d'abondance non nuls pour des efforts élevés, ce qui semble mieux se justifier qu'un modèle de Schaefer, dans le cadre d'une approche plurispécifique. C'est un cas particulier du modèle général où l'expression de la PUE à l'équilibre de l'année  $i$  peut être formulée par l'équation (Laurec, Le Guen, 1981) :

$$PUE_i = qe^{(K/H) + (qf i/H)} \quad (1)$$

La biomasse vierge ( $B_v$ ), ou niveau d'abondance d'un stock inexploité, est alors égale à :

$$B_v = e^{K/H} \quad (2)$$

Admettons maintenant que cette biomasse ne soit pas constante mais fluctue en fonction des conditions climatiques (notées  $CLIM_i$ ,  $i$ =indice annuel). On peut traduire cette dépendance vis-à-vis des facteurs environnementaux en introduisant un terme linéaire dans l'équation (2) :

$$B_v = \bar{B}_v (1 + b \cdot CLIM_i) = e^{K/H} \quad (3)$$

Avec :  $B_v$ , biomasse vierge moyenne théorique (définie sous des conditions climatiques moyennes);  $b$ , constante.

D'après (3)  $K = H \text{ Log } [B_v (1 + b \cdot CLIM_i)]$  en remplaçant dans (1) on obtient :

$$PUE_i = qe^{(q \cdot f i/H)} \bar{B}_v (1 + b \cdot CLIM_i),$$

équation qui peut se simplifier par la reparamétrisation suivante conduisant à l'un des modèles envisagés par Fréon (1984).

$$PUE_i = e^{-A_0 \cdot f i} \cdot (A + B \cdot CLIM_i) \quad (4)$$

avec :  $PUE_i$ , prise par unité d'effort;  $f i$ , effort de pêche;  $CLIM_i$ , indice climatique;  $i$ , indice annuel;  $A_0$ ,  $A$ ,  $B$ , constantes.

### Caractéristiques du modèle

Une famille de courbes permet de suivre l'évolution des PUE en fonction de l'effort de pêche (fig. 7). Chacune de ces courbes correspond à une situation climatique donnée.

Sur la figure 7, on constate que la variabilité des PUE due au climat varie en fonction des niveaux d'effort (segment AB supérieur à CD). D'un point de vue biologique, ce type de comportement apparaît vraisemblable pour diverses raisons. Les mécanismes environnementaux peuvent influencer sur l'abondance des espèces à de multiples niveaux du cycle biologique. Les stades jeunes (œufs, phase larvaire, alevins...) sont cependant

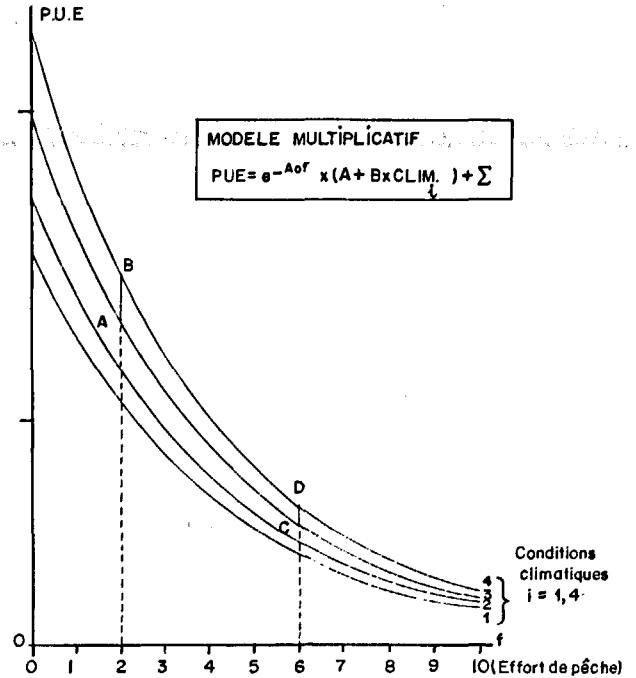


Figure 7  
Schéma théorique (échelles arbitraires) de l'évolution des PUE (prises par unité d'effort) en fonction de l'effort de pêche pour quatre situations climatiques différentes.

