
Acronymes

AC	– Azores Current
AVISO	– Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic
AVHRR	– Advanced Very High Resolution Radiometer
AWA	– Ecosystem Approach to the management of fisheries and marine environment in West Africa
BCS	– Benguela Current System
CC	– Canary Current
CCS	– Canary Current System
CalCS	– California Current System
CanCS	– Canary Current System
CanUC	– Canary Upwelling Current
CFSR	– Climate Forecast System Reanalysis
COADS	– Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set
CRODT	– Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye
DEB	– Dynamic Energy Budget
EBUS	– Eastern Boundary Upwelling System
FAO	– Food and Agriculture Organisation
GEBCO	– General Bathymetry Chart of the Oceans
HCS	– Humboldt Current System
IAW	– Intermediate Antarctic Waters
IBM	– Individual Based-Model
IMROP	– Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches
ITCZ	– InterTropical Convergence Zone

LMI/ECLAIRS	– Laboratoire Mixte International Études du climat en Afrique de l'Ouest
MC	– Mauritanian Current
MW	– Mediteranean Waters
NACW	– North Atlantic Central Water
NADW	– North Atlantic Deep Waters
NEC	– North Equatorial Current
NECC	– North Equatorial Counter Current
NPZD	– Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus
ROMS	– Regional Oceanic Modeling System
SACW	– Atlantic Central Waters
SCOW	– Scatterometer Climatology of Ocean Winds
SM	– Senegal-Mauritania
SST	– Sea Surface Temperature
SSH	– Sea Surface Height
SW	– Surface Waters
SECOCIMO	– Senegalese COastal CIrculation Modelling
SeaWiFS	– Sea-Viewing Wide Field-of-View Sensor
UPSEN	– Uwelling du Sénégal
WOA	– World Ocean Atlas
WRF	– Weather Research & Forecasting

Résumé

Le système d'upwelling Nord Ouest africain au large du Maroc, de la Mauritanie et du Sénégal est le système le plus productif au monde en terme de biomasse planctonique. La zone sénégalomauritanienne, située dans la partie Sud du système, soutient une importante pêcherie de *Sardinella aurita*, l'espèce de petit poisson pélagique la plus abondante. Dans ces systèmes la dynamique des populations de petit poisson pélagique comme la sardinelle est très liée à la variabilité de l'upwelling. Ainsi le succès du recrutement des juvéniles de poisson dépend fortement de la circulation locale où les larves peuvent être, soit retenues dans les zones de nourriceries côtières favorables à leur survie, soit dispersées vers la large où elles sont soumises à la prédation et au manque de nourriture. Dans un contexte de gestion de cette ressource partagée par plusieurs pays, comprendre les facteurs qui contrôlent les stocks des petits pélagiques le long des côtes, est un enjeu crucial pour les pêcheries de ces régions.

Le premier objectif de ce travail de thèse est d'utiliser pour la première fois dans le système sénégalomauritanien une approche de modélisation individu centré (IBM) visant à étudier les premiers stades de vies (oeufs et larves) de la sardinelle, et à comprendre l'influence des paramètres environnementaux sur la dynamique des populations. L'évolution des individus dans leur environnement est étudiée à partir de simulations océaniques régionales dont les sorties sont utilisées comme forçages du modèle IBM.

Les résultats obtenus renseignent sur la rétention larvaire en fonction des lieux et dates de ponte. L'impact de la migration verticale et de l'effet de seuil de températures létales sur la survie des larves a également été évalué. Nous montrons que la stratégie de ponte de *Sardinella aurita* résulte de la combinaison de deux facteurs : (1) une rétention élevée associée à la circulation locale et (2) à la disponibilité en nourriture. Le modèle révèle également une importante connectivité larvaire entre les différentes sous-zones de ponte et le Sud du système. Ceci souligne l'importance d'une gestion concertée du stock de la sardinelle à l'échelle régionale.

Le second objectif de la thèse est d'étudier la variabilité interannuelle de l'habitat de ponte de la sardinelle à l'intérieur de ces zones de rétention larvaire. Un modèle couplé physique biogéochimie (ROMS-PISCES) est utilisé pour évaluer l'habitat de ponte de la

sardinelle. Le volume potentiel de l'habitat de ponte (PHV) est défini comme une fonction de la température, de la salinité et de la profondeur. Nous avons également utilisé le PHV, la biomasse de plancton, le succès de la rétention et de la survie des larves pour étudier la variabilité interannuelle de l'abondance de sardinelle et les années de fort recrutement estimées à partir des campagnes acoustiques d'évaluation de stock menées durant la période 1996-2006. Nos résultats nous suggèrent que les périodes de fort volume d'habitat et de faible mortalité larvaire pourraient expliquer les périodes de biomasses importantes pendant la période 1996-1999. Cette étude nous a aussi permis de proposer des hypothèses permettant d'expliquer la période de fort recrutement observée en 1998-1999.

Mots clés : *Sardinella aurita*, upwelling sénégal-mauritanien, modèle bio-physique, rétention larvaire, habitat de ponte, recrutement, connectivité larvaire.

Remerciements

L'évocation de ce mot signifie bien que la thèse se termine, 3 années de recherche, de rencontres amicales ou professionnelles. Je tiens tout d'abord à remercier Amadou Thierno Gaye, Directeur du LPAOSF et aussi directeur de thèse. L'initiation à la recherche a commencé avec vous depuis le Master, vous m'avez accueilli dans ce labo, et aujourd'hui je peux revendiquer ma pleine appartenance à cette famille du LPAOSF. Cette thèse étant une cotuelle entre le Sénégal et la France, je voudrais remercier Marina Levy d'avoir bien acceptée, sans me connaître de co-diriger ce travail de thèse. Ton accueil au LOCEAN a été toujours chaleureux notamment au sein de l'équipe PHYBIOCAR.

Un grand Merci à Vincent Echevin. Beaucoup de choses que j'ai connues ont passé par toi. Tu as été la personne la plus impliquée dans cette thèse et pris le temps pour m'aider ou me corriger. C'est grâce à tes qualités humaines indéniables ainsi qu'à tes remarques, parfois beaucoup, mais toujours percutantes et justifiées que j'ai pu mener à bien ce travail. Merci également de m'avoir encadré à distance, ce n'est pas simple depuis le Sénégal, nos récurrentes réunions par skype ont fini par payer.

L'autre personne qui aura marqué ce travail de thèse est sans nul doute Timothée Brochier. J'ai découvert l'univers de la modélisation écologique avec toi. Depuis mon initiation à ICHTHYOP, certains de mes amis m'ont surnommé monsieur le poissonnier. Surnom que j'accueille fièrement tant tu m'auras aidé à découvrir toutes les spécificités de cet outils numérique. Merci aussi pour avoir apporté de la matière à ce travail, de par ton analyse éclairé, ton besoin constant d'innovation. Merci d'avoir donné de ton temps, passer au labo me voir deux fois par semaine je l'imagine n'était pas facile surtout que nos réunions pouvaient parfois être longs. Merci aussi pour les bons moments de pause, les déjeuner au resto de Hann ou à celui de la fac Science.

Je ne pourrais pas oublier Eric Machu. Il a cette capacité de prendre tout avec son calme légendaire et de vous rassurer sur tous vos angoisses. Je me souviens encore de ces mots : Baye si tu veux quelque chose n'hésite pas à me le dire". Si Timothée a été mon maître d'ICHTHYOP, tu es la personne qui m'a acquise les bases de la biogéochimie et ce dès l'époque du cours de Master. Merci aussi pour l'accueil dans le climat humide de la Bretagne. A Brest mes premiers pas l'ont été au port sur ton voilier, tu m'as offert

mon premier thièbou dieune hors du Sénégal et tout cela a grandement contribué à mon intégration dans cette partie de la France.

Au cours de mes différents séjours hors du Sénégal, j'ai rencontré des personnes pleines d'humanité. Je veux penser à Pierre Amael Auger, le père d'Abel. Ta bonne humeur a grandement facilité mon séjour à Brest. Merci beaucoup de ton soutien aussi bien technique que moral. Ce lien amical fort a même continué jusque dans la phase fatidique de la rédaction où tu as bien voulu me relire quelques chapitres.

Je voudrais remercier toute la famille du LPAOF mais particulièrement mes amis du bureau 1 (l'unique bureau en fait). Je pense en premier au grand Serigne Abdou lahat Dieng pour son amitié, son talibé (humilité), son sens du dépannage en tout genre (matlab, linux, installation, ...). Même si tu n'es pas encore logué (Diakhaté comprendra) tu restes le seul Marabout de ce labo. A Moussa Diakhaté je voudrais te dire que j'ai un remerciement. En fait un vrai remerciement (mdrr) pour tous les moments partagés, que ça soit à Paris à la recherche du parfum xbolt dans les supermarchés du Lidl ou au resto cope thièp et Adama ici à Dakar, à discuter avec intérêt de tous les thèmes. Je n'oublie pas Marie Jeanne, Sémou Ndao et Saliou Faye (Malo-Malo).

Quand je sors de notre vrai bureau je voudrais faire un clin à Siny Ndoeye. Un vrai frère, de Dakar à Rufisque en passant parfois à Lac Rose. Dit à Madame que je n'oublierai jamais les soupou kandj avec carotte.

Mes pensées vont au chef Alassane Ba, à Dramé tonton, Lamine Mbaye (mon compagnon du soir) et à tous les autres lpaofsiens. Je n'oublie bien sûr pas les filles, Soukèye Cissé, Lala et Aissatou. Merci appuyé à Sokhna Ka, ma soeur de toujours. Je prends l'engagement de te réintégrer dans la famille du LPAOSF.

J'ai une pensée forte à tous mes camarades du PDI. Chaque année, pendant 3 ans, on a partagé 3 semaines de folies entières à Bondy. Tout en complexité, je me souviens de nos regroupements dans la grande cuisine de Bondy à partager, à rires et à s'enrichir de nos cultures diversifiées. Même si l'équipe Sénégal a toujours dominé les autres nations, certains ont pu quand même sauver l'honneur de leur pays. Je pense à monsieur le ministre Zongo du Burkina (n'oublie pas de m'engager), au passionné de foot Pierre (Menes) et à Arnaud de France, et au très souriant Youssef du Maroc.

Je remercie mes amis de toujours. Massar Thioune pour les moments de folies hors des activités pesantes de recherche. A Doudou sapa Gueye, Tapha Gueye et au lointain Youssou Dia. Que cette amitié perdure encore des années durant.

Je remercie également les deux financeurs de la thèse, d'une part l'IRD à travers le PDI (programme doctorale international) et d'autre part l'UPMC, qui soutiennent le programme de modélisation des systèmes complexes avec plusieurs thèse en cotutelle dans des pays du Sud.

Je tiens ensuite à remercier les personnes qui ont accepté de lire et de critiquer ce travail de thèse. Notamment les rapporteurs et les examinateurs.

Les derniers remerciements iront à ma famille. Merci surtout à ma mère, la ndiayenne qui est à la base de tout. Sans toi je ne serais certainement pas arrivé aussi loin. Je remercie également mon papa, pour les encouragements et les prières. Merci à mes deux folles sœurs (marèma et anta), à mes deux nièces djiné (Marie et Collé), à tous mes frères et sœurs. Un grand merci à mon oncle Baba Ndiaye. Un remerciement particulièrement accentué à Ndiaye Baba.

Dierediefety Serigne Saliou

Acronymes

AC	– Azores Current
AVISO	– Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic
AVHRR	– Advanced Very High Resolution Radiometer
AWA	– Ecosystem Approach to the management of fisheries and marine environment in West Africa
BCS	– Benguela Current System
CC	– Canary Current
CCS	– Canary Current System
CalCS	– California Current System
CanCS	– Canary Current System
CanUC	– Canary Upwelling Current
CFSR	– Climate Forecast System Reanalysis
COADS	– Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set
CRODT	– Centre de Recherche Océanographique Dakar Thiaroye
DEB	– Dynamic Energy Budget
EBUS	– Eastern Boundary Upwelling System
FAO	– Food and Agriculture Organisation
GEBCO	– General Bathymetry Chart of the Oceans
HCS	– Humboldt Current System
IAW	– Intermediate Antarctic Waters
IBM	– Individual Based-Model
IMROP	– Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches
ITCZ	– InterTropical Convergence Zone

LMI/ECLAIRS	– Laboratoire Mixte International Études du climat en Afrique de l'Ouest
MC	– Mauritanian Current
MW	– Mediteranean Waters
NACW	– North Atlantic Central Water
NADW	– North Atlantic Deep Waters
NEC	– North Equatorial Current
NECC	– North Equatorial Counter Current
NPZD	– Nutrient-Phytoplankton-Zooplankton-Detritus
ROMS	– Regional Oceanic Modeling System
SACW	– Atlantic Central Waters
SCOW	– Scatterometer Climatology of Ocean Winds
SM	– Senegal-Mauritania
SST	– Sea Surface Temperature
SSH	– Sea Surface Height
SW	– Surface Waters
SECOCIMO	– Senegalese COastal CIrculation Modelling
SeaWiFS	– Sea-Viewing Wide Field-of-View Sensor
UPSEN	– Uwelling du Sénégal
WOA	– World Ocean Atlas
WRF	– Weather Research & Forecasting

Table des figures

1.1	Distribution des concentrations en chlorophylle issue de la climatologie mensuelle SeaWiFS (Septembre 1997 – Septembre 2007) dans les quatre EBUS. Le diagramme inséré dans chaque sous-figure présente la production primaire moyenne (PP en bleue) et les prises de pêche (entre la côte et 100 km au large) pour les années 1998-2005 (en rouge). D'après (Chavez and Messié, 2009).	6
1.2	Illustration d'un contrôle de type « wasp-waist » simplifié sur les communautés de plancton et de prédateurs supérieurs (Cury et al., 2000).	7
1.3	Captures de sardinelle (<i>Sardinella aurita</i> + <i>sardinella maderensis</i>) pour la pêche artisanal (a) et industrielle (b) au Sénégal, et en Mauritanie pour la pêche industrielle seulement (c). (FAO, 2012; Deme et al., 2012).	9
1.4	Représentation schématique du mécanisme de remontée d'eau côtière. Les vents parallèles à la côte et dirigés vers l'Équateur (flèches noires) déplacent les masses d'eau superficielles vers le large (flèches bleues). Par effet de compensation, des masses d'eau profondes remontent au niveau de la côte (flèches rouges). Le gradient côte-large de vents parallèles à la côte crée un rotationnel de vent qui permet localement des remontées d'eau par le mécanisme de pompage d'Ekman (flèches jaunes) (adaptée de Rykaczewski and Checkley (2008)).	11
1.5	Carte schématique de la zone d'étude (cadre en tireté) , incluant la péninsule Ibérique et la région d'upwelling Nord-Ouest Africaine et ces principaux courants de surface : les courants des Açores et du Portugal, le Courant Nord Equatorial et le Contre Courant Nord Equatorial. L'isobathe 200 m est indiqué en ligne continue. (adaptée de, Benazzouz et al., 2014).	13
1.6	Topographie (m) de la zone de l'upwelling Nord-Ouest Africain issue de GEBCO 30'. Les iso-contours 200 et 2000 m de profondeur sont indiqués en noir.	14

1.7	Circulation de surface dans le système d'upwelling Nord Africain (d'après Mittelstaedt (1991) pour(a) l'hiver et (b) l'été	17
1.8	Valeur moyenne annuelle de (a) la température à 200m de profondeur (en °C), (b) de la concentration en nitrate à 200m (en mmolN.m ⁻³). Les champs sont extraits de la climatologie CARS dans sa version de 2009.	19
1.9	Variation saisonnière des concentrations en nitrates (mmolN.m ⁻³), moyennées dans les 60 premiers mètres de la colonne d'eau, et issues de la climatologie saisonnière CARS 2009 : a) hiver (Janvier-Février-Mars), b) printemps (Avril-Mai-Juin), c) été (Juillet-Août-Septembre) et d) automne (Octobre-Novembre-Décembre).	21
1.10	Sardinelle ronde, <i>Sardinella aurita</i> (Valenciennes, 1847).	25
1.11	Distribution géographique de <i>Sardinella aurita</i> (zone rouge). Source : www.fao.org/figis/geoserv 26	
1.12	Migration de <i>Sardinella aurita</i> dans la zone Nord-Ouest africaine, reflétant les caractéristiques océanographiques régionales et saisonnières. D'après Zeeberg et al. (2008).	29
2.1	Principales étapes de l'approche lagrangienne pour la modélisation des premiers stades de vies des petits pélagiques (Parada, pers. Com., tiré de Brochier, 2009).	34
2.2	Gradient de pression sur une Grille Arakawa de type « C »	39
2.3	Domaine "parent" de la configuration CANARY (grille "parent" : 30°W – 5°W et 5°N – 38°N, 1/4°). Le domaine haute résolution (grille "enfant" ; 23°W – 9°W et 21.5°N – 31.5°N, 1/12°) est représenté par la zone dans le rectangle blanc et, la configuration "SM1" (24°W- 13°W et 8.5°N – 23°N, 1/12°) utilisée durant cette thèse est encadrée par le rectangle noir. Le fond de carte indique la température de surface (°C) en Mars de l'année 6. . . .	41
2.4	Description schématique de la structure du modèle d'écosystème PISCES (Aumont and Bopp, 2006). En rouge les nutriments ; en vert, le phytoplancton, en orange, le zooplancton ; en noir, les détritus.	44
2.5	Définition de la zone de lâcher des particules. La frontière de la zone de lâcher correspond à l'isobathe 200 m.	46
3.1	Variation saisonnière de la rétention pour différents âge de début de la migration verticale diurne (DVM) entre la surface et une profondeur de 60m. Les expériences sont réalisées pour un âge de 6 jours (rouge), 7 jours (vert), 8 jours (bleu) et 9 jours (noir) après l'éclosion. Plus le début de la DVM est tôt plus la rétention augmente.	51

3.2	Variation saisonnière de la rétention pour différentes profondeurs pour la migration verticale diurne (DVM). Les courbes sont obtenues pour des expériences réalisées entre la surface et des profondeurs de 20 m (rouge), 30 m (b), 60 m (bleu) et 100 m (noire). La rétention diminue lorsque la profondeur de DVM est très proche de la surface.	52
3.3	Variation saisonnière de la rétention pour différentes profondeurs pour la migration verticale diurne (DVM). Les courbes sont obtenues pour des expériences réalisées entre la surface et des profondeurs de 20 m (rouge), 30 m (b), 60 m (bleu) et 100 m (noire). La rétention diminue lorsque la profondeur de DVM est très proche de la surface.	53
3.4	SeaWiFS Surface chlorophyll-a concentration annual mean (mg Chl m ⁻³), over the period 1997-2006. Black contour marks the 200 m isobath. Hatched areas correspond to observed spawning locations (adapted from Boëly et al., 1982).	59
3.5	Sea Surface Temperature (SST, °C) during winter (January-March) (top) and summer (July-September) (bottom) for SM1 (a,d), SM2 (b,e) model output, and Pathfinder observations (c,f).	65
3.6	Sea Surface Temperature (SST, °C) during winter (January-March) (top) and summer (July-September) (bottom) for SM1 (a,d), SM2 (b,e) model output, and Pathfinder observations (c,f).	66
3.7	Annual mean shelf retention rates (% of larvae) for (a) SM1 and (b) SM2 over the Senegalese-Mauritanian shelf. Results for the Passive Transport (PT) experiment are shown. Horizontal black lines mark the limit of the northern (19.5°N-21°N), central (14.75°N-19.5°N) and southern (12°N-14.75°N) retention areas (see text). Note that the color bar is saturated as maximum values of 90 % can be reached on the southern shelf areas for SM2	67
3.8	Seasonality of shelf retention rates (% of larvae) in three regions of the Senegalese- Mauritanian coast, for SM1 (simple lines with round marks) and SM2 (thick lines). Results for PT (red) , DVM20 (green), DVM30 (blue) are shown for the northern area (a), central area (b) and southern area (c). Error bars mark the standard deviation from monthly means. Yellow rectangles indicate a priori observed spawning periods.	68
3.9	Seasonality of shelf retention rates (% of larvae) in the case of different lethal temperature thresholds : 14°C (red line), 16°C (green line) and 18°C (blue line). Experiments were achieved following a DVM60 scenario for the northern (a,b), central (c,d) and southern (e,f) areas. DVM60 without any temperature effect is shown in black. SM1 and SM2 model results are shown in the left and right columns respectively. Yellow rectangles indicate a priori observed spawning periods.	70