Theoretical diagram (arbitrary scale) of CPUE (catch per unit of effort) versus effort for four different climatic situations.

reconnus comme étant les plus sensibles à des variations de l'environnement (Bakun, Parrish, 1980; Lasker, Sherman, 1981; Blaxter, Hunter, 1982). Ainsi, un stock réduit par un accident climatique conservera le plus souvent son potentiel de reproduction, la biomasse d'individus âgés n'étant pas ou peu touchée (Garcia, 1984). Pour de faibles niveaux d'effort, ce stock pourra récupérer des niveaux de biomasse élevés sous des conditions climatiques favorables, et présentera ainsi des variations d'abondance importantes (partie gauche des courbes). Au contraire, dans la partie droite des courbes, l'effort de pêche est important, et tend à abaisser le potentiel de reproduction du stock rajeuni par l'exploitation. Les fluctuations d'abondance dues à la variabilité climatique auront alors tendance à être plus faibles, le facteur pêche devenant alors prédominant.

Le modèle multiplicatif est un prolongement des modèles globaux classiques intégrant une composante environnementale. Si son comportement satisfait, *a priori*, un certain nombre de considérations biologiques et dynamiques empiriques, il est probable que d'autres types de modèles intégrant une action des variables climatiques non seulement sur le niveau de biomasse mais aussi sur la capturabilité pourraient être développés, mais ceci reste, en l'état actuel de nos connaissances de la pêcherie, un luxe théorique. En effet les séries ne comportent que 16 années d'observations, et le nombre de paramètres doit donc être restreint.

### Choix des variables à considérer et estimation des paramètres

Les espèces pélagiques côtières, notamment les sardinelles, font partie des maillons intermédiaires de la chaîne trophique, puisqu'elles sont phytoplanctonophages et

zooplanctonophages (Dia, 1972; Nieland, 1982). Leur alimentation est tributaire de la production primaire qui, dans une zone d'upwelling, est en relation directe avec les apports en sels nutritifs. Ainsi, on admet (ORSTOM, 1976) « qu'un fort upwelling puisse accroître la biomasse du stock, soit en provoquant la croissance accélérée des individus, soit en diminuant la mortalité naturelle, soit en agissant sur ces deux types de paramètres ». Si le rôle des upwellings dans l'alimentation de ces espèces peut paraître clair, les liaisons entre les processus climatiques et leurs conséquences sur d'autres aspects de la biologie et de la dynamique des espèces sont extrêmement complexes et difficiles à interpréter (Bakun, Parrish, 1980), l'action d'un enrichissement du milieu pouvant agir à de nombreux stades de la vie d'une espèce et de multiples façons. Les données biologiques qui pourraient permettre d'approfondir un quelconque raisonnement sont sommaires. En effet, aucune étude n'a permis de préciser correctement les périodes de pontes de ces espèces. Seuls des travaux ponctuels ont identifié pour *S. maderensis* (FAO, 1974), et pour *S. aurita* (FAO, 1982), des périodes de ponte correspondant aux saisons d'upwellings. Les zones de ponte coïncident pour la première espèce avec la répartition des zones de pêche (FAO, 1974); pour la seconde espèce il apparaîtrait que la principale zone de ponte se situe au Ghana (ORSTOM, 1976). Il a de plus été observé que l'abondance des larves était fonction de l'intensité de l'upwelling (FAO, 1980). Pour les autres espèces, aucune hypothèse ne peut être formulée concernant la reproduction. *S. aurita* est recrutée dès l'âge d'un an (FAO, 1982). Il semblerait qu'il en soit de même pour les autres pélagiques, ou tout du moins que ces espèces sont recrutées généralement tôt, vers un an. La phase d'exploitation couvre une, voire deux classes d'âge.

Après ces quelques remarques, l'intérêt de tenir compte des conditions environnementales de l'année en cours, mais aussi de celles de l'année précédente, apparaît clairement.

Le modèle empirique que nous envisageons intégrera les conditions climatiques de l'année  $i$  et  $i-1$  et l'effort de pêche. L'équation de base, reprenant la formulation (4) sera écrite sous la forme :

$$PUE_i = e^{-A_0 \cdot f_i} (A + B \cdot UPW_i + C \cdot UPW_{i-1}) \quad (5)$$

avec  $UPW_i$  et  $UPW_{i-1}$ , valeur de l'indice d'upwelling pour l'année de la pêche (notée  $i$ ) et de l'année précédente (notée  $i-1$ ).

Les programmes d'estimation des paramètres ont été écrits à l'aide du logiciel Genstat. L'optimisation des paramètres dans le domaine non-linéaire suit une méthode adaptée de celle de Newton (Genstat, 1980) sans pondération des résidus.