3.10	Exchange rate (%) for larvae reaching the northern or southern limits of their spawning areas for the northern (a,b), central (c,d) and southern (e,f) areas . SM1 and SM2 model results are shown in the left and right columns respectively.	72
3.11	Wind stress (arrows, N.m-2) and wind stress curl (colors, N.m-3) from the different products (see text) forcing SM1 (a) and SM2 (b) simulations during winter (January-March). The zero wind stress curl is contoured in blue.	74
3.12	Bathymetry profiles in the southern area (14°N) from SM1 (dark line), SM2 (blue line) and Gebco observations (red line).	75
3.13	Seasonal variations of the the cross-shore horizontal current (cm s-1) averaged over the continental shelf (delimited by the 200 m isobath) in the northern (a,b), central (c,d) and southern (e,f) region for SM1 (left) and SM2 (right). Onshore (offshore) flow is represented by positive (negative) values.	76
3.14	Temperature (°C) and horizontal current (cm s-1) at 20 m (top) and 60 m (bottom) depths for SM1 (left) and SM2 (right) in December for the northern area.	77
3.15	Same as Figure 3.14, in June for the central area.	78
3.16	Same as Figure 3.14, in June for the southern area.	79
3.17	SeaWIFS surface chlorophyll (mg Chl m ⁻³ , green line) averaged between the coast and the 200 m isobath, retention of living (thick blue line with round marks) and dead (thin blue line) larvae for the northern (a), central (b) and southern (c) areas. Experiment using DVM60 and a lethal temperature of 16°C are shown. Yellow rectangles indicate a priori observed spawning periods.	80
4.1	Zone Nord-Ouest africaine prospectée au cours des campagnes acoustiques d'évaluation de biomasse de petits pélagiques menées par par le R.V. Fridtjof Nansen entre 1996 et 2006. Le schéma de la prospection suit des radiales en zigzag ou des radiales parallèles à la côte. Tirée de Braham (2010). . .	86
4.2	(a) Estimations de la biomasse totale de sardinelle (bars noires) et (b) des spectres tailles associées (bars en couleurs) au cours des campagnes menées par le R/V Fridtjof Nansen durant la période 1996-2006 pour le Sénégal et la Mauritanie.	87

4.3	Représentation schématique des trois types d'habitats de ponte : potentiel, réalisé et efficace. L'habitat potentiel correspond aux zones favorables à la ponte. L'habitat réalisé correspond aux zones de l'habitat potentiel où la ponte a effectivement lieu à un moment donné. L'habitat efficace correspond aux zones de l'habitat réalisé qui ont donné lieu à un recrutement positif pour la population. A l'extérieur, les zones ne sont pas favorables à la ponte. D'après Planque et al., (2007).	88
4.4	4 Moyenne saisonnière de la température de surface de la mer (SST) (1985-2009) pour les données satellites AVHRR (a,b) et pour le modèle ROMS (c,d). Les vecteurs correspondent au courants de surface issus du Programme Global Drifter (1979- 2013, Lumpkin and Johnson, 2013) (b,d) et pour le modèle ROMS (c,d) : en hiver (à gauche) et en été (à droite). Tirée de Auger et al. (2015).	91
4.5	Moyenne annuelle de la chlorophylle de surface (1998-2009) pour SeaWiFS (a,b) et pour le modèle ROMS-PISCES (c,d) en hiver (à gauche) et en été (à droite). Fournie par P.A. Auger.	92
4.6	Climatologie saisonnière de la chlorophylle de surface moyennée dans la bande côtière 0-200 k le long de la région sénégal-mauritanienne pour (a) les observations SeaWiFS et (b) pour le modèle. Fournie par P.A. Auger.	92
4.7	(a) SST mensuelles moyennées entre les latitudes 12°N et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour ROMS (bleu) et les observations satellites AVHRR (rouge). (b) Même chose pour l'anomalie du signal de SST.	93
4.8	Concentrations de chlorophylle de surface mensuelles moyennées entre les latitudes 12°N et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour le modèle ROMS-PISCES (bleu) et les observations SeaWiFS (rouge).	94
4.9	(a) Biomasse de phytoplancton mensuelles intégrée sur les 60 premiers mètres et entre les latitudes 12° et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour le modèle ROMS-PISCES (en bleu). (b) Même chose pour le zooplancton (en bleu). Les lignes vertes tiretées correspondent à la moyenne glissante sur 12 mois des biomasses calculées.	95
4.10	(a) Variation saisonnière du volume d'habitat potentiel de ponte intégré sur les 60 premiers mètres et entre les latitudes 12°N et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m (en haut) et (b) diagramme latitude temps de ce même volume d'habitat.	96
4.11	Variation interannuelle de l'habitat potentiel de ponte intégré sur les 60 premiers mètres et entre les latitudes 12° et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour le modèle ROMS-PISCES (en bleu). La ligne verte tiretée correspond à la moyenne glissante sur 12 mois de l'habitat calculé.	97

4.12	Variation saisonnière de l'habitat de ponte potentielle (rouge), de la rétention et de la biomasse totale de plancton (phytoplancton + zooplancton) moyennée dans la zone sénégal-mauritanienne (12°N-21°N).	98
4.13	Diagramme Latitude xTemps du (a) volume d'habitat potentiel (m-3), de la (b) rétention (%) et de la biomasse totale de plancton (g.C.m-2) moyennée dans la zone sénégal-mauritanienne.	100
4.14	Anomalies du (a) volume d'habitat de ponte (m-3), (b) de la rétention (%) et (c) de la biomasse totale de plancton (g.C.m-2) moyennées dans la zone sénégal-mauritanienne. La ligne noire correspond à la délimitation de la valeur zéro.	101
4.15	Evolution des captures totales de sardinelle (a) au Sénégal et (b) en Mauritanie. Source Corten et al. (2012).	102
4.16	Les bars indiquent les moyennes annuelles du volume d'habitat de ponte (a) de la rétention (b) et de la biomasse totale de plancton (c) pour les années 1996-1999 (bleu) et 2001-2004 (verte). Les latitudes des zones sont respectivement 18°N-21°N pour la zone Nord, 15°N-18°N pour la zone Centre et 12°N-15°N pour la zone Sud.	105
A.1	Profile spatiale de Bathymetrie pour les configurations ROMS (a) SM1 and (b) SM2 (right). Les isobathes 60m (ligne en noire) et 200 m (rouge) sont superposées. La cavité dans SM2.	120
A.2	Variation saisonnière du courant perpendiculaire à la côte (cm.s ⁻¹) moyenné dans la bande côtière (0-60m isobathe) dans les zones Nord (a,b), Central (c,d) et Sud (e,f) pour SM1 (gauche) et SM2. Le courant vers les valeurs positives (négatives) représentent le courant vers la côte (vers le large). . .	121
A.3	Variation saisonnière du courant perpendiculaire à la côte (cm.s ⁻¹) moyenné sur le plateau (60-200m isobathe) dans les zones Nord (a,b), Central (c,d) et Sud (e,f) pour SM1 (gauche) et SM2. Le courant vers les valeurs positives (négatives) représentent le courant vers la côte (vers le large).	122

Liste des tableaux

1	Périodes de reproduction de <i>Sardinella aurita</i> tirée de la littérature	28
2	Variables utilisées dans la description du modèle ROMS	38
3	Description of the main parameters of the hydrological and Lagrangian experiments	62
4	Highlight of the mean retention from each area and for both experiment. Values from SM2 simulation is marked thicker	69
5	Shelf surface reduction (%) in comparison with Gebco data for SM1 and SM2. Note that shelves (defined here by the 200 m isobath) in ROMS are always smaller than real shelves due to horizontal smoothing of the topography	73

Table des matières

Résumé	i
Remerciements	iii
Acronymes	vii
1 Introduction Générale	5
1.1 Contexte générale	5
1.2 Les upwellings	10
1.3 Le système d'upwelling Nord africain	13
1.3.1 Caractéristiques Physiques	14
1.3.2 Caractéristiques biogéochimiques	20
1.4 Les populations de petits poissons pélagiques présents dans la zone Sénégal-Mauritanie	24
1.4.1 Distribution géographique de <i>Sardinella aurita</i>	25
1.4.2 <i>Sardinella aurita</i> de la zone sénégal-mauritanienne	26
1.5 Objectifs de la thèse	31
1.6 Structure de la thèse	31
2 Matériels et méthodes	33
2.1 Introduction	33
2.2 Modèle hydrodynamique ROMS	35
2.2.1 Le modèle	35
2.2.2 ROMS dans la zone Nord-Ouest Africaine	40
2.2.3 Configuration ROMS SM1 et SM2	40
2.3 Le modèle couplé physique-biogéochimique ROMS-PISCES	43
2.4 Modèle individu centré ICHTHOP	45
3 Modélisation des premiers stades de vies de <i>Sardinella aurita</i>	49
3.1 Introduction	49

3.2	Analyse de la sensibilité des facteurs biologiques	49
3.3	Résumé de l'article	54
3.4	Article FOG-12094 : Do <i>Sardinella aurita</i> spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese–Mauritanian upwelling region ?	58
3.5	Introduction	59
3.6	Methodology	61
3.6.1	Hydrodynamical modeling	61
3.6.2	Individual-based Lagrangian model	62
3.6.3	Release experiments	63
3.6.4	Data	64
3.7	Results	64
3.7.1	Evaluation of hydrodynamic solutions	64
3.7.2	Larval Retention patterns	66
3.8	Discussion	71
3.9	Conclusion	82
4	Variabilité spatio-temporelle de l'habitat de ponte de <i>Sardinella aurita</i>	85
4.1	Introduction	85
4.2	Modélisation de l'habitat de ponte de la sardinelle	88
4.2.1	Calcul de l'habitat de potentiel de ponte	89
4.2.2	Validation de la simulation interannuelle ROMS-PISCES	90
4.3	Variabilité de l'habitat de ponte potentiel	96
4.3.1	Variabilité saisonnière	96
4.3.2	Variabilité interannuelle	97
4.4	Discussion	98
4.4.1	Habitat de ponte et stratégie de reproduction	98
4.4.2	Habitat de ponte et migration saisonnière de la sardinelle	101
4.4.3	Impact des conditions environnementales sur la variabilité interannuelle du stock de sardinelle	103
4.5	Conclusion	106
5	Conclusion Générale et Perspective	109
5.1	Conclusion Générale	109
5.2	Limites et perspectives de l'étude	113
5.2.1	Modèles hydrodynamiques	113
5.2.2	Modèle individu centré	114
5.2.3	Habitat de ponte	115
5.2.4	Habitat de présence des adultes	116
5.2.5	Perspectives futurs	117

A	Annexe A	119
B	Annexe B	123
B.1	Article	123
B.2	Communications	123
	Références	125

Chapitre 1

Introduction Générale

1.1 Contexte générale

L'écosystème sénégal-mauritanien fait partie du Système du Courant des Canaries (CanCS, pour Canary Current System), situé dans l'Atlantique Nord et qui est l'un des quatre Systèmes d'Upwelling de Bord Est (EBUS, pour Eastern Boundary Upwelling System). Les autres EBUS sont le Système du Courant du Benguela (BCS, pour Benguela Current System) dans l'Atlantique Sud, le Système du Courant de Humboldt (HCS, pour Humboldt Current System) (Pérou-Chili) dans le Pacifique Sud et le Système du Courant de Californie (CalCS, pour California Current System) dans le Pacifique Nord. Ces EBUS, caractérisés par des remontées d'eau profonde (upwelling) qui favorisent l'enrichissement en sels nutritifs de la bande côtière, sont les plus productifs au monde (Figure 1.1). En effet, malgré une superficie relativement modeste de moins de 1 % de la surface des océans, ces régions concentrent une part importante du volume de pêche, jusqu'à 39 million de tonnes (50 %) des captures mondiales d'espèces marines (Fréon et al., 2005).

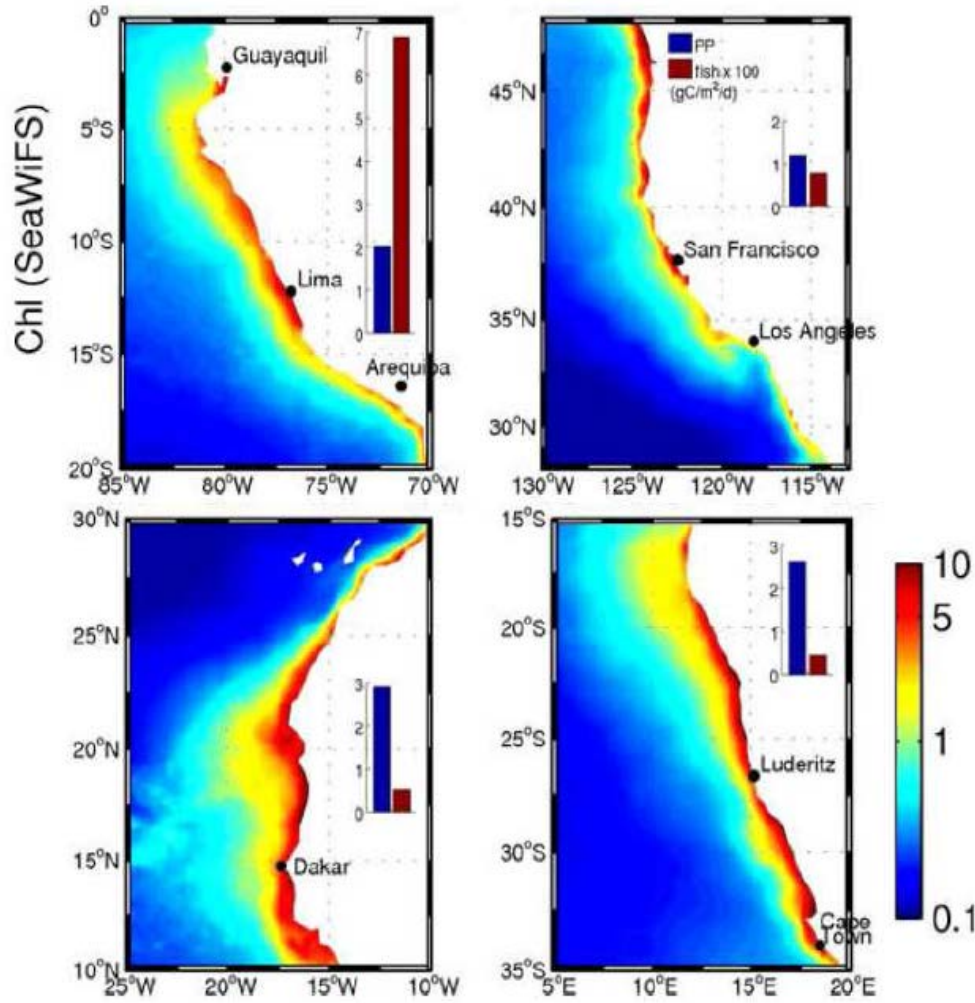


Figure 1.1 – Distribution des concentrations en chlorophylle issue de la climatologie mensuelle SeaWiFS (Septembre 1997 – Septembre 2007) dans les quatre EBUS. Le diagramme inséré dans chaque sous-figure présente la production primaire moyenne (PP en bleue) et les prises de pêche (entre la côte et 100 km au large) pour les années 1998-2005 (en rouge). D'après (Chavez and Messié, 2009).

Dans ces systèmes, les petits poissons pélagiques comme les sardines, les sardinelles ou les anchois ont une importance particulière du fait de leur position intermédiaire dans le réseau trophique mais aussi de leur abondance. En effet la biomasse totale de poisson dans les écosystèmes d'upwelling est dominée par ces petits poissons pélagiques. Bien que constituées d'un faible nombre d'espèces de petits pélagiques (écosystème de type « wasp-waist » Bakun, 2006; Cury et al., 2000), les populations atteignent de grandes abondances qui peuvent varier drastiquement en taille (Checkley Jr et al., 2009). Ces poissons étant planctonophages, les variations d'intensité de l'upwelling affectent directement la distribution et l'abondance du phytoplancton, premier maillon de la chaîne alimentaire (Bakun, 1996), qui à son tour va conditionner la dynamique des consommateurs primaires, notamment le zooplancton (Trathan et al., 2006) et les petits poissons pélagiques (Montevecchi and Myers, 1997; Frederiksen et al., 2007). L'abondance de ces petits pélagiques,

va influencer celle des prédateurs supérieurs. Ainsi cet échelon intermédiaire va jouer un rôle central dans la structure et la dynamique de l'écosystème, à la fois par le contrôle de type « top-down » (contrôle des prédateurs supérieurs sur les maillons trophiques inférieurs) sur le plancton dont il se nourrit, et par contrôle « bottom-up » sur les nombreux prédateurs marins qui les consomment (i.e. « bottom-up and top-down from the middle » ; voir Figure 1.2, Cury et al., 2000; Hunt and McKinnell, 2006).

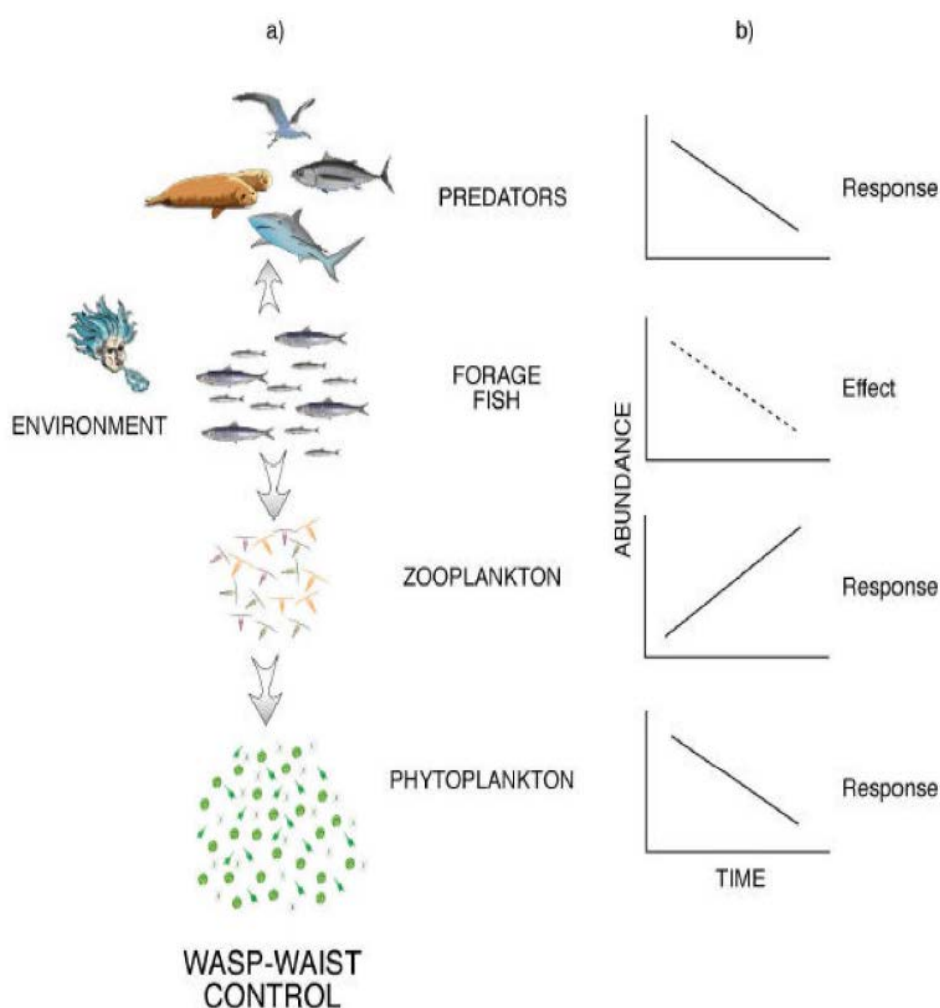


Figure 1.2 – Illustration d'un contrôle de type « wasp-waist » simplifié sur les communautés de plancton et de prédateurs supérieurs (Cury et al., 2000).

Les petits poissons pélagiques constituent la base nourricière de nombreux écosystèmes (Bakun, 1996; Cury et al., 2000) et sont d'importance économique et biologique cruciale. Ils constituent la matière première d'une véritable industrie de conserves, de traitement et de transformation en huile et farine animale, exportée partout dans le monde pour l'élevage des poulets et des porcs, et plus récemment pour l'aquaculture. Ces poissons pélagiques occupent ainsi un poids important dans l'alimentation et l'économie mondiale (Tacon, 2004). Ainsi, en Mauritanie la production en farine, destinée exclusivement au marché international, est passée de 15 000 tonnes en 2009 à plus de 34 000 tonnes en 2010

soit environ 170 000 tonnes équivalent frais (Braham, 2010; IMROP, 2010). Au Sénégal, une part relativement importante des petits pélagiques côtiers débarqués fait l'objet d'une transformation artisanale. Une gamme de produits comme le kéthiakh (poisson braisé, salé et séché), le guedj (poisson fermenté et séché), le métorah (poisson fumé et séché), le tambadiang (poisson entier salé et séché) et le yoss (juvéniles de poisson séchés) fait l'objet d'exportation en Afrique avec des perspectives importantes. Sur les 60000 pêcheurs artisanaux dénombrés au Sénégal, 20 % (12000) relèvent de la seule pêcherie de poissons pélagiques (Deme et al., 2012). L'importance de telles espèces dans la vie socio-économique de ces pays nécessite la bonne compréhension de l'importance écologique de l'écosystème pélagique pour une bonne gestion équilibrée de la ressource entre ces différents pays. Dès lors il demeure primordial de bien comprendre les relations existantes entre la ressource et son environnement.

La ressource pélagique est connue pour sa grande variabilité spatiale et temporelle, ce qui présente une limite pour la compréhension du fonctionnement de l'écosystème pélagique. La variabilité des systèmes d'upwelling est un facteur majeur à l'origine des fluctuations saisonnières et interannuelles observées dans les pêcheries de ces régions. Ces variations sont en partie responsables des années de fortes abondances et des années d'effondrement des pêcheries. Les causes de ces fluctuations sont complexes :

- Elles peuvent résulter de cas d'effondrement provoqués par une sur-exploitation chronique, comme cela a été documenté dans le système d'upwelling de Californie (Radovich, 1982) ou encore dans le système d'upwelling du nord Benguella (Cury and Shannon, 2004).
- Elles peuvent être liées à la baisse des captures, les débarquements de sardinelle de la région Sénégal-Mauritanienne ont montré une diminution à la fin des années 90 et au milieu des années 2000 pour le Sénégal et la Mauritanie respectivement (Figure 1.3 ; FAO, 2012; Deme et al., 2012).
- Elles peuvent être liées à des variations climatiques. Dans le système du Pérou-chili, de fortes variations dues au phénomène el Nino ont été observées notamment dans les pêcheries d'anchois (Chavez et al., 2003; Niquen and Bouchon, 2004).
- Ces causes peuvent aussi être le résultat du comportement adaptées par les espèces elles même. Dans ce sens l'hypothèse du « piège par le banc » (« school trap hypothesis » Bakun and Cury, 1999) a été émis. Il consiste en l'agrégation d'individus d'une même espèce, ce qui limite les risques individuels de prédation (Lecchini et al., 2007). Lorsque le stock d'une espèce est trop réduit, les individus peuvent se mêler à des bancs d'autres espèces pour contrebalancer leur faible effectif et vont se retrouver ainsi piégés dans des conditions optimales de vie et de reproduction d'une autre espèce (i.e. un piège écologique, Kristan, 2003). Dans ces conditions, la dynamique des populations de cette espèce va s'en trouver affectée et le stock ne se reconstituera alors que très lentement. Une fois l'effectif redevenu suffisamment important,

l'espèce pourra reformer des bancs mono-spécifiques dans des habitats de qualité optimale, améliorer ainsi son succès reproducteur et augmenter très rapidement le taux de croissance de la population.

- Enfin la prédation naturelle (mammifères, oiseaux marins, ...) et la pêche (artisanales près des côtes et la pêche industrielle plus au large) jouent un rôle majeur dans les variations de ces poissons pélagiques en induisant notamment une baisse de leur taux de survie, ainsi qu'une diminution de leur aire de répartition (Lluch-Belda et al., 1989). La pêche a aussi pour conséquence de rajeunir la population (Fréon et al., 2005) puisqu'elle cible les adulte.

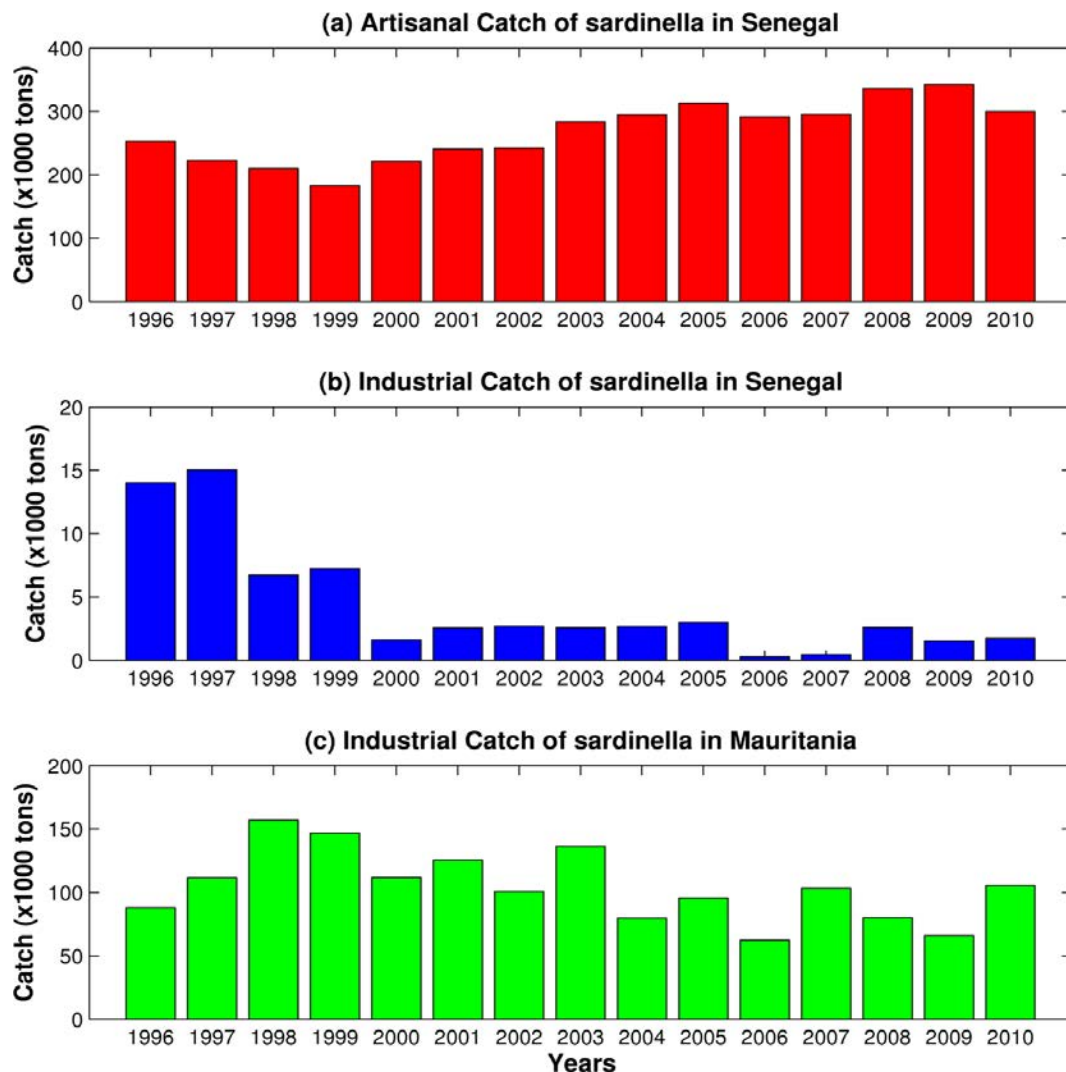


Figure 1.3 – Captures de sardinelle (*Sardinella aurita* + *sardinella maderensis*) pour la pêche artisanale (a) et industrielle (b) au Sénégal, et en Mauritanie pour la pêche industrielle seulement (c). (FAO, 2012; Deme et al., 2012).

La reproduction des petits pélagiques a lieu dans la colonne d'eau où les œufs s'accablent près de la surface (Sundby, 1991). Au cours de la courte phase ichthyoplanctonique (œufs puis larves), les nouveaux individus sont soumis aux conditions environnementales ; une large part de la mortalité avant le stade adulte se joue durant cette phase, seule, une

petite fraction des œufs pondus survit aux premiers mois de vie. Ainsi, dans ces systèmes d'upwelling très dynamiques, le succès de cette reproduction et du recrutement des juvéniles dépendent de la dynamique des masses d'eau qui, soit permet de rapprocher les stades précoces des larves des nourriceries souvent côtières où les juvéniles peuvent se développer, ou soit les disperse vers le large, dans des zones non favorables à leur survie (Cury et al., 2008) où elles peuvent souffrir d'un manque de nourriture ou de la prédation par d'autres espèces. Le recrutement est donc aussi dépendant de la disponibilité en nourriture rencontrée durant les premiers stades de vies. En effet la durée de la phase d'autonomie énergétique pour les larves n'est que d'une semaine (Ware et al., 1980) avant la résorption du sac vitellin où elles puisent leur nourriture juste après l'éclosion. Dès lors la disponibilité de nourriture devient cruciale pour la survie de ces jeunes larves puisque nourriture et température de l'eau conditionnent la vitesse de croissance des larves, et donc leur chance de survie (Miller et al., 1998). Ainsi les larves entraînées vers des eaux trop froides ou pauvres en nourriture sont vouées à une forte mortalité, alors que celles retenues dans des zones riches ont de meilleures chances de survie. La survie des œufs et larves dépend donc de la probabilité de rencontrer une fenêtre dans le temps et dans l'espace où la synchronie entre la période et la zone de ponte avec des conditions de température, de production primaire et secondaire permettront aux larves écloses de se nourrir et donc de grandir et de se développer (Bakun, 1996; Fuiman and Werner, 2002). Cette théorie du « match-mismatch » serait à l'origine de l'essentiel de la variabilité interannuelle du recrutement (Cushing, 1975). Bien sûr, le recrutement est également dépendant de la taille du stock (Beverton and Holt, 1957), l'existence d'une telle relation explique l'avantage évolutif de la forte fécondité des poissons (Rothschild, 2000). Cependant pour les petits poissons pélagiques dans les zones d'upwelling, la variabilité du succès de la ponte et de la survie des larves est supposée largement conduite par les conditions environnementales (Cury and Roy, 1989; McFarlane et al., 2002; Brochier et al., 2008). Ainsi dans les EBUS on observe généralement pas ou peu de relation entre la taille du stock et le recrutement (Myers et al., 2001), ce qui amène à dire que le recrutement dans ces régions est davantage fonction de l'environnement ou des interactions spécifiques au sein de l'écosystème Mullon et al. (2008). L'étude des conditions de survie pour les premiers stades de vies de ces petits pélagiques est l'élément central dans cette thèse.

1.2 Les upwellings

Les études comparatives sur les habitats des poissons ont pu identifier trois processus physiques majeurs qui rendent l'habitat favorable à la production des poissons pélagiques côtiers ainsi qu'à d'autres espèces de poissons. Il s'agit des processus d'enrichissement (upwelling...), des processus de concentration (convergence, structure frontale, stabilité de la colonne d'eau) et des processus favorisant la rétention à l'intérieur de l'habitat ap-

proprié (Bakun, 1996). Parmi les processus d'enrichissement, il convient de mentionner l'upwelling côtier, qui est un processus complexe créant des structures physiques, chimiques et biologiques originales qui diffèrent de celles rencontrées habituellement dans les zones océaniques du large ou dans les écosystèmes tempérés Roy (1992).

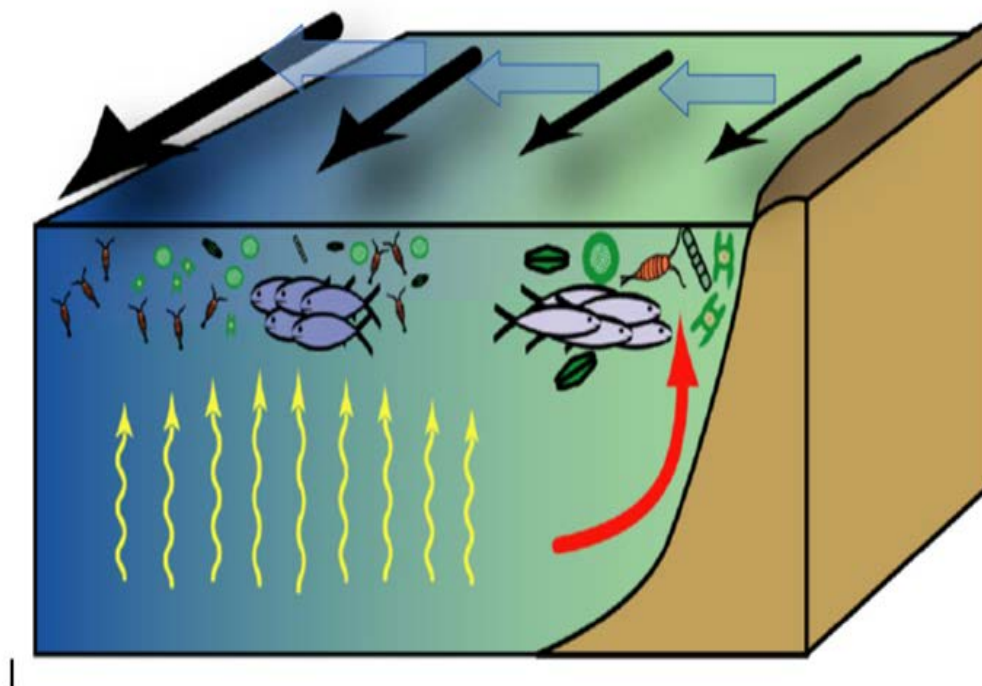


Figure 1.4 – Représentation schématique du mécanisme de remontée d'eau côtière. Les vents parallèles à la côte et dirigés vers l'Équateur (flèches noires) déplacent les masses d'eau superficielles vers le large (flèches bleues). Par effet de compensation, des masses d'eau profondes remontent au niveau de la côte (flèches rouges). Le gradient côte-large de vents parallèles à la côte crée un rotationnel de vent qui permet localement des remontées d'eau par le mécanisme de pompage d'Ekman (flèches jaunes) (adaptée de Rykaczewski and Checkley (2008)).

Dans le monde il existe de nombreuses régions soumises au phénomène d'upwelling. En plus des quatre systèmes d'upwelling de bord Est cités plus haut, on peut citer les côtes de la Somalie dans l'océan indien occidental (Mann and Lazier, 1991; Young et al., 2004), les zones côtières de la Côte d'Ivoire et du Ghana (Bakun, 1996), le littoral centre Sud du Brésil dans la région de Cabo Frio (Mascarenhas et al., 1971; Okuda, 1962; Rodrigues, 1973). Il y a aussi les upwellings équatoriaux dans l'Océan Atlantique mais aussi dans le Pacifique.

Comment ce mécanisme se met-il en place ?

La friction du vent sur la surface de la mer génère un déplacement d'eau, dans une couche de surface dite d'Ekman, dont l'épaisseur varie avec la latitude, de l'ordre de 20m dans la zone Sénégal-Mauritanie. Ce courant est orienté en surface à 45 degrés vers

la droite (dans l'hémisphère Nord) du vent dans des conditions de viscosité verticale constantes, et à ~ 9 degrés lorsque la viscosité verticale est plus réaliste (Madsen, 1977), ce qui est en accord avec les observations in situ où le courant de surface est pratiquement parallèle à la direction du vent. Cet angle augmente avec la profondeur pour former ce qu'on appelle la spirale d'Ekman (Ekman, 1905) et dans les deux cas (Ekman et Madsen), cette spirale intégrée sur la verticale est orthogonale à la tension du vent et donne un transport net d'eau orienté vers la droite de 90° dans l'hémisphère Nord qui est appelé transport d'Ekman. Le transport s'exprime en fonction de la tension du vent τ et du facteur de coriolis f :

$$T_E = \frac{\tau}{\rho f} \quad (1)$$

Dans le cas des écosystèmes de bord Est comme le système d'upwelling Nord-africain, où les vents dominants soufflent vers l'équateur, les remontées d'eaux profondes se font à la côte (Figure 1.4) stimulant la production primaire et les blooms phytoplanctoniques. L'équilibre géostrophique où la force de Coriolis équilibre le gradient de pression côte-large induit par le gradient de température à la côte, provoque un courant dit géostrophique, parallèle à la côte et dirigé vers l'équateur, dans la direction du vent. Dans ces régions d'upwelling, l'intensité du vent augmente de la côte vers le large pour être maximum entre 50 et 200 km de la côte avant d'atteindre un plateau ou bien de diminuer plus au large (Chavez and Messié, 2009). Ce gradient côte-large de vent parallèle à la côte crée un rotationnel de vent qui permet localement une remontée d'eau en surface par le mécanisme du pompage d'Ekman (figure 1.4). Ces phénomènes de résurgence ont une grande importance sur la structuration de ces écosystèmes d'upwelling (Rykaczewski and Checkley, 2008). Les vitesses verticales de ces zones d'upwelling peuvent être affectées (compensées ou amplifiées) par les vitesses géostrophiques perpendiculaires à la côte, générée par un gradient de pression (ou de niveau de la mer) parallèle à la côte. Lorsque ces vitesses sont dirigées vers la côte (le plus souvent), elles créent une convergence côtière et donc un downwelling. Il s'agit d'un processus limitant l'upwelling (Marchesiello and Estrade, 2009). L'intensité du processus d'upwelling est modulée par la force et la direction du vent, mais également par la topographie de la côte et du plateau continental et par les caractéristiques océaniques environnantes.

Comment expliquer la richesse de la zone d'upwelling ?

Les zones d'upwelling, notamment les écosystèmes de bord Est sont connus pour leur forte production biologique, en plancton et en poisson. Cette richesse est due à la remontée des eaux profondes, froides et riches en nutriments. En effet les eaux profondes sont chargées de nutriments, en raison de leur enrichissement permanent par les fèces de zooplancton, poissons, invertébrés et de leur carcasses qui coulent en se reminéralisant et

en s'accumulant en profondeur. Ces eaux profondes, advectées dans la couche euphotique (couche de surface délimitée par la profondeur à laquelle 1 % des radiations incidentes parviennent), permettent le développement de nombreux organismes phytoplanctoniques. Dans cette couche se créent les conditions pour une forte croissance du phytoplancton (production primaire) qui alimente le zooplancton (production secondaire) et ainsi l'ensemble du réseau trophique.