## RÉSULTATS

### Contribution relative des variables du modèle

Nous commenterons successivement cinq cas de figures (fig. 8.1 à 8.5) correspondant à l'introduction dans le modèle des différentes variables explicatives retenues : effort de pêche, indices d'upwelling de l'année en cours et (ou) de l'année précédente. La comparaison des différents ajustements permettra d'apprécier les contributions relatives de chacune des variables. Les résidus (valeurs observées moins valeurs prédites) sont présentées pour chacun des ajustements. Les estimations des paramètres (moyenne et écarts-types) sont données dans le tableau 2.

*Variable explicative : l'effort de pêche (fig. 8.1, tab. 2 : modèle n° 1)*

L'effort de pêche de l'année en cours, à lui seul, explique très mal les variations de PUE comme en témoigne le mauvais ajustement obtenu (les résidus sont importants et seulement 18 % de la variance totale est expliquée). La prise en compte de l'effort de pêche de l'année précédente (non présenté ici), qui peut se justifier dans le cas où deux classes d'âge sont pleinement exploitées, n'apporte aucune amélioration notable. Par la suite, les ajustements qui retiennent comme variable l'effort de pêche ne tiendront compte que de celui de l'année en cours.

*Variables explicatives : indices d'upwelling des années  $i$  et  $i-1$  (fig. 8.2, tab. 2 : modèle n° 2)*

Les variations d'indice d'upwelling permettent, à elles seules, d'extraire 48 % de la variance totale des PUE observées. Les indices climatiques expliquent donc beaucoup mieux la variabilité observée dans les données, que ne le permet la seule connaissance de l'effort de pêche.

Les coefficients des indices d'upwelling sont significatifs et tous deux négatifs. Des conditions climatiques favorables (fort refroidissement) ont par conséquent un effet bénéfique en terme d'accroissement de la PUE. Ceci corrobore les hypothèses faites précédemment. L'indice

Tableau 2  
Valeurs des paramètres et des écarts-types (seuil 5 %) des différents modèles explicatifs des variations de PUE.  
Values of parameters and standard errors (5 %) for the different explicative models of CPUE variations.

Modèles	N°	Valeur des paramètres et de leurs écarts-types (S. E.)								% de la variance totale expliquée par le modèle
		AO	S. E. AO	A	S. E. A	B	S. E. B	C	S. E. C	
$PUE = A e^{-A_0 \cdot f} + \Sigma_1$	1	$1,3 \times 10^{-4}$	$0,9 \times 10^{-4}$	11,03	2,82	-	-	-	-	18
$PUE = A + B \cdot UPW_i + C \cdot UPW_{i-1} + \Sigma_2$	2	-	-	13,84	1,97	-0,090	0,033	-0,064	0,030	48
$PUE = e^{-A_0 \cdot f} (A + B \cdot UPW_i) + \Sigma_3$	3	$1,2 \times 10^{-4}$	$0,6 \times 10^{-4}$	16,04	3,18	-0,123	0,047	-	-	50
$PUE = e^{-A_0 \cdot f} (A + C \cdot UPW_{i-1}) + \Sigma_4$	4	$1,6 \times 10^{-4}$	$0,8 \times 10^{-4}$	16,07	4,33	-	-	-0,104	0,057	40
$PUE = e^{-A_0 \cdot f} (A + B \cdot UPW_i + C \cdot UPW_{i-1}) + \Sigma_5$	5	$1,4 \times 10^{-4}$	$0,5 \times 10^{-4}$	20,67	3,20	-0,129	0,036	-0,099	0,035	73