1.3 Le système d'upwelling Nord africain

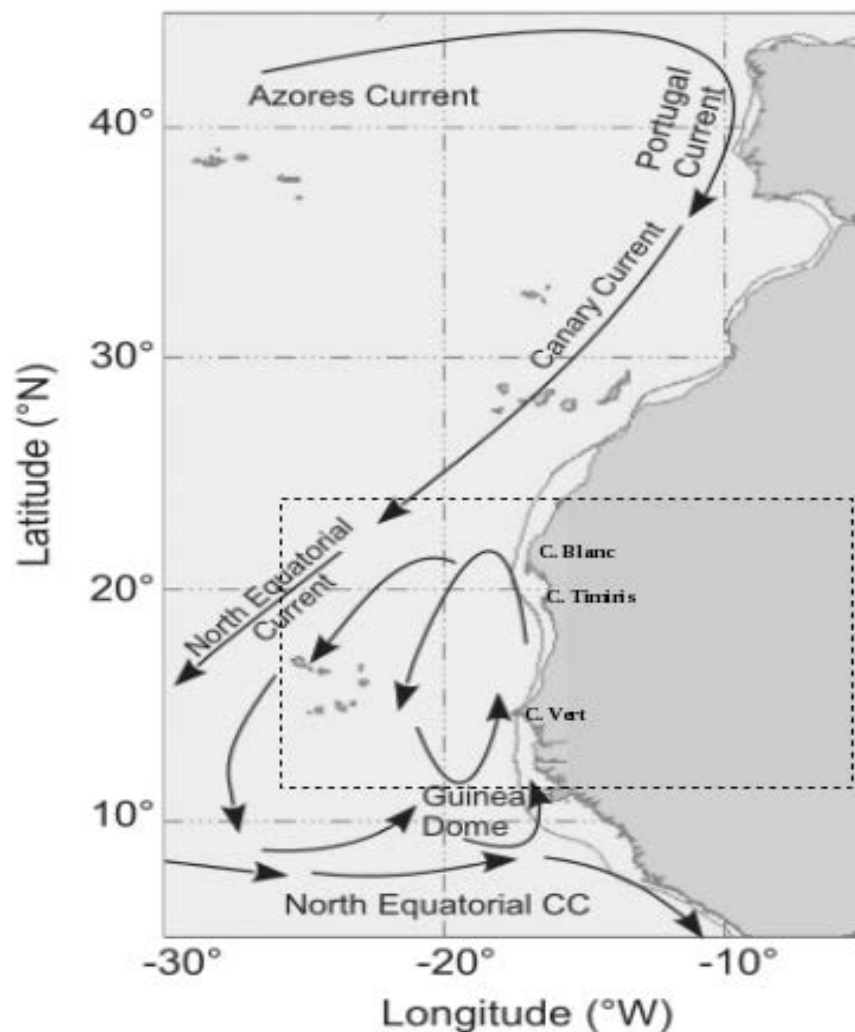


Figure 1.5 – Carte schématisque de la zone d'étude (cadre en tireté), incluant la péninsule Ibérique et la région d'upwelling Nord-Ouest Africain et ces principaux courants de surface : les courants des Açores et du Portugal, le Courant Nord Equatorial et le Contre Courant Nord Equatorial. L'isobathe 200 m est indiquée en ligne continue. (adaptée de, Benazzouz et al., 2014).

Le système d'upwelling de bord Est de l'Océan Atlantique Nord-Est, plus connue sous le nom de Système du Courant des Canaries (CCS), s'étend depuis environ 10°N jusqu'à

la péninsule Ibérique (43°N). L'upwelling des Canaries proprement dit se situe le long de la côte Nord-Ouest de l'Afrique, depuis Gibraltar (36°N) jusqu'au Sud du Sénégal et longe les côtes du Maroc, de la Mauritanie et du Sénégal (Figure 1.5). L'upwelling Nord-Ouest africain suit la migration Nord-Sud du système atmosphérique de haute pression de l'Atlantique Nord. Le système d'upwelling subit des variations saisonnières et interannuelles (Hagen, 2001). L'upwelling apparaît seulement au nord en été (entre 20°N et 33°N) et en hiver au sud (entre 10°N et 25°N), suivant l'extension méridionale des alizés qui est définie par la position de la zone de convergence intertropicale (ITCZ, pour InTertropical Convergence Zone). Il est permanent dans sa partie centrale entre 20°N et 25°N (Wooster et al., 1976; Van Camp et al., 1991; Hagen, 2001).

1.3.1 Caractéristiques Physiques

1.3.1.1 Topographie et bathymétrie

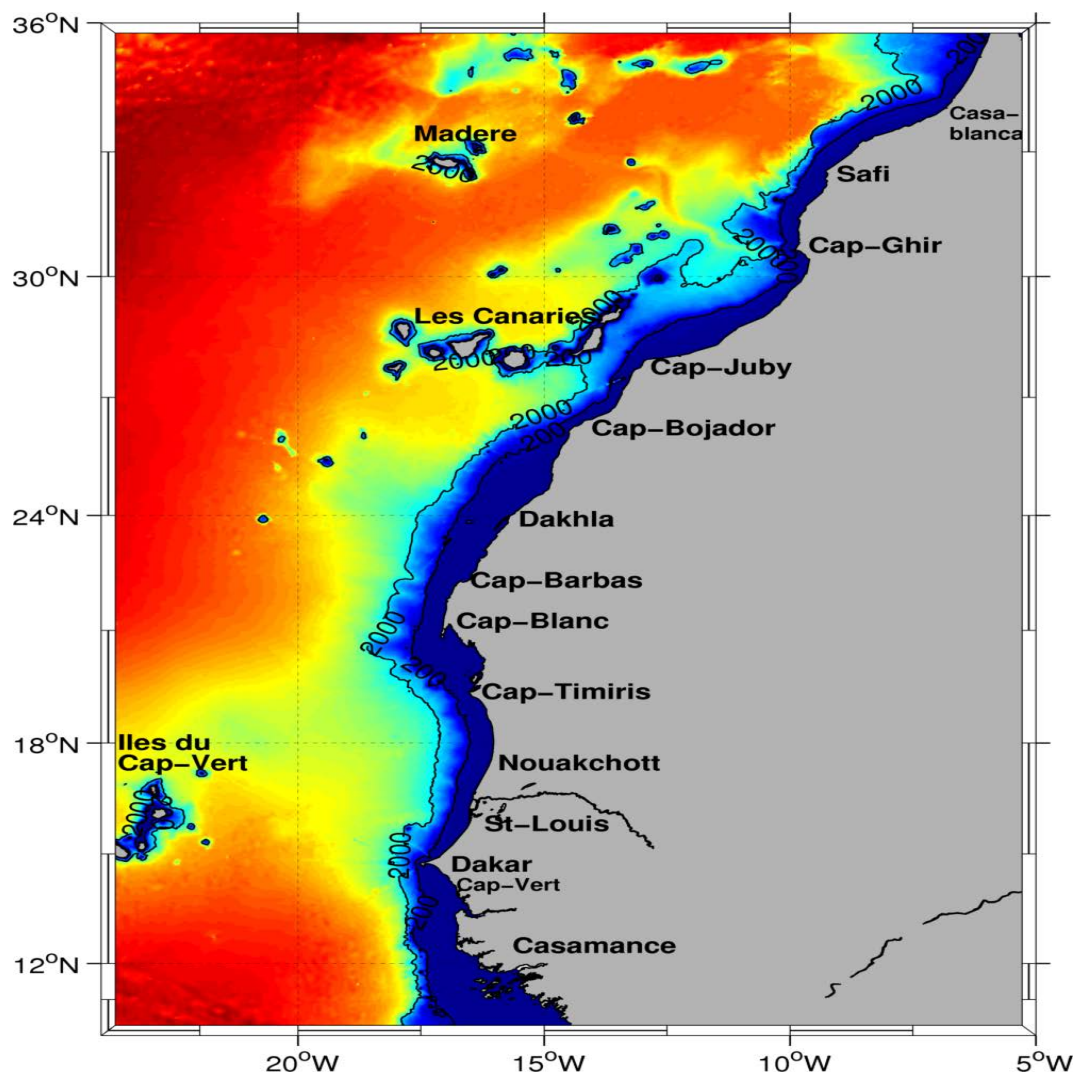


Figure 1.6 – Topographie (m) de la zone de l'upwelling Nord-Ouest Africain issue de GEBCO 30'. Les iso-contours 200 et 2000 m de profondeur sont indiqués en noir.

Le littoral du système Nord-Ouest africain est caractérisé par une succession de caps et de baies (Figure 1.6). Le plateau continental est généralement large (~ 50 km) comparée aux autres grands systèmes d'upwelling (Aristegui et al., 2006), atteignant 150 km dans la partie centrale, vers 25°N au large du Sahara Occidental.

La côte atlantique marocaine, comprise entre les latitudes 36°N (Cap Spartel) et 21°N (Cap Blanc), s'étend sur plus de 3000 km et présente une orientation Nord-Est Sud-Ouest. La largeur du plateau continental marocain varie, selon la latitude, entre 50 et 150 km (Hagen, 2001) et il est caractérisé par une pente douce toujours inférieure à 1‰ suivie d'une brusque plongée en un talus dont l'inclinaison peut atteindre 25‰ (Refk, 1985). Au Nord de Cap Ghir, à la limite du plateau continental, la profondeur varie entre 50 m au niveau de Safi (32°N) et 200 m au niveau de Cap Ghir (Orbi, 1998). Entre le Cap Ghir et le Cap Juby le plateau est plus large, moins profond, et sa pente est plus faible que celle au nord du Cap Ghir. Au sud du Cap Juby et au Nord de Dakhla le plateau est plus large du Nord au Sud que celui de la zone précédente (Makaoui et al., 2005).

La largeur moyenne du plateau continental est de 70 km (Pham-Thuoc and Szypula, 1973) entre la zone du Sahara et le Sénégal où la position du point de rupture de pente, est en moyenne de 103 m (généralement peu profond). La côte est orientée Nord-Sud avec des inflexions vers l'Est à chacune des extrémités.

Le littoral mauritanien s'étend sur 720 km de côte (Sanyo, 2002) entre $16^{\circ}04' \text{ N}$ et $20^{\circ}36' \text{ N}$. Elle est rocheuse au Nord du Cap Blanc, sableuse et rectiligne au Sud du Cap Timiris. La largeur du plateau varie entre 40 et 60 miles (1 mile = 1.852 km) au Sud du Cap Blanc et se rétrécit ensuite jusqu'au Cap Timiris où l'isobathe 200 m ne se trouve plus qu'à 10 miles de la côte. A partir de Cap Timiris jusqu'à la latitude de Saint-Louis, le plateau s'élargit de nouveau et la largeur moyenne est de 30 miles. Les fonds sont généralement réguliers et la pente vers le large est douce pour la plus grande partie du plateau. Cependant, un décrochement est perceptible vers 50m où il est possible de trouver des affleurements rocheux longitudinaux. En face du Banc d'Arguin ainsi que devant le Cap Timiris, des roches affleurent entre 25 m et 50 m de profondeur (Maigret, 1972). De nombreuses fosses entaillent profondément le plateau continental et arrivent au contact du banc où les fonds de 10 m avoisinent alors ceux de 300 à 400 m.

Le plateau sénégalais présente une façade maritime de 240 miles entre les latitudes $12^{\circ}20'$ et $16^{\circ}03' \text{ N}$ (Rébert, 1983). Il s'étend sur une superficie d'environ 28700 km² répartis sur 4700 km² de fonds de 0 à 10 m, 14200 km² de 10 à 50 m et 9800 km² de fonds de 50 à 200 m (Chavance et al., 2004). Il présente un profil orienté Nord-Est Sud-Ouest au Nord du Cap Vert, Nord-Ouest Sud-Est sur la petite côte au Sud de ce Cap et Nord-Sud sur la côte Sud en allant vers la Casamance. La largeur du plateau est très variable (Figure 1.5) selon qu'on se trouve au Sud ou au Nord de la presqu'île du Cap Vert qui sépare le domaine maritime sénégalais en deux régions aux caractéristiques topographiques distinctes (Roy, 1989; Dème-Gningue et al., 1990). Au Nord, au large de Saint-Louis ($16^{\circ}20' \text{ N}$), l'isobathe

200 m limitant le plateau se situe à 27 miles tandis qu'à quelques dizaines de kilomètres plus au sud la fosse de Kayar l'entaille profondément. A la hauteur du Cap Vert (Dakar), point le plus occidental de la côte d'Afrique, le plateau se réduit fortement et l'isobathe 200 m ne se situe plus qu'à 5 miles de la côte. Dans cette zone la structure de l'upwelling est assez classique avec un minimum à la côte. Au sud du Cap Vert, le plateau est en revanche très large, l'isobathe 100 m atteint 54 miles en Casamance (12°45'N). L'upwelling présente une structure particulière dans cette zone, le minimum de température est localisé au milieu du plateau large et peu profond. Estrade (2006) montre que le décollement de la cellule d'upwelling est lié à l'interaction des couches de mélange de surface et de fond dans les zones littorales. La forme du plateau et la structure du vent côtier au sud du Cap Vert sont responsables de la dynamique de la circulation et de la création d'un processus de rétention favorable à la survie des larves de la sardinelle (Roy, 1998).

1.3.1.2 Circulation régionale

Le climat Nord-Ouest africain est régi par le déplacement saisonnier des hautes pressions des Açores et de Sainte-Hélène et des dépressions continentales saharienne et namibienne qui engendrent les Alizés nord et sud (Binet, 1991). Le rythme saisonnier de l'anticyclone des Açores, de la dépression saharienne et de la zone de convergence intertropicale (la confluence des alizés) détermine le balancement des alizés et par conséquent le mode de circulation le long de la côte Nord-Ouest africaine (Wooster et al., 1976; Parrish et al., 1983).

Les grandes structures générales de la circulation océanique dans la région Nord-Ouest africaine ont été déterminées à partir du champ de densité et des vitesses géostrophiques associées (Stramma, 1984). Cette zone englobe une partie du bord Est de la gyre subtropicale avec la présence du Courant des Açores (AC, pour Azores Current) dont la branche sud alimente le Courant des Canaries (CC, pour Canary Current) (Barton, 1998) qui s'écoule le long des côtes africaines avec une vitesse qui varie entre 0.5 et 0.9 m/s (Orbi, 1998). Arrivé au niveau Cap Blanc (21°N), le CC bifurque vers l'est pour former le Courant Nord Equatorial (NEC, pour North Equatorial Current) (Figure 1.7).

Ainsi au Nord du Cap Blanc, le système du Courant des Canaries, est composé du Courant des Canaries et du Courant d'upwelling des Canaries (CanUC, pour Canary Upwelling Current) (Arístegui et al., 2009). Au Sud du Cap Blanc on note la présence d'une gyre de recirculation cyclonique entre 15°N et 22°N, qui induit une circulation vers les pôles opposée au jet d'upwelling cotier ; le Contre-Courant Nord Equatorial (NECC, pour North Equatorial Counter Current) est situé plus au Sud (Mittelstaedt, 1991). Ces courants sont soumis à d'importantes variations saisonnières (Mittelstaedt, 1991) (Figure 1.7). La présence de l'archipel des Canaries vers 28°N constitue un obstacle à l'écoulement du

courant des Canaries (Barton et al., 1998) et provoque un champ de tourbillons présent la plupart du temps au Sud de l'archipel, lequel interagit avec des filaments d'upwelling qui se décollent de la côte africaine de façon intermittente. Ces tourbillons s'étendent sur 100 à 300 km le long de la frontière côtière du courant (Mittelstaedt, 1991). Dans la partie Sud, on rencontre une cellule de circulation cyclonique permanente connue sous le nom du dôme de Guinée (Barton, 1998) et centrée sur 10°N, 24°W (Sow, 2014). Celle-ci est soumise à de fortes variations saisonnières (Mittelstaedt, 1991). En particulier, le système de courants équatoriaux tend à la renforcer en été lorsque le NECC se déplace vers le Nord de 5 degrés de latitude pour suivre l'ITCZ (Mittelstaedt, 1991; Stramma et al., 2005). Le NECC atteint alors le bord Est en été et en automne et s'infléchit vers le sud-est pour former le Courant de Guinée (Richardson and Walsh, 1986; Arnault, 1987).

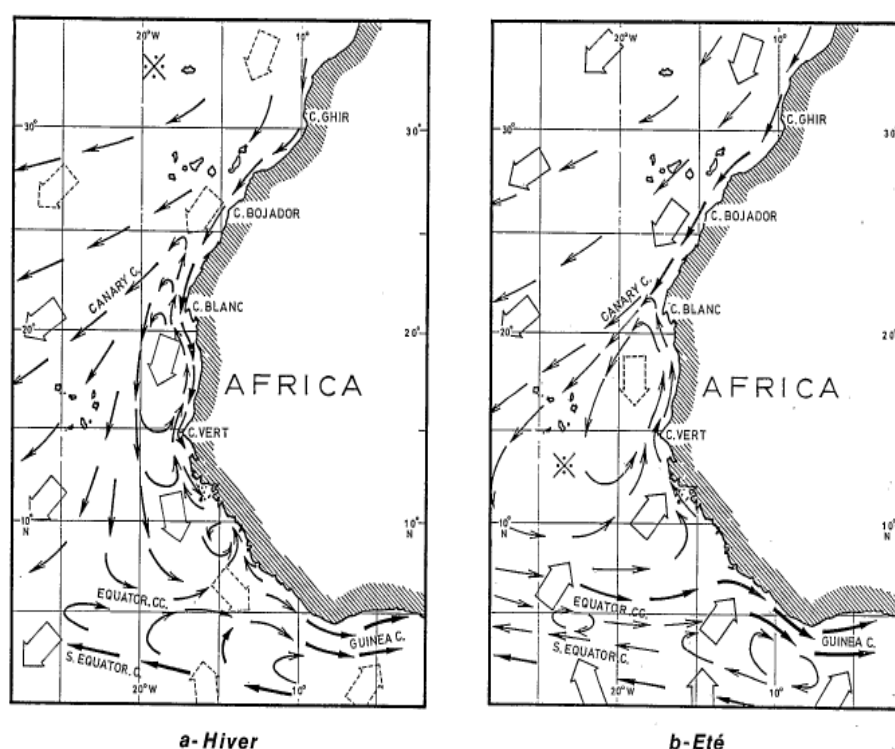


Figure 1.7 – Circulation de surface dans le système d'upwelling Nord Africain (d'après Mittelstaedt (1991) pour (a) l'hiver et (b) l'été

Dans la zone mauritanienne on note la présence du Courant de Mauritanie (MC, pour Mauritanian Current) (orienté vers le Nord puis s'infléchit vers l'Ouest) (Arístegui et al., 2009) qui résulte de la rencontre de la branche nord du Contre-Courant Equatorial avec le Courant du Sahara créé par les vents (orienté du Nord vers le Sud). Le MC devient fort en période de relaxation de l'upwelling (saison chaude) et couvre le plateau continental. Par contre durant la période d'upwelling (saison froide) il n'est restreint qu'à une bande superficielle allant au sud jusqu'à la latitude de 19°N. La circulation dans la zone sénégalaise est différente selon qu'on soit au Nord ou au Sud du Cap-Vert. Au Nord du Cap-Vert le courant en surface est associé à l'upwelling et est dirigé vers le sud (20 cm/s)

et vers l'est (Rébert, 1983). Dans cette zone le front de température est associé à des instabilités pouvant générer des filaments de 300 km s'étendant vers le large. Au sud du Cap-Vert, dans la Baie de Gorée, on observe une recirculation cyclonique (vortex du Cap Vert), active principalement en début de saison froide (10 cm/s; Touré, 1989). Plus au Sud, l'upwelling est détaché de la côte et s'accompagne d'un contre-courant côtier dirigé vers le nord au large de Mbour (14.43°N) (Rébert, 1983; Ndoye et al., 2014).

En plus de ces courants de surface, il existe un ensemble de courant dirigé vers le nord, à l'opposé de la dérive générale des alizés, situé en subsurface ou en profondeur, au-dessus du plateau ou du talus continental (Binet, 1998). Ce système peut parfois atteindre la surface.

1.3.1.3 Masse d'eau

La circulation régionale décrite ci-dessus est à l'origine de la distribution des masses d'eau rencontrées dans la zone d'upwelling Nord-africaine. Deux grands types d'eau peuvent être distingués dans cette région de l'océan : les eaux dites "chaudes" (situées au-dessus de la thermocline) sont constituées des eaux de surface, des eaux centrales et des eaux intermédiaires, tandis que les eaux dites "froides" (situées en dessous de la thermocline) sont composées des eaux profondes et des eaux de fond.

Les eaux de surface (SW, pour Surface Waters) représentent une couche d'environ 150 m d'épaisseur soumise aux échanges avec l'atmosphère. Fraga (1974) donne les caractéristiques des différentes masses d'eau de surface rencontrées dans la zone. Cet auteur distingue d'abord deux masses d'eaux principales : les masses d'eau de surface du Nord (SN) provenant du courant des Canaries sont salées et froides tandis que les masses d'eau de surface du Sud (SS) appelées eaux guinéennes sont moins salées et plus chaudes que les SN. Enfin il existe localement d'autres masses d'eaux comme les eaux du Banc d'Arguin, eaux côtières chaudes et peu salées qui peuvent sortir du plateau et se diffusent dans les eaux environnantes.

En dessous, entre 150 et 700m de profondeur on trouve les eaux centrales qui présentent un fort contraste méridional (Tomczak, 1981; Zenk et al., 1991; Arhan et al., 1994) (Figure 1.8a). On trouve dans le nord du système les eaux centrales nord atlantiques (NACW, pour North Atlantic Central Water) qui prennent naissance aux moyennes latitudes dans l'Océan Atlantique Nord, et au sud les eaux centrales Sud Atlantique (SACW, pour South Atlantic Central Waters). Les NACW sont relativement chaudes, salées et riches en oxygène dissous. Les SACW sont plus froides, moins salées, riches en sels nutritifs et représentent le cœur de la zone de minimum d'oxygène de l'océan Atlantique Nord. La Zone Frontale du Cap Vert (Zenk et al., 1991) est le lieu de la convergence des masses d'eaux transportées par la gyre subtropicale (NACW) et la gyre de recirculation (SACW) au large du Cap Blanc comme attestés par les observations in situ et satellites (Lathuilière et al., 2008; Van Camp et al., 1991). Ce front est susceptible d'être sujet à des instabilités

baroclines (Onken and Klein, 1991; Spall, 1992; Erasmi et al., 1998) et présente une intense activité tourbillonnaire (Lathuilière, 2005). Au niveau du front, les images satellites montrent la présence d'un filament permanent de grande échelle, appelé filament géant du Cap Blanc (Van Camp et al., 1991; Gabric et al., 1993). En dessous des eaux centrales on peut citer les eaux méditerranéennes (MW, pour Mediterannean Waters) ayant franchi le détroit de Gibraltar, des eaux antarctiques intermédiaires (IAW, pour Intermediate Antarctic Waters) et des eaux profondes nord atlantique (NADW, pour North Atlantic Deep Waters).

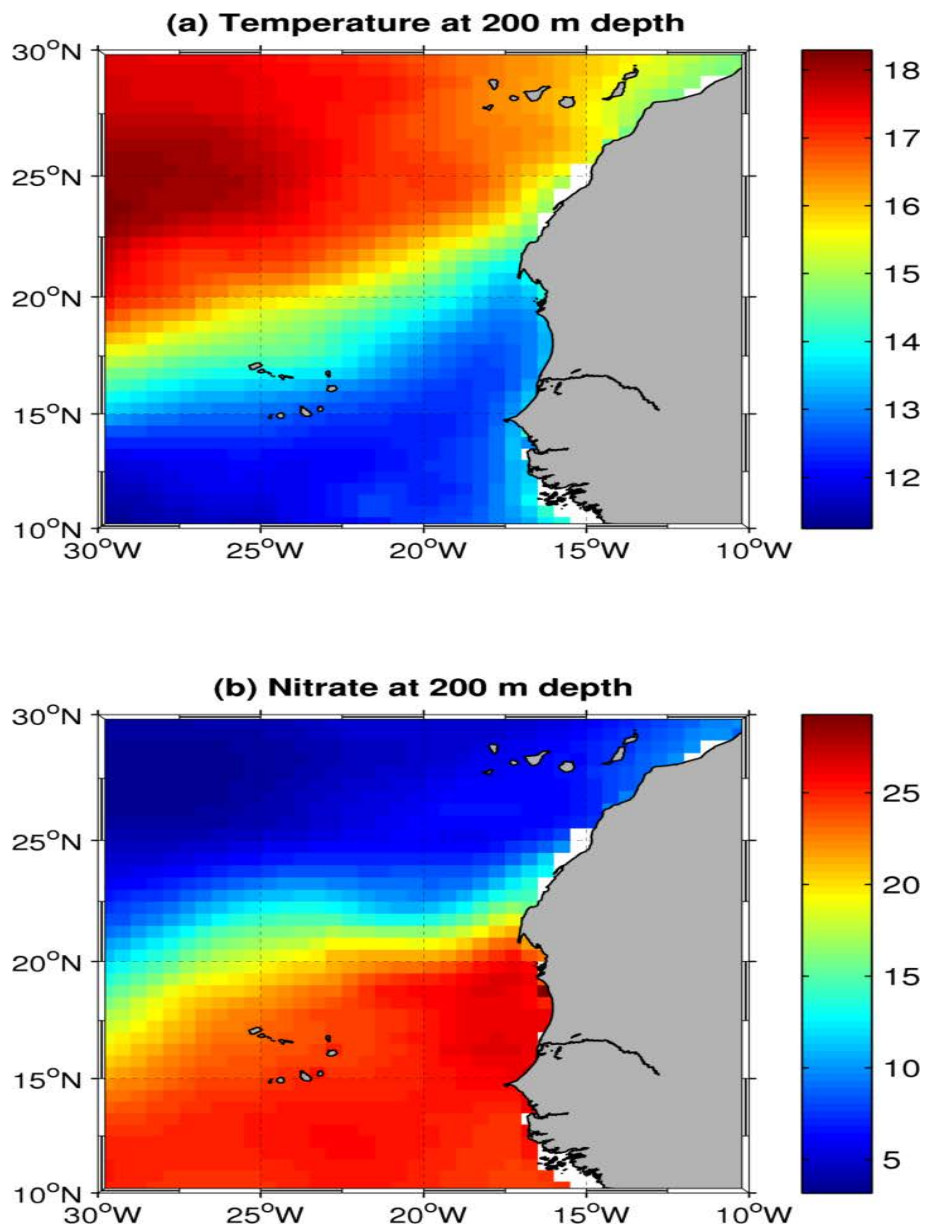


Figure 1.8 – Valeur moyenne annuelle de (a) la température à 200m de profondeur (en °C), (b) de la concentration en nitrate à 200m (en mmolN.m⁻³). Les champs sont extraits de la climatologie CARS dans sa version de 2009.

1.3.2 Caractéristiques biogéochimiques

Dans les milieux tropicaux, les conditions d'éclairement et de température sont particulièrement favorables à la synthèse de matière organique ou photosynthèse. La présence de sels nutritifs devient alors cruciale pour le développement de la production primaire (Domain, 1980). Or, l'intensité des flux biogéochimiques est fortement tributaire de la dynamique océanique notamment dans les systèmes d'upwelling. En effet la dynamique de ces upwellings régule les apports d'éléments nutritifs dans la couche éclairée et gouverne ainsi au premier chef la production primaire (assurée par les communautés phytoplanctoniques) qui initie à son tour le développement de la production secondaire (zooplancton). Ainsi les caractéristiques biogéochimiques nous permettent de comprendre le fonctionnement des premiers maillons de la chaîne trophique qui constituent les proies des petits pélagiques comme la sardinelle.

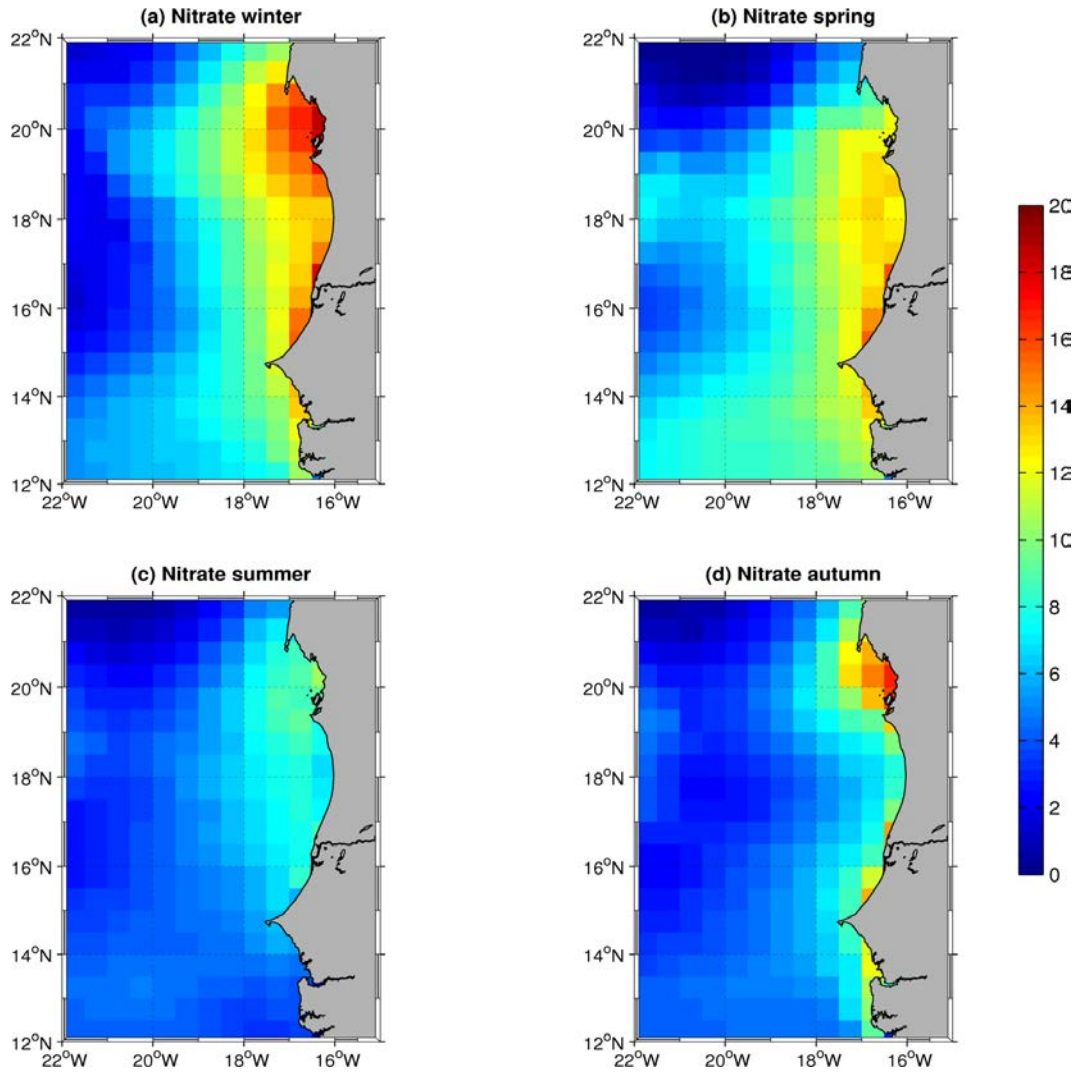


Figure 1.9 – Variation saisonnière des concentrations en nitrates (mmolN.m^{-3}), moyennées dans les 60 premiers mètres de la colonne d'eau, et issues de la climatologie saisonnière CARS 2009 : a) hiver (Janvier-Février-Mars), b) printemps (Avril-Mai-Juin), c) été (Juillet-Août-Septembre) et d) automne (Octobre-Novembre-Décembre).

1.3.2.1 Les Nutriments

La distribution des nutriments dans l'écosystème Nord-africain est typique d'une zone d'upwelling côtière où les eaux froides et riches en sels nutritifs sont advectées dans la couche euphotique où la production primaire se développe. Au cours de la photosynthèse, le phytoplancton utilise l'énergie lumineuse pour fixer le dioxyde de carbone et les éléments nutritifs afin de synthétiser sa matière organique. Les nutriments sont principalement les composés minéraux de l'azote (nitrate, nitrite, ammonium), du phosphore (phosphate) et du silicium (silicate) communément désignés sous le nom de macro-nutriments. Cependant d'autres éléments appelés micro-nutriments sont importants et leur carence peut limiter la production primaire même en présence de macro-nutriments et d'un éclaircissement suffisant. Le fer (micronutriment) fait partie de ces éléments qui peuvent jouer un rôle majeur dans l'écosystème pélagique (Duce and Tindale, 1991).

Les caractéristiques biogéochimiques des masses d'eaux dans la zone ne sont pas homogènes et présentes des disparités spatiales qui engendrent généralement un gradient méridional et zonal. Les deux principales masses d'eaux (NACW et SACW) ont des teneurs en nutriments différents (Tomczak, 1981), visibles dans les observations de nitrate (Figure 1.8b). Un gradient méridional Nord-Sud important est observé avec des eaux nettement plus riches en nutriments au Sud. Les campagnes de mesures océanographiques ont relaté l'existence de ce gradient Nord-Sud de nutriment dans les eaux sources de l'upwelling (eaux profondes remontant à la surface) (Fraga, 1974). Les sels nutritifs augmentent ainsi du Sud vers le Nord. La présence de sous-courant dans la zone d'upwelling Nord-africain tend à advecter les eaux du Sud (SACW) riches vers le Nord le long du talus continental. La limite de ces eaux se trouve à environ 25°N même s'il peut atteindre 28°N (Barton, 1998). La climatologie saisonnière issue de CARS 2009 montre des concentrations en nitrates dans les 60 premiers mètres de la colonne d'eau maximales en hiver et au printemps dans la partie Nord du système sénégal-mauritanien, avec des concentrations pouvant atteindre 20 mmolN.m⁻³ au Sud du Cap Blanc au niveau du Banc d'Arguin (Figure 1.9). Les concentrations les plus faibles (< 6 mmolN.m⁻³) sont rencontrées en été au Sud du Sénégal. L'extension vers le large est importante de l'hiver au printemps, avec des concentrations de 8-10 mmolN.m⁻³ au delà de 18°W au large des côtes du Banc d'Arguin et du Sud du Sénégal ; cette dernière zone présente les eaux les plus oligotrophes durant la saison estivale. Au Sénégal les observations in situ recueillies en période d'upwelling, montrent des concentrations importantes de nitrates localisées à la côte au Nord de la presqu'île du Cap Vert (côte Nord) et aux abords du plateau continental sur la côte Sud (Dème-Gningue et al., 1990). Ces auteurs ont aussi noté un fort gradient Nord-Sud de nitrate le long de la bordure côtière sur la côte Sud avec un maximum en face du Cap Vert et une valeur minimale devant la Casamance (~12.5°N). Des concentrations élevées de silicates sont observées dans les eaux Mauritanienes (Nelson and Goering, 1978). On note aussi la présence de concentrations importantes d'ammonium dans la colonne d'eau avant et après le bloom de phytoplancton (Herbland et Voituriez, 1974). Les eaux sub-superficielles côtières présentent des teneurs en éléments nutritifs supérieures à ce que l'on pourrait attendre d'un mélange simple entre masses d'eaux (Jacques and Tréguer, 1986b).

1.3.2.2 Production primaire et secondaire

Production primaire et phytoplancton

Le système d'upwelling Nord-africain est le plus productif en terme de production primaire des quatre EBUS (Chavez and Messié, 2009) avec 3.32 gC.m⁻².d⁻¹. La production primaire traduit la vitesse à laquelle se forme par unité de temps, une quantité donnée de matière organique à partir de matière minérale et d'un apport d'énergie. Cette production de matière organique est assurée par les producteurs primaires (phytoplancton) grâce à la

photosynthèse. Cette photosynthèse a lieu généralement dans la couche euphotique dans le milieu marin. Dans les systèmes d'upwelling, les communautés phytoplanctoniques sont généralement dominées par deux grands groupes : les diatomées (20 à 200 μm), composés d'un squelette siliceux et dépourvus de toutes capacités de mouvement, et les flagellés (de 2 à 20 μm) qui disposent d'un flagelle qui leur permet d'effectuer des mouvements de petites amplitudes. Les diatomées sont caractéristiques des masses d'eaux froides et riches en sels nutritifs (notamment nitrates) et très turbulents alors que les flagellés préfèrent les masses d'eau stratifiées et à faible turbulence. Les biomasses de diatomées dominent généralement celles des flagellés dans les systèmes d'upwelling.

Les diatomées sont très abondantes dans les eaux froides d'upwelling de la zone du Cap Blanc (Reyssac, 1977). Au niveau de la côte Sud du Sénégal, elles représentent plus de 86 % des espèces phytoplanctoniques contre seulement 13 % de dinoflagellés (Dia, 1983). La période la plus riche dans la zone mauritanienne se situe en période froide, entre septembre et mai (Jacques and Tréguer, 1986a). Cette période montre des variations importantes de la biomasse planctonique : ainsi en janvier, on peut observer des teneurs en chlorophylle *a* de l'ordre de 0.2 à 2.8 mgChla.m^{-3} ; ces valeurs atteignent vers la fin de la saison froide 15-20 mgChla.m^{-3} (Reyssac, 1980). Néanmoins les valeurs obtenues en saison chaude ne sont pas non plus négligeables, les estimations de phytoplancton à partir de la chlorophylle *a* donnent des valeurs de biomasse entre 2.9 et 4 mgChla.m^{-3} et une production primaire moyenne de l'ordre de 1.4 $\text{g C.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ dans la zone du Cap Blanc (Schemainda et al., 1975). Dans la zone sénégalaise, Dia (1983) analysant la biologie du phytoplancton au Sud de Dakar, définit une période riche qui s'étend de Novembre à juin. Les concentrations les plus importantes sont entre Mars et Avril (13 mgChla.m^{-3}) et en saison chaude on note la présence d'un maximum de chlorophylle à 30 m de profondeur. L'analyse des données issues des observations satellites menés par Lathuilière et al. (2008) a permis d'étudier la variabilité latitudinale de la chlorophylle de surface le long de la cote Nord-africaine en relation avec le stress de vent et la concentration de nitrate en surface. Pour ces auteurs la région du Cap blanc (19-24°N) présente une faible saisonnalité mais est le siège d'une extension persistante de chlorophylle vers le large. La région sénégal-mauritanienne (10-19°N) connaît une augmentation des concentrations de chlorophylle et s'élargit de la côte vers le large de Février à Mai, suivie d'une chute brutale en été. Ces observations ont été récemment confirmées par (Auger et al., 2015).

Production secondaire et Zooplancton

La biomasse de zooplancton dans la zone sénégal-mauritanienne varie $\sim 22 \text{ g/m}^2$ au Cap Vert et $\sim 39 \text{ g/m}^2$ au Cap blanc (Postel, 1985). Le zooplancton de la zone mauritanienne est principalement composé de copépodes sur le plateau, d'euphausiacés et de thaliacés au niveau de la pente du Talus (Blackburn, 1978; Kuipers et al., 1993). Les

copépodes sont aussi le taxon dominant au Sénégal où leur concentration est maximale en périodes d'upwelling (92,6 % du zooplancton total) et minimale durant la saison de transition vers la saison froide (27,4 %) (Seret, 1985). L'espèce de copépode le plus caractéristique de l'upwelling sénégalais est le calanoides carinatus (Diouf, 1991) qui est un excellent indicateur d'upwelling (Bainbridge, 1960; Binet, 1983). Le pic de concentration est rencontré entre mi-Mars et Mai ($> 30 \text{ mgChla.m}^{-3}$). D'autres espèces de zooplancton sont rencontrées, certains genres comme *Undinula vulgaris*, *Centropages* spp et *Temora* spp restent numériquement importants tout au long de l'année.

Dans le système d'upwelling Nord-Ouest africain, il est admis l'existence de deux types ou phases de production biologique : une phase dite « équilibrée » où les pics de phytoplancton et de zooplancton sont simultanés, et une autre phase dite « déséquilibrée » où ces deux pics sont décalés dans le temps (le zoo succède le phyto) (Binet, 1991) et ceci à des impacts importants sur la productivité de la région. Au sud du Cap Blanc, les maxima saisonniers de phytoplancton et de zooplancton sont en phase (Touré, 1983; Medina-Gaertner, 1985). Plus au nord et notamment au Maroc, il existe un décalage important entre le développement du phytoplancton qui a lieu en été pendant l'upwelling et celui du zooplancton qui est maximum en automne ou en hiver (Furnestin, 1957).