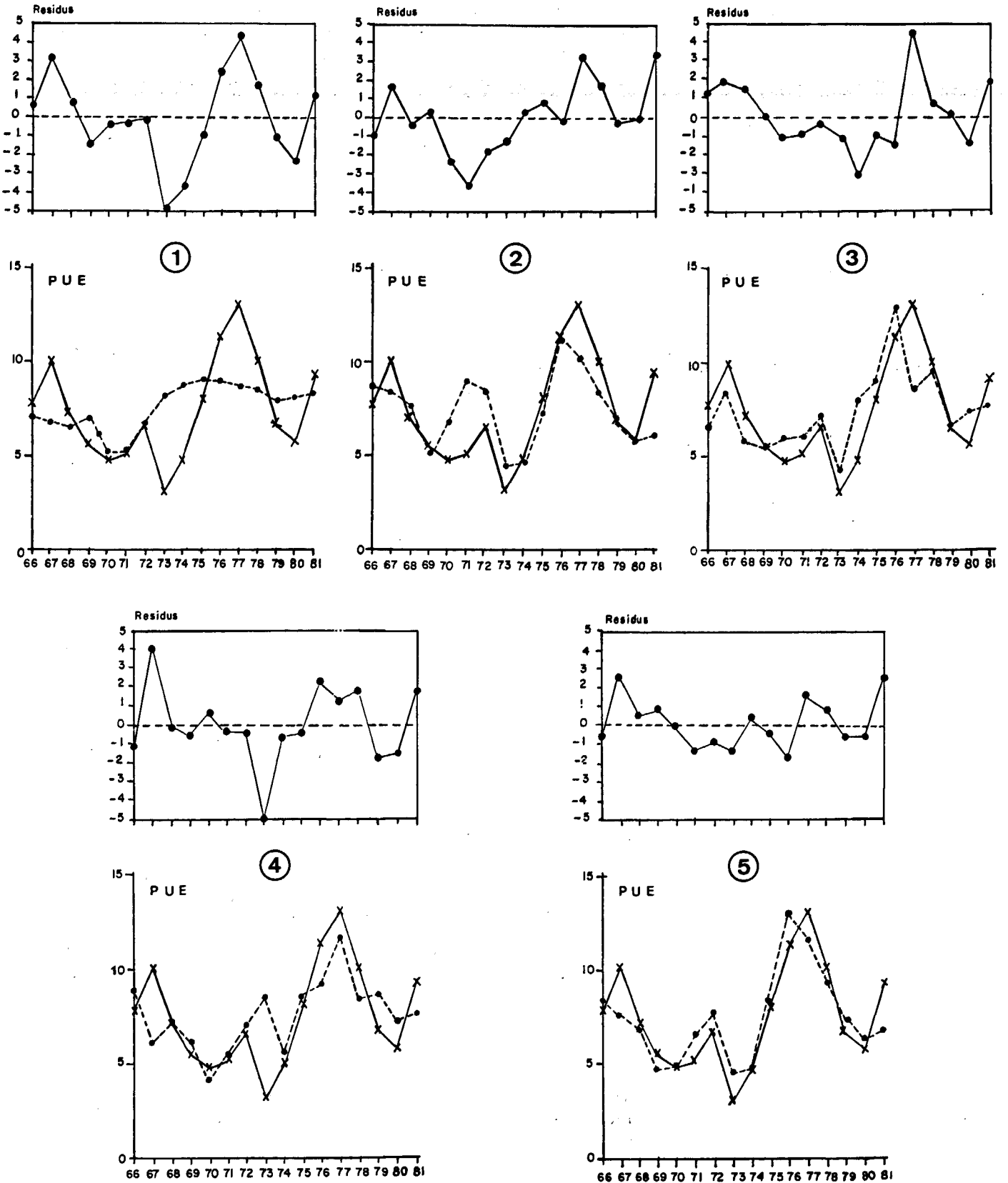


Figure 8

Évolution des PUE (prises par unité d'effort) entre 1966 et 1981, valeurs observées (trait plein) et valeurs ajustées (trait pointillé) par le modèle utilisant les paramètres suivants :

- 1) effort de pêche seul;
- 2) indices d'upwelling année  $i$  et  $i-1$  seuls;
- 3) effort et indice d'upwelling année  $i$ ;
- 4) effort et indice d'upwelling année  $i-1$ ;
- 5) effort et indice d'upwelling année  $i$  et  $i-1$ .

CPUE evolution (catch per unit of effort) from 1966 to 1981, observed values (solid line) and adjusted values (dashed line) by the model using the following parameters:

- 1) effort only;
- 2) upwelling indices, year  $i$  and  $i-1$  only;
- 3) effort and upwelling index, year  $i$ ;
- 4) effort and upwelling index, year  $i-1$ ;
- 5) effort and upwelling indices, year  $i$  and  $i-1$ .



d'upwelling de l'année en cours a une contribution relative plus importante que celle de l'année précédente.

*Variables explicatives : effort de pêche et indices d'upwelling de l'année  $i$  (fig. 8. 3, tab. 2 : modèle n° 3)*

Tenir compte des données d'effort et des indices climatiques de l'année en cours permet de décrire relativement bien les variations de PUE (50 % de la variance est expliquée), bien que les valeurs ajustées avec ce modèle divergent notablement des valeurs observées en 1974 et 1977.

*Variables explicatives : effort de pêche et indice d'upwelling de l'année  $i-1$  (fig. 8. 4, tab. 2 : modèle n° 4)*

Le modèle permet, comme précédemment, une description assez satisfaisante de l'évolution des PUE entre 1966 et 1981, à l'exception des années 1967, 1973 et 1976 où les résidus sont importants.