L'existence d'une double cellule de circulation et d'une vitesse de dérive d'Ekman moins importante (faible) peut produire un couplage étroit entre production primaire et production secondaire au Sud du Cap Blanc (Binet, 1998). En effet un courant d'Ekman faible donne le temps au zooplancton d'exploiter le bloom phytoplanctonique et l'existence d'une circulation à 2 couches en sens inverses (Courant des Canaries et Contre-Courant Equatorial) permet le mouvement latéral et vertical du zooplancton maintenant ainsi une biomasse importante.

1.4 Les populations de petits poissons pélagiques présents dans la zone Sénégal-Mauritanie

Les poissons pélagiques sont des espèces qui vivent dans la colonne d'eau et se distinguent ainsi des poissons de fond démersaux. Ils s'alimentent principalement dans les couches de surface, voyagent souvent en bancs importants et peuplent généralement les écosystèmes d'upwelling. Les principales espèces de petits pélagiques dans la région Nord-ouest africaine appartiennent à la famille des Clupeidés, des Carangidés, des Scrombidés et des Engraulidés. Les clupéidés sont représentés par la sardine (*Sardina pilchardus* : Walbum, 1972) et la sardinelle (*Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847) et *Sardinella maderensis* (Lowe, 1839)), les Carangidés par le chinchard (*Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) et *Trachurus trecae* (cadenat, 1949)) et la carangue (*caranx rhocus* (Geoffroy Saint

Hilaire, 1817)), le maquereau (*Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) et l'anchois (*Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) complètent respectivement pour les Scombridés et les Engraulidés. La plupart de ces espèces possèdent des comportements migratoires qui les amènent à entreprendre d'importants déplacements (Garcia, 1982).

1.4.1 Distribution géographique de *Sardinella aurita*

Sardinella aurita (Valenciennes, 1847) aussi appelée sardinelle ronde, est une espèce de poisson pélagique qui appartient à la famille des Clupeidés au corps oblong et comprimés (Figure 1.10). Elle se rencontre sur l'ensemble du littoral africain, de la Méditerranée jusqu'au Sud de la Baie de Saldanha (33°S) en Afrique du Sud. Elle est également présente en Mer Noire, dans l'Atlantique Ouest, le long du Golfe du Mexique jusqu'au Brésil où elle soutient d'importantes pêcheries au Vénézuëla et au Brésil (Fréon, 1988), ainsi que dans l'Indo-Pacifique (Indonésie, Mer de Chine) (Ghénon and Fontana, 1981) (FAO, 2012) (Figure 1.11). Malgré sa grande aire de répartition, la sardinelle ronde est particulièrement importante dans les zones d'upwelling où la production primaire est importante (Figure 1.1).



Figure 1.10 – Sardinelle ronde, *Sardinella aurita* (Valenciennes, 1847).

Dans l'Atlantique Est, la distribution de la sardinelle ronde est continue le long des côtes de l'Afrique de l'Ouest mais elle se concentre essentiellement dans trois zones (Fréon, 1988). Ces foyers de concentration où les débarquements excèdent les 100.000 tonnes sont situés entre la Mauritanie et la Guinée, (26°N-10°N), entre la Côte d'Ivoire et le Ghana (5°N) et plus au Sud entre le Gabon et le Sud de l'Angola (0-18°S). Dans la zone Nord-Ouest africaine, la sardinelle ronde se trouve sur le plateau continental où elle préfère les eaux salées (> 35 o/oo), non turbides et de température inférieure à 24°C (Camarena-Luhrs, 1986; Fréon, 1988). Contrairement à la sardinelle plate (*Sardinella maderensis*), la sardinelle ronde se trouve généralement loin des côtes et peut se rencontrer sous la thermocline en saison chaude (période de faible enrichissement) jusqu'à des profondeurs de 200 mètres (Fisher et al., 1981).

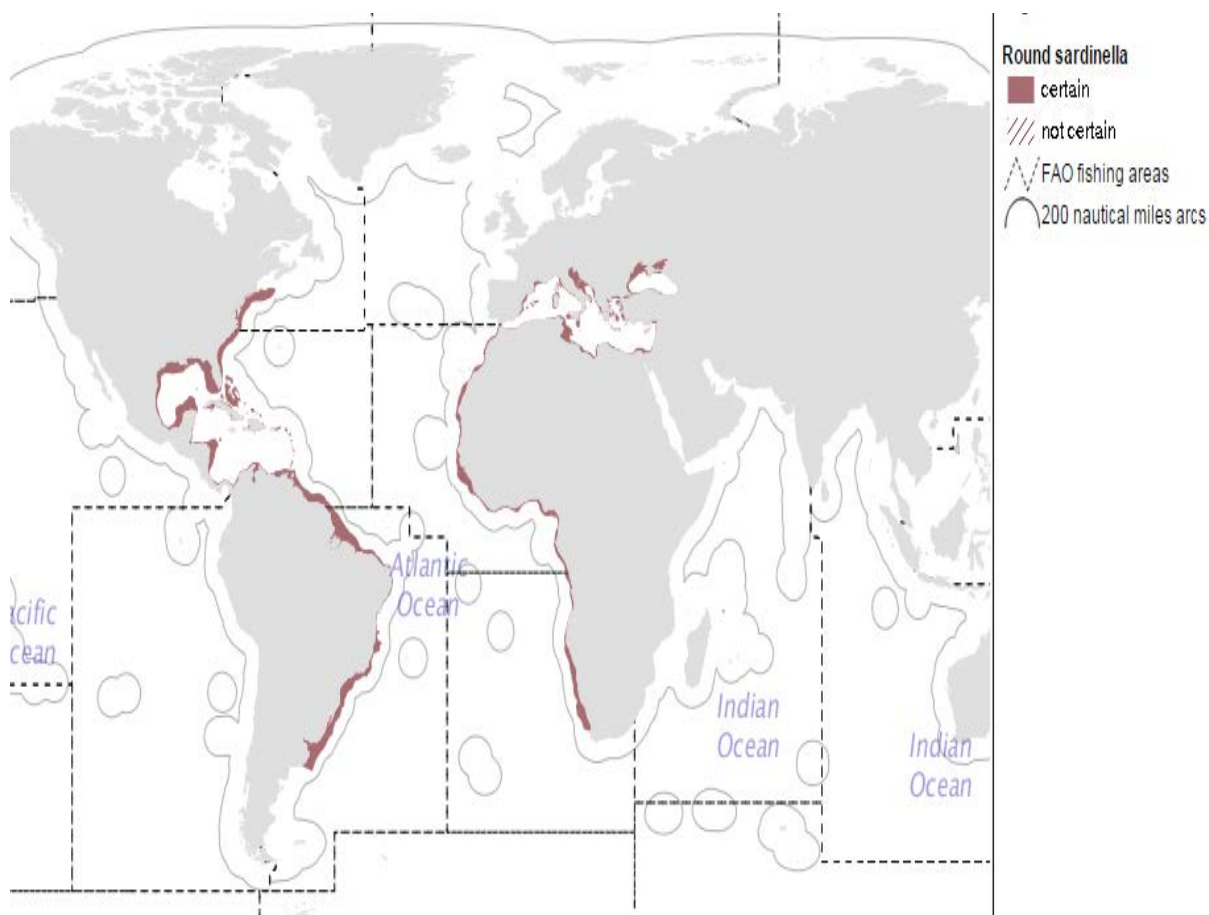


Figure 1.11 – Distribution géographique de *Sardinella aurita* (zone rouge). Source : www.fao.org/figis/geoserver/factsheets/species.html

Au niveau de la zone Nord-Ouest africaine, l'existence de deux stocks est souvent évoquée : le stock sédentaire saharien (22°N-30°N) et le stock sénégal-mauritanien (12°N-22°N) qui effectue des migrations Nord-Sud (Maxim and Maxim, 1988; Garcia, 1982; Chavance et al., 1991).

1.4.2 *Sardinella aurita* de la zone sénégal-mauritanienne

Cycle de vie

La sardinelle ronde de la zone sénégal-mauritanienne a une espérance de vie moyenne relativement courte (3-4 ans) et une longueur maximale de 31 à 36 cm (Boëly, 1979; Boëly et al., 1982; Pascual-Alayón et al., 2008; Samba, 2011). Néanmoins en dehors des eaux Nord africaines, la sardinelle peut atteindre un âge de 7-8 ans (Ben-Tuvia, 1960). La croissance est rapide et sexuellement différenciée ; les femelles présentent les taux de croissance les plus rapides et sont plus grandes que les mâles. Les œufs de sardinelle de taille comprise entre 1 et 2 mm (Ben-Tuvia, 1960), éclosent après environ 24 heures (Conand, 1977). Au Sénégal les larves grandissent au minimum de 3 cm en un mois et les juvéniles atteignent

12 cm en quatre mois (Conand, 1977). En zone mauritanienne, la croissance de *Sardinella aurita* est également rapide, de l'ordre de 1.5 cm par mois pour les tailles variant de 20 à 25 cm et 1.2 cm par mois pour les tailles comprises entre 25 et 30 cm (Ould sidina et al., 2006).

Sardinella aurita se nourrit de plancton (Fréon, 1988), principalement de phytoplancton (diatomées, débris d'algues vertes ou brunes) et de détritus chez les juvéniles. Au fur et à mesure qu'elle se développe, le régime devient zooplanctonique (copépodes, cladocères, dinoflagellés, larves de cirripède) et la taille des proies augmente. Cependant, (Morote et al., 2008) indique que le régime alimentaire des larves de *Sardinella aurita* dans le Nord-Ouest de la Méditerranée est basé sur les copépodes.

La reproduction des sardinelles est externe et se déroule dans la colonne d'eau au-dessus des profondeurs moyennes du plateau continental, entre les isobaths 30 et 50 mètres. En zone sénégal-mauritanienne, la reproduction de cette espèce est très étalée dans le temps avec une période de reproduction maximale de mai à septembre (Boëly et al., 1982) (Tableau 1.1). La reproduction est importante en mai au Sud de Dakar, se poursuit en juin sur l'ensemble des côtes sénégalaises et vers le Nord jusqu'au Cap Timiris (19°N) pour se terminer en juillet-août devant les côtes mauritaniennes (Boëly et al., 1982; Fréon, 1988; Cury and Fontana, 1988; Lévênez, 1993). Au cours de cette période, les larves se concentrent dans de vastes nourriceries, localisées plus particulièrement de la Gambie à la presqu'île du Cap Vert, le long des côtes mauritaniennes entre 17° et 18° N, sur le Banc d'Arguin et dans la baie du Lévrier. Au Sénégal une seconde ponte plus côtière est observée en octobre-novembre à laquelle ne participent que de jeunes reproducteurs. Des pontes de faible importances ont encore lieu entre janvier et mars et le devenir des larves entraînées alors vers le sud et le large reste incertain (Conand, 1977; Boëly et al., 1978). Plus récemment Diouf et al. (2010) ont observé une reproduction continue durant toute l'année chez *Sardinella aurita* avec des pics en mars et mai puis en septembre. L'étude de (Samba, 2011) réalisée dans la Baie de Hann au Sud de Dakar montre une ponte de faible amplitude en Février-Mars, la reproduction se fait principalement en octobre-novembre. Cependant les échantillons qui ont servi à ce travail viennent des pêcheurs locaux, la provenance de ces poissons (Dakar ou ailleurs) est incertaine. Enfin (Ndiaye, 2013) observe une deux périodes en Mars-Juin et Novembre-Décembre. Les informations disponibles semblent indiquer que la saisonnalité n'est pas très bien marquée et que les différences observées des périodes de reproduction pourraient être liées à une variabilité interannuelle du milieu qui a un impact réel sur le cycle de reproduction des espèces (Boëly et al., 1982). Dans la zone Mauritanienne, deux périodes de pontes ont également été trouvées. (Chavance et al., 1991) identifie une période en Juillet-Août et une autre en Décembre-Janvier. L'étude de Pascual-Alayón et al. (2008) conclut à l'existence d'une période principale de ponte (Juin, Juillet et août) et une seconde (Novembre et Décembre). Ainsi, la sardinelle ronde se reproduit toute l'année mais de façon irrégulière. Le foyer de reproduction se

déplace du Sud du Sénégal vers le Nord de la Mauritanie (Tableau 1.1).

Zones	Mois												Auteurs
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	01
Senegal					*	*							Conand (1977)
		*	*	*	*	*				*	*		Boëly et al. (1978)
		*	*	*	*					*			Boëly et al. (1982)
		*	*	*	*	*				*			Cury and Fontana (1988)
			*	*	*				*	*			Diouf et al. (2010)
										*	*	*	Samba (2011)
			*	*	*	*					*	*	Ndiaye (2013)
Mauritanie					*	*	*	*					Boëly et al. (1978)
	*							*	*			*	Chavance et al. (1991)
						*	*	*	*				Wague and M'Bodj (2002)
						*	*	*			*	*	Pascual-Alayón et al. (2008)

Table 1 – Périodes de reproduction de *Sardinella aurita* tirée de la littérature

Caracteristiques migratoires

Un stock unique de population de *Sardinella aurita* a été identifié dans les eaux côtières de la région Nord-Ouest africaine entre 10° N et 25° N. A l'intérieur de cette région, entre le Sénégal, la Mauritanie et le Maroc, la sardinelle effectue des migrations saisonnières sur l'ensemble de l'aire de répartition du stock (Boëly, 1979) (Figure 1.12) à la recherche de zones de convergence à proximité des upwelling pour des besoins d'alimentation et de reproduction (Boëly et al., 1982). Ces déplacements sont assurés d'une part par des sous-stocks de jeunes individus (juvéniles et jeunes reproducteurs) n'effectuant que des migrations d'amplitude limitée à l'intérieur des nurseries, et d'autre part un sous-stock commun d'adultes grands migrateurs, qui parcourent l'ensemble du secteur (Fréon, 1988). En début d'année la majorité du stock est concentré au Sud du Sénégal et de la Gambie, le départ vers le Nord débute en avril et s'intensifie en juillet, lorsque les eaux tropicales chaudes et moins riches envahissent le plateau continental jusqu'au Cap Timiris (Mauritanie). Il est probable que la majorité des jeunes sardinelles après s'être reproduits, regagnent le stock principal et remontent alors vers le Nord, où les conditions de vie sont plus favorables (Fréon, 1988). Ces poissons arrivent en Juillet-Aout à la latitude du Banc

d'Arguin (Boëly et al., 1982; Boëly, 1979). Autour de Aout-Septembre, les débarquements chutent en Mauritanie, probablement parce que la sardinelle continue sa migration vers le Maroc.

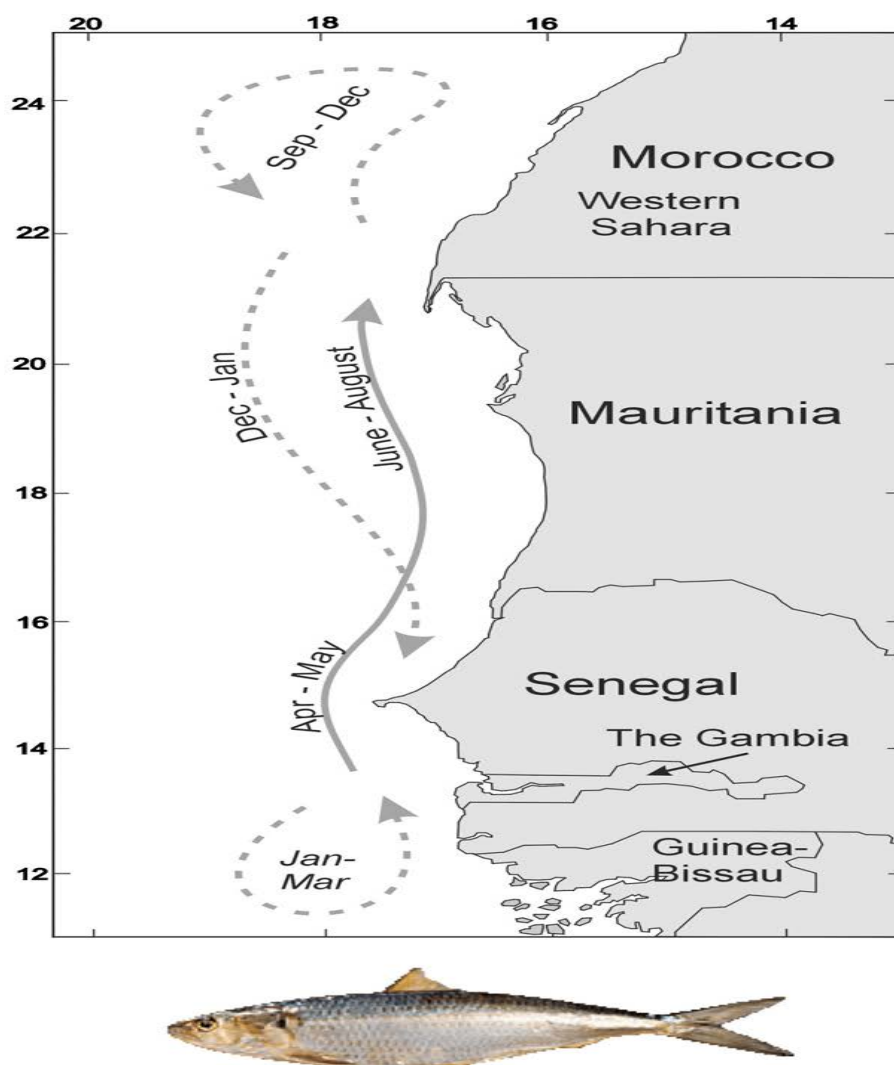


Figure 1.12 – Migration de *Sardinella aurita* dans la zone Nord-Ouest africaine, reflétant les caractéristiques océanographiques régionales et saisonnières. D'après Zeeberg et al. (2008).

La migration retour du Maroc vers le Sénégal commence en Novembre, les premiers adultes arrivent au Sénégal en décembre-janvier et se concentrent entre Dakar et la Guinée-Bissau. Néanmoins cette migration vers le Sud reste assez mal comprise (Fréon, 1988; Chavance et al., 1991). La migration de *Sardinella aurita* a été observée plus au large sur des fonds de 300-1500m et à des profondeurs de 100-300m, remontant occasionnellement à la surface (Schmidt, 1972; Binet et al., 2001) et depuis longtemps on a pensé que la migration retour vers le Sénégal se faisait en haute mer (Boëly et al., 1982). Cette théorie s'appuyait sur le fait que la flotte industrielle en Mauritanie n'arrivait pas à détecter les poissons au cours des mois d'octobre-novembre, au moment où les poissons étaient supposés passer à travers les eaux mauritaniennes à leur retour au Sénégal. En effet les captures de la flotte industrielle en Mauritanie durant la période novembre-février

sont très faibles, ce qui suggère que la sardinelle au cours de son mouvement vers le Sud reste hors de portée des chalutiers pélagiques. Cependant il est reporté la présence de sardinelles adultes près de la côte en hiver. Les pêcheurs artisanaux de St-Louis au Nord du Sénégal prénomment les poissons arrivés en décembre-janvier de « sardinelle 4m ». Bien sûr que ce nom n'est pas relié à la longueur du poisson mais à la profondeur où ils ont été trouvés (Samb, communication personnelle). Une nouvelle description du schéma migratoire saisonnier de la sardinelle ronde, basée sur les données de campagnes acoustiques récentes et de débarquements de la pêche artisanale en Mauritanie, a été présentée par Corten et al. (2012). D'après cet auteur, la descente des sardinelles vers le Sénégal se fait par concentration dense, très près de la côte. En Mauritanie, les enquêtes acoustiques montrent qu'en novembre les poissons sont plus distribués près de la côte qu'en décembre (IMROP, 2012) et la nouvelle pêcherie artisanale développée à Nouadhibou ($\sim 20.5^\circ\text{N}$) prend ses plus grandes captures entre les mois d'octobre et de novembre. La distribution côtière de ces poissons lors de la migration retour explique pourquoi la flotte industrielle n'a jamais pu localiser les poissons en cette période de l'année.