*Variables explicatives : effort de pêche et indices d'upwelling de l'année  $i$  et  $i-1$  (fig. 8. 5, tab. 2 : modèle n° 5)*

Le modèle prenant en compte l'effort de pêche et les indices climatiques de l'année  $i$  et  $i-1$  permet d'ajuster de façon satisfaisante les données calculées aux données observées, 73 % de la variance totale se trouve ainsi expliquée. Les résidus sont faibles, ils représentent en moyenne 7 % des valeurs observées pour les PUE. Ils ne présentent pas de tendance, en effet le coefficient de corrélation de rang de Spearman appliqué aux résidus ( $r_s=0.13$ ) n'est pas significatif au seuil de 5 %. Ce modèle semble donc pertinent pour décrire les variations des PUE.

## DISCUSSION

A partir de ces différents ajustements, certaines hypothèses peuvent être avancées concernant la dynamique des stocks de petits pélagiques côtiers de Côte-d'Ivoire :

— l'approche globale classique utilisant l'effort de pêche comme seule variable explicative des variations de PUE observées est insuffisante (fig. 8. 1);

— le choix, fait *a priori*, d'introduire des variables climatiques caractérisant l'intensité de l'upwelling, s'est révélé judicieux. La contribution des paramètres climatiques est déterminante pour comprendre l'évolution des PUE (fig. 8. 2);

— des considérations écologiques nous avaient amenés à prendre en compte les conditions climatiques lors de l'année de la pêche et de l'année précédente. Les contributions relatives de ces deux variables se sont révélées significatives. Cependant les PUE sont expliquées certaines années tantôt par l'une ou l'autre de ces deux variables. Le fait que ces variables ne semblent pas agir de façon uniforme sur toute la série mérite d'être approfondi par l'étude détaillée des figures 8. 3 et 8. 4.

Les années 1967, 1973 et 1976, chacune caractérisée par une forte anomalie climatique (fig. 3), illustrent particulièrement bien l'impact de l'upwelling de l'année en cours sur les PUE. En 1967 et 1976, les conditions

climatiques ont été particulièrement favorables (fort upwelling; fig. 3). Pour ces années, les PUE sont correctement expliquées par le modèle prenant en compte l'indice de l'année en cours (fig. 8. 3), et l'ajustement est mauvais si l'on utilise l'indice de l'année  $i-1$  (fig. 8. 4). Le mécanisme inverse s'observe en 1973, année où l'upwelling a été très faible (fig. 3). Les mauvaises conditions climatiques de 1973 sont probablement à l'origine des faibles niveaux de PUE observés cette année-là.

Cependant, la seule connaissance de l'effort de pêche et de l'upwelling de l'année en cours n'est pas suffisante pour expliquer l'évolution des PUE. Ainsi de forts résidus sont observés pour les années 1974 (résidu négatif), 1968 et 1977 (résidu positif; fig. 8. 3). Ces années sont caractérisées par un indice d'upwelling proche de la moyenne, mais sont précédées d'un événement climatique exceptionnel dont l'action sur les PUE de l'année a été décrite précédemment.

Les PUE de 1968 et 1977 sont sous-estimées par le modèle intégrant l'effort de pêche et les conditions climatiques de l'année en cours. Dans ce cas, le modèle n'intègre pas, vraisemblablement, les effets bénéfiques des conditions climatiques de 1967 ou de 1976 sur le recrutement (fig. 8. 3). Le modèle prenant en compte l'indice de l'année précédente et l'effort de pêche de l'année en cours nous donne au contraire un ajustement correct pour les années 1968 et 1977 (fig. 8. 4). Inversement, le faible upwelling de 1973 eut des répercussions négatives sur les PUE en 1974 (fig. 8. 4).

Ces quelques remarques sur l'interprétation de la qualité des ajustements pour certaines années corroborent l'intérêt qu'il y a d'intégrer dans ce type de modèle l'effort de pêche, les conditions environnementales lors de la pêche, mais aussi celles de l'année du recrutement. L'ajustement réalisé à l'aide de ces trois variables permet de décrire de façon satisfaisante l'évolution des PUE entre 1966 et 1981 (fig. 8. 5).

Si les différents résultats du modèle nous ont amenés à spéculer sur certains aspects de la dynamique des espèces pélagiques côtières de Côte-d'Ivoire, il faut reconnaître que seule une approche plus détaillée de ces problèmes pourrait confirmer les hypothèses qui ont été avancées.

## CONCLUSION

Les prélèvements réalisés par la pêche ont tendance à maintenir les populations de poissons pélagiques dans un état juvénile. La stabilité de ces écosystèmes jeunes est alors grandement tributaire des apports énergétiques, eux-mêmes fonction de conditions climatiques très fluctuantes. A l'échelle annuelle, la réponse dynamique à de tels « stress » condamne ces ressources à l'instabilité. Le modèle que nous avons proposé permet d'expliquer les variations de PUE observées en fonction de l'effort de pêche et des fluctuations d'indices d'upwelling. Si l'importance de la variabilité climatique sur les stocks de petits pélagiques côtiers de Côte-d'Ivoire a ainsi pu être soulignée, il n'en demeure pas moins que d'autres types de modèles, autorisant par

exemple une forte variabilité des PUE pour un niveau d'exploitation élevé, auraient pu être envisagés. Cependant, la qualité des données, le nombre des observations et l'étendue restreinte de la gamme des efforts observés ne permettent pas d'identifier sans ambiguïté un modèle parmi une famille de modèles relativement voisins.

Définir l'impact de l'environnement sur l'évolution d'un écosystème est un problème complexe qui nécessite de connaître les multiples interactions existant entre les différentes composantes, physiques et biologiques. En l'état actuel de nos connaissances, seule une schématisation extrême a pu être envisagée. Pour les stocks étudiés, il semble que les effets de l'environnement se font particulièrement sentir à deux niveaux très différents du cycle biologique des espèces :

— en premier lieu, des relations existent entre les facteurs climatiques et le recrutement. L'intensité de l'upwelling évalue alors cette influence. A un fort upwelling correspond une quantité importante de nourriture rendue disponible, cette nourriture abondante pourra alors favoriser la survie et le développement larvaire et ensuite celui des jeunes; le raisonnement inverse s'applique à un faible upwelling. Les résultats obtenus montrent que ce paramètre est particulièrement important lors d'une forte anomalie climatique;

— l'environnement semble également avoir une influence directe sur la disponibilité du poisson. En outre, une grande abondance de nourriture favorisera l'accroissement de la biomasse pélagique. Étant donné l'imbrication étroite de ces deux phénomènes et l'impos-

sibilité de les dissocier par la simple mesure d'une PUE, il est difficile de dire dans quelle mesure les PUE reflètent alors l'abondance apparente ou réelle des stocks. Ce problème, déjà soulevé par Binet (1982), apparaît comme crucial lorsqu'on tente de gérer les stocks. Les résultats qui ne prétendent aucunement résoudre ce problème, ont montré que ces facteurs, ou l'un d'eux, doivent jouer un rôle important pour comprendre l'évolution des PUE.

Nous ne prétendons pas, à partir d'une analyse aussi globale, démontrer les mécanismes de l'impact de l'upwelling et de la pêche sur les stocks, ce qui serait contredire la nature même de ce type d'approche. Nous pensons seulement que les remarques faites à partir des ajustements permettent, dans une certaine mesure, d'orienter les recherches sur les relations pêche-climat de façon plus sérieuse.

### Remerciements

Les auteurs sont très reconnaissants à Pierre Fréon, Francis Laloë et Denis Binet pour l'aide apportée et les nombreuses discussions qui ont permis l'aboutissement de ce travail. Celui-ci n'aurait pu être réalisé sans le soutien des directeurs des Centres de Recherches Océanographiques d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) et de Dakar-Thiaroye (Sénégal), et du Département d'halieutique de l'ORSTOM. Les calculs numériques ont été réalisés au Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (Sénégal) avec l'aide de F. Laloë.