Pêcherie et environnement

La pêche de *Sardinella aurita* dans la région Nord-Ouest africaine est très développée et très variée suivant les années et les zones. La sardinelle est la première espèce pêchée au Sénégal et la seconde en Mauritanie (FAO, 2008). Les captures sur l'ensemble de la zone (Maroc+Mauritanie+Sénégal-Gambie) ont varié de 280.000 tonnes en 1990 à 470.000 tonnes en 1998 (FAO, 2006; Zeeberg et al., 2008). Récemment les captures de sardinelle entre le Sénégal et la Mauritanie ont excédées 500.000 tonnes (Corten et al., 2012). L'abondance de *Sardinella aurita* comme la plupart des petits poissons pélagiques est contrôlée par la température de l'eau et d'autres facteurs hydrologiques. Dans le golfe de Guinée l'abondance de *Sardinella aurita* a connu des fluctuations importantes entre 1963 et 1992 en réponse aux changements annuels de l'extension de l'upwelling (Binet et al., 2001; Koranteng and McGlade, 2001). Les variations à long terme sur des stocks des petits poissons pélagiques sont attribuées au succès du recrutement dès lors que les conditions océanographiques sont favorables durant le stade juvénile (Cury and Roy, 1989; Cury et al., 2000; Huggett et al., 2003). Le long de la côte Nord-Ouest africaine, une forte production primaire, une faible turbulence et une circulation favorable en été fournissent une « fenêtre environnementale optimale » pour la reproduction (Cury and Roy, 1989; Demarcq and Faure, 2000). Cette fenêtre subit des variations sur la région qui peuvent induire des changements dans le comportement de la sardinelle. Comprendre les changements opérés dans les premiers stades de vie permettra de comprendre les variations d'abondance et d'initier des modèles de gestions adéquates des pêcheries.

1.5 Objectifs de la thèse

Les mécanismes de ponte et de recrutement larvaire déterminent la dynamique des populations (Beverton and Holt, 1957). Dans la zone sénégal-mauritanienne, les informations relatives aux premiers stades de vie de *Sardinella aurita* sont rares voire inexistantes et peuvent être un handicap pour la compréhension de ces mécanismes de reproduction sur le cycle de vie de cette importante espèce pour les pêcheries de cette région. Cependant la durée de la phase ichthyoplanctonique (Œufs puis larves) de ces espèces est très courte (quelques jours après l'éclosion), la présence des larves et leur abondance sont de bons indices de la période de reproduction et de son intensité (Conand, 1977).

Le premier objectif de cette thèse est d'évaluer la rétention larvaire le long de la côte sénégal-mauritanienne afin de mieux comprendre la stratégie de reproduction de la sardinelle. Comme nous l'avons rappelé plus haut, les stocks de sardinelle dans la zone d'upwelling Nord-Ouest africaine sont côtiers (ou localisés sur le domaine du plateau continental), les principaux facteurs qui contrôlent l'abondance des œufs et larves – enrichissement, concentration et rétention tels qu'identifiés par Bakun (1996) –, sont fortement reliés à l'activité de méso-échelle. Par conséquent, notre approche nécessite un modèle régional à haute résolution et avec une représentation précise des structures des phénomènes physiques et biogéochimiques de méso-échelles. Ainsi ce travail repose essentiellement sur l'adaptation d'un modèle individu centré (ICHTHYOP) couplé au modèle hydrodynamique régional, pour la sardinelle de la zone d'upwelling sénégal-mauritanienne : une première pour cette région. Une série de tests sur le comportement larvaire (migration nyctémérale, mortalité due à la température) de la sardinelle a été réalisé pour non seulement combler le manque d'informations sur la dynamique des premiers stades de vie de l'espèce, mais aussi évaluer l'effet de tels comportements sur le recrutement.

Le second objectif de la thèse est d'étudier la variabilité du volume d'habitat potentiel de ponte de la sardinelle. Au contraire du premier objectif qui suppose que la reproduction de l'espèce se fait tout le long de la zone sénégal-mauritanienne quel que soit les conditions hydrologiques rencontrées, ce second objectif permet d'évaluer si le choix de leur habitat par la recherche de certaines caractéristiques environnementales (notamment en température et salinité) peut expliquer les périodes d'abondance de la sardinelle

1.6 Structure de la thèse

Cette étude est organisée en 4 chapitres :

- Le chapitre 2 décrit les outils numériques utilisés dans cette thèse, notamment le modèle hydrodynamique qui a servi de forçages au modèle individu centré adapté aux premiers stades de vies de la sardinelle. Mais aussi du modèle couplé physique biogéochimique qui a servi pour définir l'habitat potentiel de ponte.

- Le chapitre 3 concerne l’application du modèle individu centré aux premiers stades de vies de la sardinelle. Ce chapitre se présente sous la forme d’un article. Nous montrons que la rétention côtière associée à la circulation locale permet de reproduire les patterns de ponte de la sardinelle et d’établir des zones de connectivité larvaire entre différentes zones de pontes ou de nurseries.
- Dans le chapitre 4, je présente les résultats obtenus sur la variabilité de l’habitat de ponte de la sardinelle. Cette variabilité est associée à la rétention côtière à l’intérieur de cet habitat et à la biomasse planctonique fournie par le modèle couplé pour comprendre les variations d’abondance de la sardinelle.
- La conclusion générale résume les résultats principaux de ce travail de thèse, souligne les limites de l’approche de modélisation et propose quelques perspectives de développements futurs.

Chapitre 2

Matériels et méthodes

2.1 Introduction

Approche de modélisation des œuf et larves

Dans l'étude de la modélisation du comportement et du mouvement des poissons, deux approches sont souvent utilisées : l'approche lagrangienne et l'approche eulérienne. L'approche eulérienne représente la biomasse de poisson par une densité (i.e. un nombre d'individus par unité de volume de maille du modèle) dont le flux est calculé en utilisant des équations d'advection-diffusion-réaction. Elle consiste à étudier en un point fixe les modifications des propriétés de la densité de poisson en ce point et ainsi de calculer la variabilité spatiale de la densité en fonction du temps. L'utilisation de l'approche eulérienne pour calculer les flux de densités de poissons avec des équations d'advection-diffusion-réaction (ADR) est rare (MacCall, 1990; Magnússon et al., 2004).

L'approche lagrangienne permet de simuler individuellement le cycle de vie des poissons qui sont dirigés par des lois comportementales (conditions "si, alors") et permet de décrire de façon explicite le comportement du poisson (en réponse à un forçage biologique ou environnemental). Les modèles spatiaux Lagrangiens développés pour étudier les relations des petits pélagiques avec leur environnement sont principalement basés sur l'approche individu-centrée (IBM) (i.e., Lagrangienne) et se focalisent soit sur les stades larvaires (Mullon et al., 2002; Lett et al., 2007; Brochier et al., 2008) soit sur la croissance (Megrey et al., 2007; Rose et al., 2007), soit sur le cycle de vie entier de l'individu (Ito et al., 2007; Okunishi et al., 2009; Xi, 2009).

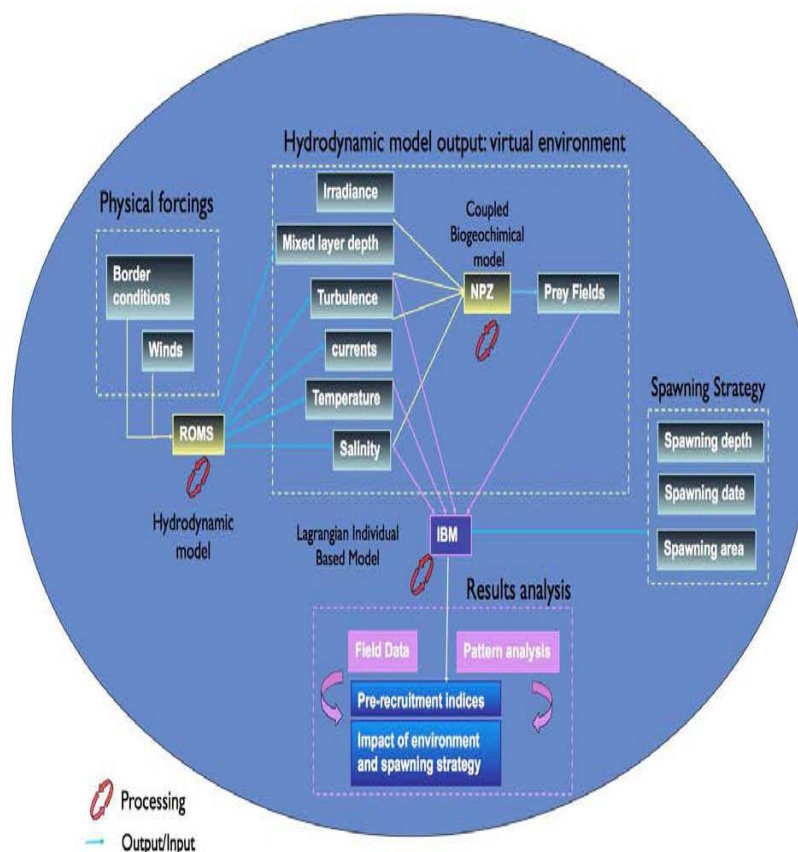


Figure 2.1 – Principales étapes de l’approche lagrangienne pour la modélisation des premiers stades de vies des petits pélagiques (Parada, pers. Com., tiré de Brochier, 2009).

L’approche Lagrangienne de modélisation de la dynamique des œufs et larves des petits poissons pélagiques a été menée dans différentes régions de l’océan mondial : les systèmes d’upwelling du Benguela (Mullon et al., 2002; Huggett et al., 2003; Koné, 2006; Koné et al., 2013; Parada et al., 2008), du Humboldt (Lett et al., 2007; Brochier et al., 2009) et des Canaries (Santos et al., 2004, 2005; Brochier et al., 2008, 2011; Ospina-Alvarez et al., 2012), en Méditerranée (Nicolle et al., 2009), et plus récemment dans l’upwelling saisonnier du Cabo Frio au Brésil (Dias et al., 2014). Cette approche permet l’étude de la dispersion larvaire et du recrutement des juvéniles de poissons en explorant les interactions locales entre les individus et leur environnement, ce qui constitue l’un des justificatifs clés pour ce type d’approche en écologie numérique (Grimm and Railsback, 2005). L’utilisation des modèles hydrodynamiques dans le cadre de simulations réalistes permet de représenter la circulation à l’échelle régionale. L’utilisation de ces simulations en connexion avec les modèles individus centrés est devenue un outil incontournable pour l’étude de la dynamique des premiers stades de vie des poissons (e.g. Werner et al., 2001). Ce genre d’outils est de plus en plus utilisé pour la compréhension et la prévision des effets des changements climatiques sur le recrutement des petits pélagiques (Lett et al., 2010; Brochier et al., 2013). Les principales caractéristiques du modèle individu-centré sont : (1) un forçage par

des données environnementales (température, salinité, courants) dérivées d'un modèle hydrodynamique qui peut être couplé à un modèle biogéochimique (de type NPZD) pour prendre en compte la disponibilité en nourriture (production primaire, production secondaire, détritus, concentration en oxygène) (Koné et al., 2013), (2) les individus meurent ou survivent en fonction des conditions de température rencontrées, (3) tient compte explicitement des déplacements de chaque individu dans le temps et l'espace, (4) calcule la croissance de l'individu, le comportement et le changement d'état (de la larve au juvénile) comme une fonction de variables environnementales et physiologiques. La figure 2.1 résume les différentes caractéristiques d'une telle approche de modélisation.

Dans ce chapitre nous décrivons les forçages environnementaux utilisés pour l'application du modèle individu-centré (ICHTHYOP) et la définition du volume d'habitat potentiel de ponte, incluant la biomasse planctonique qui représente les proies des larves de sardinelle à l'intérieur de cet habitat. Ces variables sont la température, la salinité, les courants et les biomasses de phytoplancton et de zooplancton simulées par le modèle hydrodynamique ROMS couplé au modèle biogéochimique PISCES. Trois simulations ont été utilisées pour ce travail de thèse :

- Une simulation climatologique ROMS de 10 ans a été réalisée avec une résolution spatiale d'environ 8.3 km ($1/12^\circ$) pour la zone sénégal-mauritanienne. Cette simulation est nommée SM1 (Senegal-Mauritanie 1).
- Une seconde simulation climatologique ROMS (SM2) a été utilisée pour confondre nos premiers résultats. SM2 est la simulation réalisée par Mason et al. (2011) qui englobe l'ensemble du système d'upwelling des Canaries à une résolution spatiale de 7.5 km sur une période de 50 années. SM1 et SM2 sont utilisées dans la première partie de la thèse pour étudier la variabilité saisonnière de la rétention des larves de sardinelle dans la zone sénégal-mauritanienne.
- Une simulation interannuelle sur 30 ans (1980-2009) du modèle couplé ROMS-PISCES (Auger et al., 2015) a été utilisée pour étudier la variabilité de l'habitat de ponte à l'intérieur des zones de rétention préalablement identifiées. La biomasse planctonique qui sert de nourriture aux larves est alors prise en compte. Cette simulation possède une résolution spatiale de $1/12^\circ$ et englobe l'ensemble du système d'upwelling Nord-Ouest africain.

2.2 Modèle hydrodynamique ROMS

2.2.1 Le modèle

Les forçages environnementaux (température, courants, salinité) sont simulés par le Regional Ocean Modelling System (ROMS, Shchepetkin and McWilliams, 2005). ROMS

est un modèle basé sur les hypothèses hydrostatiques, d'incompressibilité et de Boussinesq pour résoudre les équations primitives et résout également la surface libre. Ces hypothèses sont décrites ci-après :

- L'approximation hydrostatique suppose que les échelles verticales sont très petites devant les échelles horizontales. L'océan est considéré comme une couche d'eau peu profonde. Du système d'équations de Navier-Stokes, seuls les termes de gravité et de pression sont conservés dans l'équation verticale de la quantité de mouvement conduisant à l'équilibre hydrostatique. Les vitesses verticales, dont les échelles spatiales et temporelles sont supposées petites, ne sont pas explicitement calculées et sont déduites de l'équation de continuité. Les processus faisant intervenir des vitesses verticales (ondes internes, convection,...) doivent alors être paramétrés via un modèle de fermeture turbulente (e.g. KPP dans le modèle ROMS, Large et al., 1994).
- L'approximation de Boussinesq suppose que la densité de l'eau de mer et la pression varie peu dans l'espace et dans le temps autour d'une valeur moyenne. Cette approximation permet de négliger toutes les variations de densité dans l'équation de Navier-Stokes sauf pour la force de gravité. Ces variations n'interviennent donc qu'à travers l'équilibre hydrostatique.
- L'hypothèse d'incompressibilité suppose que la masse volumique d'une particule de fluide ne varie pas avec la pression. Cette hypothèse transforme l'équation de continuité en une condition de non divergence du champ de vitesse.

Equations primitives et conditions aux limites

Les équations primitives résultant des hypothèses listées ci-dessus sont décrites dans cette section en coordonnées cartésiennes. Pour la vitesse horizontale, les équations sont données par :

$$\frac{\partial u}{\partial t} + U \cdot \nabla u - fv = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_M \frac{\partial u}{\partial z} \right) + F_u + D_u \quad (2)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + U \cdot \nabla v + fu = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial P}{\partial y} + \frac{\partial}{\partial z} \left(K_M \frac{\partial v}{\partial z} \right) + F_v + D_v \quad (3)$$

En prenant en compte l'approximation hydrostatique, l'approximation de Boussinesq et l'hypothèse d'incompressibilité, l'équation sur la verticale et l'équation de continuité ont respectivement les formes suivantes :

$$\frac{\partial P}{\partial z} = \rho g \quad (4)$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} + \frac{\partial v}{\partial y} + \frac{\partial w}{\partial z} = 0 \quad (5)$$

A ces équations s'ajoute l'équation qui régit l'évolution du transport de traceurs C (salinité (S), température (T), traceurs passifs...) dont la forme générale est donnée par :

$$\frac{\partial C}{\partial t} + U \cdot \nabla C = \frac{\partial}{\partial z} \left(K_M \frac{\partial C}{\partial z} \right) + F_c + D_c \quad (6)$$

Enfin, l'équation d'état est :

$$\rho = \rho(T, S, P) \quad (7)$$

Le signe ∇ représente l'opérateur gradient pour une quantité C tel que :

$$U \cdot \nabla C = u \frac{\partial C}{\partial x} + v \frac{\partial C}{\partial y} + w \frac{\partial C}{\partial z} \quad (8)$$

Dans ce système d'équations, F (termes sources) représente le forçage, D (termes puits) la diffusion (pour la température et la salinité) ou la dissipation (énergie cinétique). La résolution numérique du système permet de déterminer u, v, w, T, S qui sont des variables prognostiques desquelles sont déduites ρ et P à partir respectivement des équations d'état de l'eau de mer et de l'hydrostatique. Les conditions aux limites en surface et au fond associées à ce système sont définies comme suit :

– En surface $z=\zeta$ (ζ , représente l'élévation de la surface libre de l'océan) :

$$K_M \frac{\partial u}{\partial z} = \tau_s^x(x, y, t) \quad (9)$$

$$K_M \frac{\partial v}{\partial z} = \tau_s^y(x, y, t) \quad (10)$$

$$K_T \frac{\partial T}{\partial z} = \frac{Q_T}{\rho_0 c_p} \quad (11)$$

$$K_T \frac{\partial S}{\partial z} = (E - p)S \quad (12)$$

$$w = \frac{\partial \zeta}{\partial t} + u \frac{\partial \zeta}{\partial x} + v \frac{\partial \zeta}{\partial y} \quad (13)$$

– En profondeur $z=-h$ (h, représente la profondeur de l'océan) :

$$K_M \frac{\partial u}{\partial z} = \tau_b^x(x, y, t) \quad (14)$$

$$K_M \frac{\partial v}{\partial z} = \tau_b^y(x, y, t) \quad (15)$$

$$K_T \frac{\partial T}{\partial z} = 0 \quad (16)$$

$$K_M \frac{\partial S}{\partial z} = 0 \quad (17)$$

$$w = -u \frac{\partial h}{\partial x} - v \frac{\partial h}{\partial y} \quad (18)$$

Les différentes variables utilisées sont décrites dans le tableau 2.

Variables	Description
t	Temps
x,y	Coordonnées cartésiennes horizontales
z	Coordonnée cartésienne verticale
U	Vecteur vitesse
u,v,w	Composantes (x,y,z) de la vitesse
f	Paramètre de Coriolis
P	Pression dynamique
$\rho_0 + \rho(x, y, z)$	Densité totale <i>in situ</i>
g	Accélération de la gravité
D_u, D_v, D_C	Termes de dissipation/diffusion turbulente
F_u, F_v, F_C	Termes de forçage
C	Concentration de traceur (Salinité, Température, autres traceurs,...)
K_M, K_C	Coefficients de viscosité et de diffusivité verticale turbulente
τ_s^x, τ_s^y	Composantes de la tension de vent de surface
τ_b^x, τ_b^y	Composantes de la tension de vent de fond
T	Température potentielle
S	Salinité
$Q_T, (E-p)$	Flux de chaleur et d'évaporation nette à l'interface océan-atmosphère.

Table 2 – Variables utilisées dans la description du modèle ROMS

La fermeture turbulente fournit les coefficients de mélange vertical (K_M, K_T, K_S) dans la colonne d'eau. Les conditions aux limites décrites ci-dessus permettent d'imposer le forçage de l'océan aux interfaces océan-atmosphère et eau-sédiment. Le forçage à l'interface océan-atmosphère se fait par la tension de vent (τ_s^x, τ_s^y), les flux de chaleur (Q) échangés avec l'atmosphère et les flux d'eau douce par évaporation/précipitation (E-P). A l'interface eau-sédiment, ces conditions permettent de prescrire des flux de chaleur et de salinité nuls. Le flux de quantité de mouvement sur le fond (ou stress de fond) est paramétré en fonction du courant.

Type de coordonnées, discrétisation spatio-temporelle et schéma numérique.

Du fait de leur complexité, les équations du modèle n'admettent pas de solution analytique. Il est nécessaire d'avoir recours à des méthodes numériques d'intégration des équations aux dérivées partielles basées sur l'utilisation de schémas numériques nécessitant une discrétisation spatiale et temporelle.