### RÉFÉRENCES

- Bakun A., 1973. Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-1971, US Dep. Commerce, *NOAA Tech. Rep. NMFS SSAF*, 671, 103 p.
- Bakun A., 1978. Guinea Current upwelling, *Nature*, 271, 147-150.
- Bakun A., Parrish R. H., 1980. Environmental inputs to fishery population models for eastern boundary current regions, in: *Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes*, Lima, Peru, 20 April-5 May 1980, IOC Workshop Rep. 28, UNESCO, Paris, 67-104.
- Baron J. C., 1968. Étude préliminaire des protéines du cristallin de deux espèces de Sardinelles (*S. aurita*, *S. eba*), *Doc. Sci. Prov., CRO Abidjan*, 28, 21 p.
- Baron J. C., 1969. Note sur le sang de *Sardinella eba*, *Doc. CRO Abidjan*, non référencé, 17 p.
- Belvéze H., 1984. Biologie et dynamique des populations de sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum) peuplant les côtes atlantiques marocaines et propositions pour un aménagement des pêcheries, *Thèse Doct. État, Univ. Bretagne Occidentale*, 532 p.
- Belvéze H., Erzini K., 1983. The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (*S. pilchardus* Walbaum) in the Moroccan Atlantic fishery, *FAO Fish. Rep. FAO Inf. Pesca.*, 292, 2, 285-328.
- Ben Tuvia A., 1959. Fluctuations in the stock of *Sardinella aurita* and its dependence on temperature and rain. *Proc. the World Scientific Meeting on the biology of sardines and related species*, Rome 14-21 September, Vol. 3, 1193-1203.
- Bertalanffy L. von, 1973. *Théorie générale des systèmes*, Dunod, ed., 1<sup>re</sup> édition, 298 p.
- Binet D., 1976. Biovolumes et poids secs zooplanctoniques en relation avec le milieu pélagique au-dessus du plateau ivoirien, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 14, 4, 301-326.
- Binet D., 1982. Influence des variations climatiques sur la pêcherie des *Sardinella aurita* ivoiro-ghanéennes : relation sécheresse-surpêche, *Oceanol. Acta*, 5, 4, 443-452.
- Binet D., 1983. Phytoplankton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonniers dans le Golfe de Guinée, *Oceanogr. Trop.*, 18, 2, 331-335.
- Blaxter J. H. S., Hunter J. R., 1982. *The biology of clupeoid fishes, Advances in marine biology*, Academic Press, London and New York, Vol. 20, 1-223.
- Dia A. K., 1972. Étude de la nutrition de certains clupéidés de Côte-d'Ivoire, *Rapp. Sci. UNDP/SF/288/IVC6 Abidjan*, RS11/72.
- Doubleday W. G., 1976. Environmental fluctuations and fisheries management, *ICNAF selected papers*, n° 1, 141-150.
- FAO, 1984. 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, 1980. Rapport du groupe de travail *ad hoc* sur les sardinelles des côtes de Côte-d'Ivoire - Ghana - Togo, COPACE/PAGE, Sér. 80/21 (Fr.), FAO Rome, 73 p.
- FAO, 1982. Report of the *ad hoc* working group on *Sardinella* off the coast of Ivory Coast-Ghana-Togo, CECAF/TECH/82/40 (En), 72 p.
- Fonteneau A., 1978. Analyse de l'effort de pêche des thoniers senneurs franco-ivoiro-sénégalais, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 16, 3-4, 285-307.
- Fonteneau A., Marchal E. G., 1970. Récolte, stockage et traitement des données statistiques relatives à la pêche des sardiniers (filet tournant) en Côte-d'Ivoire, *Doc. Sci., CRO Abidjan*, 1, 21-30.
- Fox W. W., 1970. An exponential surplus yield model for optimizing exploited fish populations, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1, 80-88.
- Fréon P., 1980. Choix d'une unité d'effort de pêche pour les flottilles sardinières semi-industrielles et artisanales au Sénégal, *Doc. Sci. CRO, Abidjan*, 11, 1, 1-35.
- Fréon P., 1983. Production models as applied to substocks depending on upwelling fluctuations, in: *Proc. expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources*, edited by G. D. Sharp and J. Csirke, *FAO Fish Rep.*, 292, 3, 1047-1066.

- Fréon P., 1984. Des modèles de production appliqués à des fractions de stocks dépendantes des vents d'upwelling (pêche sardinière au Sénégal), *Océanogr. Trop.*, **19**, 1, 67-94.
- Fréon P., 1986. Réponses et adaptation des stocks de clupeides 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 Doct. État, Univ. Aix-Marseille II*.
- Frontier S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, **8**, 4, 445-464.
- Garcia S., 1984. Les problèmes posés pour l'aménagement des ressources instables, *Conférence présentée lors de l'atelier DANIDA/FAO/COPACE sur l'aménagement et le développement des pêches, Santa Cruz de Ténérife, 1-10/6/83*, FAO Rome, 30 p.
- GENSTAT, 1980. *A general statistical program*, Lawes Agricultural Trust (Rothamsted Experimental Station), Harpenden, Hertfordshire, UK.
- Graham M., 1935. Modern theory of exploiting a fishery and application to North Sea trawling, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, **10**, 2, 264-274.
- Hartsuijker L., 1972. Analysis of the biometric data from samples of *Sardinella eba* and *Sardinella aurita*. Projet de développement de la pêche pélagique côtière, FAO/PNUD RS 9/72, 12 p.
- Hem S., 1976. État des stocks pélagiques côtiers en Côte-d'Ivoire, *Doc. Sci. CRO Abidjan*, **7**, 2, 29-47.
- Houghton R. W., 1976. Circulation and hydrographic structure over the Ghana continental shelf during the 1976 upwelling, *J. Phys. Oceanogr.*, **6**, 909-924.
- Krzej S., 1971. Étude de la distribution et de l'abondance des larves de clupéidés sur le plateau continental ivoirien durant la période 1971-1972. Projet de développement de la pêche pélagique côtière, FAO/PNUD RS 6/72, 15 p.
- Lasker R., Sherman K. (eds), 1981. The early life history of fish: recent studies, *Rapp. PV Cons. Int. Explor. Mer*, **178**, 607 p.
- Lasker R., MacCall A., 1983. New ideas on the fluctuations of the clupeoid stocks off California, CNC/SCOR, *Proc. Joint Oceanographic Assembly 1982. General Symposium*, Canadian National Committee Scientific on Oceanic Research, Ottawa, Ontario, 110-120.
- Laurec A., Le Guen J. C., 1977. Prises par unité d'effort des senneurs et abondance : impact des structures fines, *Rec. Doc. Sci. ICCAT*, **7**, SCRS/77/97, 1, 30-54.
- Laurec A., Le Guen J. C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées, concepts et modèles. Tome I, *Rapp. Sci. Tech. CNEXO*, **45**, 117 p.
- Marshall B. E., 1982. The influence of river flow on pelagic sardine catches in lake Kariba, *J. Fish. Biol.*, **20**, 4, 465-469.
- Marchal E. G., 1967. La pêche des sardinières ivoiriennes en 1966, *Doc. Sci. Prov. CRO Abidjan*, **19**, 26 p.
- Marchal E. G., Picaut J., 1977. Répartitions et abondance évaluées par échantillonnage des poissons du plateau ivoiro-ghanéen en relation avec les upwellings locaux, *J. Rech. Océanogr.*, **2**, 4, 39-57.
- May R. M. (eds), 1984. *Exploitation of marine communities*, Dahlem Konferenzen, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, 366 p.
- May R. M., Beddington J. R., Horwood J. W., Shepherd J. G., 1978. Exploiting natural populations in an uncertain world, *Math. Biosci.*, **42**, 219-252.
- Morlière A., 1970. Les saisons marines devant Abidjan, *Doc. Sci. CRO Abidjan*, **1**, 1-15.
- Nieland H., 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast of Senegal, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **180**, 369-373.
- ORSTOM, 1976. Rapport du groupe de travail sur la sardinelle (*S. aurita*) des côtes ivoiro-ghanéennes, Fishery Research Unit Tema, Centre de Recherches Océanographiques Abidjan, ORSTOM, 62 p.
- Pella J. J., Tomlinson P. K., 1969. A generalized stock production model, *Bull. IATTC*, **13**, 419-496.
- Pella J. J., Psaropoulos C. T., 1975. Measures of tuna abundance from purse seine operations in the Eastern Pacific Ocean adjusted from fleet wide evolution of an increasing fishing power, 1960-1971, *Bull. IATTC*, **16**, 4, 283-399.
- Picaut J., 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic, *J. Phys. Oceanogr.*, **13**, 18-37.
- Saville A., 1980. The assessment and management of pelagic fish stocks, A Symposium held in Aberdeen 3-7 juillet 1978, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **177**, 157 p.
- Sharp G. D., Csirke J. (eds), 1983. Proceedings of the expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica, 18-29 April 1983, *FAO Fish. Rep.*, **291**, 2 and 3, 1224 p.
- Shepherd J. G., Pope J. G., Cousens R. D., 1984. Variations in fish stocks and hypothesis concerning their links with climate, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **185**, 255-267.
- Sissenwine M. P., 1984. Why do fish populations vary?, in: *Exploitation of marine communities*, edited by R. M. May, Dahlem Konferenzen, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, 59-94.
- Skud B. E., 1982. Dominances in fishes: the relation between environment and abundance, *Science, Reprint Ser.*, **216**, 144-149.
- Soutar A., Isaacs J. D., 1974. Abundance of pelagic fish during the 19th and 20th centuries as recorded in anaerobic sediment off the Californias, *Fish Bull. NOAA/NMFS*, **72**, 257-275.
- Troadec J. P., Clark W. G., Gulland J. A., 1980. A review of some pelagic fisheries in other areas, ICES Symposium on the biological basis of pelagic fisheries and their management, *Rapp. PV Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, **177**, 252-277.