Ces équations sont résolues en chaque maille d'une grille tridimensionnelle qui recouvre la région étudiée, et discrétise l'espace sur la verticale et sur l'horizontale.

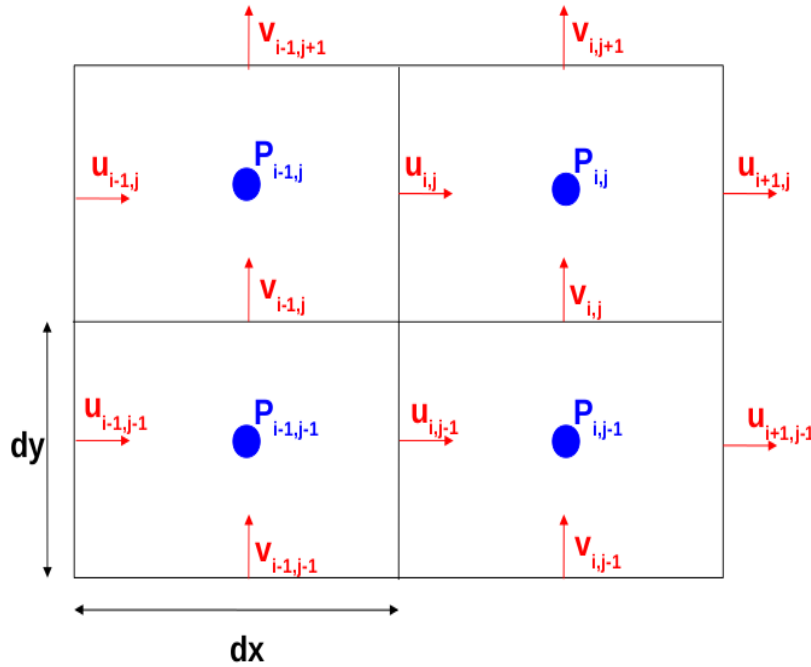


Figure 2.2 – Gradient de pression sur une Grille Arakawa de type « C »

Les niveaux verticaux de la grille de ROMS sont discrétisés selon un système de coordonnées sigma généralisées. Ce système permet aux niveaux verticaux d'épouser la forme du fond marin en suivant exactement la topographie, et la résolution verticale peut être augmentée près de la surface et/ou du fond, ce qui permet de représenter les processus liés à la bathymétrie et d'affiner la représentation des processus côtier. Ainsi on a le choix d'avoir une résolution plus fine en surface ou au fond en fonction du phénomène étudié. La discrétisation spatiale des différentes variables se fait sur une grille décalée de type C (Arakawa, 1972) (Figure 2.2). Au niveau de la discrétisation temporelle, ROMS utilise un schéma dit "split explicit" qui sépare les modes de dynamique rapide (mode barotrope, bidimensionnel) des modes de dynamique lente (mode barocline, tridimensionnel). Cette technique permet un gain en temps de calcul important.

2.2.2 ROMS dans la zone Nord-Ouest Africaine

ROMS a récemment été adapté à la zone Nord-Ouest Africaine par Marchesiello and Estrade (2009), Machu et al. (2009), Mason et al. (2011) et (Sow, 2014). Les trois premières configurations couvrent la partie Nord du système, dans la zone du Sahara occidentale alors que la dernière (la configuration SECOCIMO) s'est concentrée plus au Sud, dans la partie sénégal-mauritanienne. Ces configurations utilisent la capacité "2-way embedding" de la version ROMS-AGRIF (Penven et al., 2006; Debreu et al., 2012) et celle « 1-way offline nesting » de la version ROMS-UCLA (Mason et al., 2010). Le "2-way embedding" consiste en deux (ou plus) domaines imbriqués de résolution spatiale différente qui rétroagissent l'un sur l'autre. Par exemple, dans la configuration CANARY de Machu et al. (2009), les sorties de la grille "parent" (englobant l'ensemble du système des Canaries (5°N-41°N) à une résolution (1/4°) servent de conditions aux frontières pour la grille "enfant" (englobant la partie centrale du Sahara occidental (21.5°N-31.5°N) à plus haute résolution (1/12°) (Figure 2.3). En retour, la grille "enfant" rétroagit sur la grille "parent". La simulation utilisée dans cette thèse est très proche de celle de (Machu et al., 2009) : elle couvre le même domaine pour la grille parent alors que la grille enfant est une configuration réalisée avec un zoom (1/12°) dans la zone sénégal-mauritanienne (Figure 2.3). Cette dernière configuration sera nommée par la suite SM1. A côté de SM1 nous avons utilisé les sorties de la configuration développée par (Mason et al., 2011) dont le domaine couvre toute la zone sénégal-mauritanienne et la partie de la zone marocaine.

2.2.3 Configuration ROMS SM1 et SM2

Les configurations SM1 et SM2 ont été utilisées pour simuler le cycle saisonnier utilisant un forçage climatologique mensuel. Cet approche où le forçage synoptique et inter-annuel est exclu permet de traiter la variabilité intrinsèque, méso-échelle, qui apparaît à l'intérieur d'un système régional en raison des non-linéarités de la dynamique. La configuration SM1 a été développée dans cette thèse pour l'étude de la rétention larvaire dans la zone sénégal-mauritanienne. La configuration SM2 avec des forçages différents de celle de SM1 (voir ci-dessous) a été utilisée pour évaluer la robustesse de nos résultats

2.2.3.1 Configuration SM1

Grille et bathymétrie

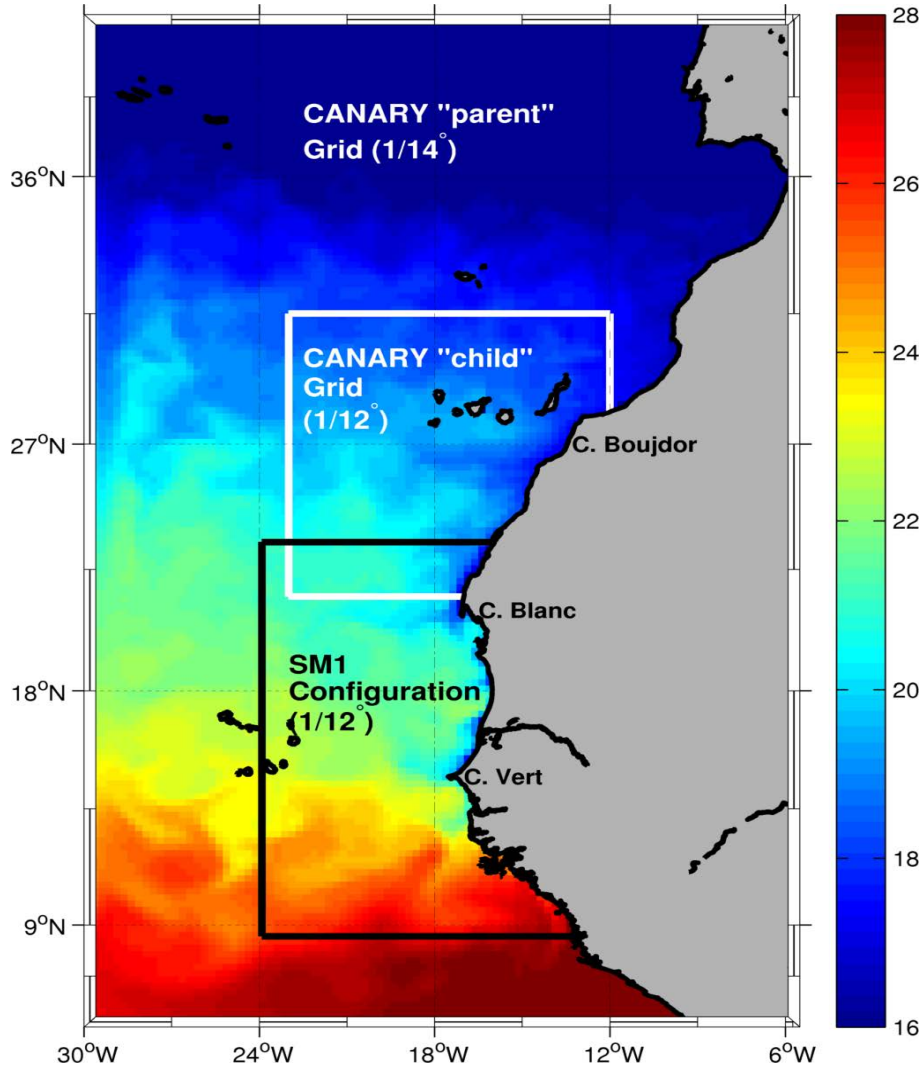


Figure 2.3 – Domaine "parent" de la configuration CANARY (grille "parent" : 30°W – 5°W et 5°N – 38°N , $1/4^{\circ}$). Le domaine haute résolution (grille "enfant" ; 23°W – 9°W et 21.5°N – 31.5°N , $1/12^{\circ}$) est représenté par la zone dans le rectangle blanc et, la configuration "SM1" (24°W – 13°W et 8.5°N – 23°N , $1/12^{\circ}$) utilisée durant cette thèse est encadrée par le rectangle noir. Le fond de carte indique la température de surface ($^{\circ}\text{C}$) en Mars de l'année 6.

La configuration SM1 couvre le Sud de la Guinée jusqu'à la frontière entre la Mauritanie et le Maroc et s'étend s'étant de 24°W à 13°W et de 8.5°N à 23°N (Figure 2.3) avec une résolution horizontale au $1/12^{\circ}$. La grille horizontale est donc constituée de 188 points suivant la direction méridienne et 131 points suivant la direction zonale. Ces caractéristiques (zone d'étude et résolution horizontale) permettent d'avoir une zone d'étude et une résolution spatiale suffisamment importantes pour que des structures physiques (filaments, méandres, tourbillons) réalistes puissent se développer. Mais aussi un nombre de points de grille suffisamment réduit pour que le temps de calcul numérique soit "raisonnable" et nous permettre de faire un maximum de tests.

Flux de surface : tension de vent et flux de chaleur

Pour notre simulation, nous avons utilisé une climatologie de tension de vent (ou stress de vent) issue du diffusiomètre QuikSCAT (Liu et al., 1998) avec une résolution spatiale au $1/2^\circ$. La configuration SM1 est forcée à l'interface océan-atmosphère par les flux de chaleur et d'eau douce provenant de la climatologie mensuelle dérivée de COADS (Comprehensive Ocean-Atmosphere Data Set) avec une résolution spatiale de $1/2^\circ$ (Da Silva et al., 1994). La seule spécification des flux de surface pourrait conduire à une dérive des champs modélisés de SST et SSS car le modèle ne représente pas les rétroactions de l'océan vers l'atmosphère. Par conséquent, les modèles régionaux utilisent souvent des termes de correction des flux de surface vers une climatologie. Une méthode satisfaisante est de linéariser le forçage thermique autour de la SST climatologique, afin de représenter de façon simplifiée le "feed-back" de la SST modélisée sur les flux de chaleur de surface (Barnier et al., 1995). Les flux d'eau douce sont spécifiés à partir des champs climatologiques de précipitation (P) et d'évaporation (E). Pour éviter toute dérive, un terme de correction du même type que pour les flux de chaleur est également ajouté à la formulation du flux d'eau douce.

Flux de surface : tension de vent et flux de chaleur

En modélisation régionale, les domaines sont généralement limités par la côte et des frontières océaniques. Les côtes sont représentées par une condition de frontières fermées et les frontières océaniques sont généralement des frontières dites "ouvertes". Ces frontières ouvertes doivent permettre aux perturbations se propageant de l'intérieur du domaine du modèle vers l'extérieur (par exemple des tourbillons océaniques, des ondes,...), de sortir du domaine sans réflexion et doivent en même temps fournir au modèle les caractéristiques de l'océan environnant. Dans notre étude, les trois frontières latérales ouvertes (frontières Sud, Ouest et Nord) de la grille parent sont forcées utilisant la climatologie du World Ocean Atlas (WOA 2001, Conkright et al., 2002) pour la température, la salinité et les vitesses géostrophiques, et les frontières ouvertes de la grille enfant sont forcées en chaque pas de temps par la grille parent. La frontière Est est fermée.

Spin-up physique et nombre d'année de simulation

La simulation SM1 a été lancée sur 10 années. Un spin-up physique de 4 ans est effectué pour permettre au modèle d'atteindre un cycle annuel stable. Le modèle est ensuite analysée utilisant les six années suivantes : de l'année 6 à l'année 10. La préparation de la configuration de modèle et la simulation ont été réalisés par E. Machu.

2.2.3.2 Configuration SM2

La configuration SM2 utilise le code ROMS dans sa version ROMS-UCLA qui comprend une modification de la condition de frontière ouverte de type Flather (Flather, 1976), ce qui améliore la solution près des frontières ouvertes (Mason et al., 2010). Le domaine du modèle est défini sur une seule grille (donc sans grille enfant) qui s'étend de la côte jusqu'à 45°W et de 6°N à 51°N. La configuration du modèle a une résolution horizontale de 7.5 km et contient 32 niveaux sur la verticale, avec un système de coordonnées sigma différent de celui de la version ROMS-AGRIF, qui assure une bonne représentation de la thermocline indépendamment de la profondeur totale, (Shchepetkin and McWilliams, 2009). Cette simulation est aussi climatologique. Les fichiers de forçage sont créés utilisant l'outil ROMSTOOLS (Penven et al., 2008). En surface le modèle est forcé utilisant le produit de vent SCOW (Scatterometer Climatology of Ocean Winds, Risien and Chelton, 2008) qui est une climatologie mensuelle de stress de vent QuikSCAT basée sur 8 années (September 1999 - August 2007) à une résolution de 0.25°. Les flux de chaleurs et d'eaux douces sont fournis par COADS (Comprehensive Ocean Atmosphere-Dataset; Worley et al., 2005). Les trois frontières ouvertes sont forcées par les traceurs moyennes mensuelles de la climatologie temperature-salinité de Troupin et al. (2010). Plus d'informations sur le développement de cette configuration sont fournies par Mason (2009) et Mason et al. (2010, 2011). Le modèle a été tourné sur 50 années de simulation, la solution atteint un équilibre après 4 années de spin up (Mason, 2009). Dans cette étude nous utilisons 6 années successives où les résultats sont comparés aux 6 années successives de SM1.

La validation des configurations SM1 et SM2 est effectuée dans le chapitre 3.

2.3 Le modèle couplé physique-biogéochimique ROMS-PISCES

Un modèle couplé physique-biogéochimique nommé ROMS-PISCES a été utilisée dans cette thèse pour étudier la variabilité interannuel de l'habitat potentiel de ponte de la sardinelle et pour simuler le fonctionnement des premiers niveaux trophiques de l'écosystème sénégal-mauritanien qui sont les proies des larves de sardinelle. Ce modèle a été développé par Auger et al. (2015) pour comparer le transfert potentiel de cadmium (Cd) à partir de sources naturelles et anthropiques vers les communautés de planctoniques dans le système d'upwelling Nord-Ouest africain. Le modèle PISCES (Pelagic Interaction Scheme for Carbon and Ecosystem Studies) est un modèle de type NPZD qui simule la productivité biologique et décrit les cycles biogéochimiques des principaux nutriments (nitrate, ammonium, phosphate, silicate et fer), le cycle du carbone et l'oxygène dissout (Aumont and Bopp, 2006) (Figure 2.3). La croissance du phytoplancton peut être limitée par les cinq nutriments modélisés. Le modèle représente l'évolution de deux classes de phytoplancton (nanophytoplancton et diatomées) et deux classes de zooplancton (microzooplancton and

mesozooplankton) (Aumont and Bopp, 2006). Les diatomées diffèrent du nanophytoplankton par leur besoin en Silicium (Si), par une plus grande dépendance au fer et par une constante de demi-saturation plus élevée à cause de leur taille plus importante (Aumont and Bopp, 2006).

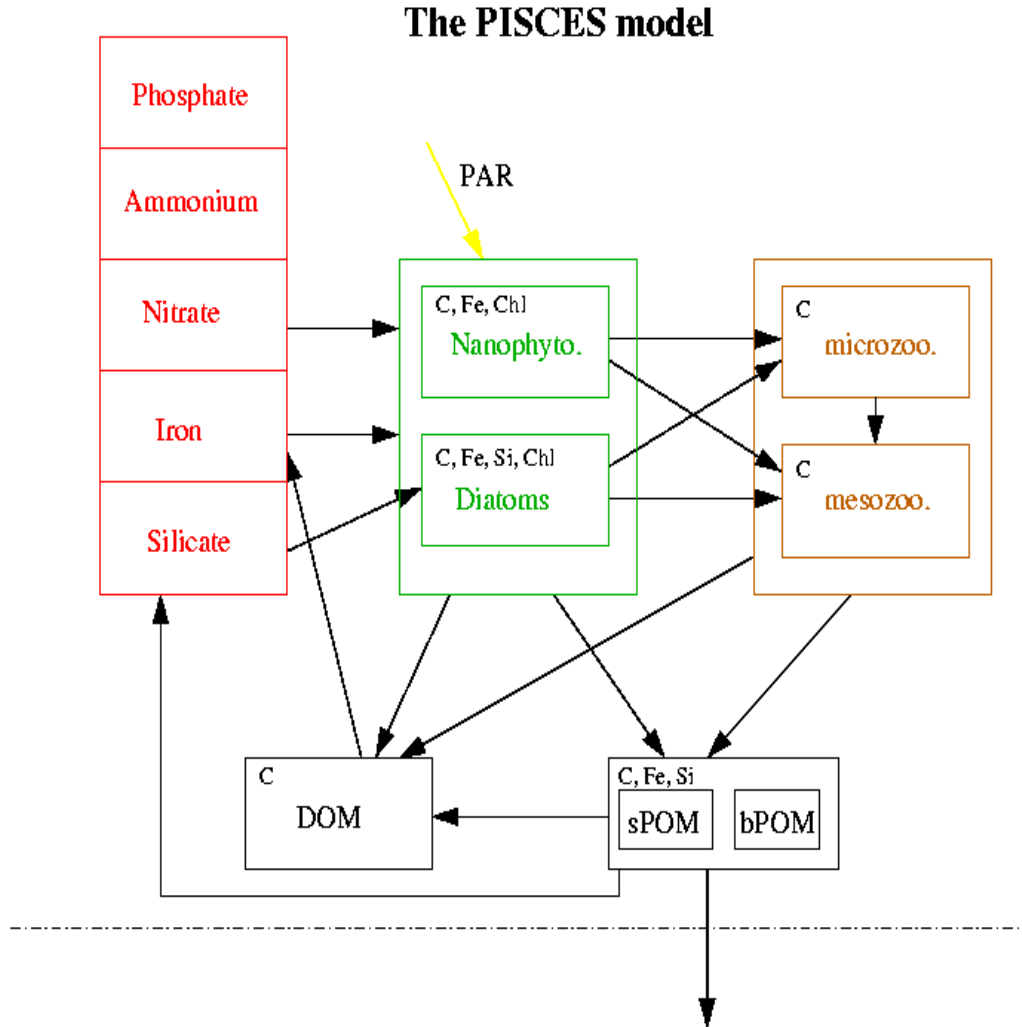


Figure 2.4 – Description schématique de la structure du modèle d'écosystème PISCES (Aumont and Bopp, 2006). En rouge les nutriments; en vert, le phytoplankton, en orange, le zooplancton; en noir, les détritus.

Simulation interannuelle 1980-2009

La configuration du modèle ROMS utilisée est très similaire à celle de Machu et al. (2009) et Marchesiello and Estrade (2009). Le domaine du modèle est compris à l'intérieure d'une grille enfant couvrant le système d'upwelling Nord-Ouest africain (10°N-35°N, 23°W-9°W, 1/12°). Cette grille est imbriquée dans une grille plus grande, grille parent à plus faible résolution et qui recouvre l'ensemble du domaine du système du Courant des Canaries (5°N-40°N, 30°W-5.5°W, 1/4°) à travers une approche de couplage « 2-way em-

bedding » (AGRIF – Debreu et al., 2012). Les deux grilles parent et enfant possèdent 32 niveaux sur la verticale.

Une simulation sur la période 1980-2009 (30 ans) a été réalisée utilisant des forçages atmosphériques et des conditions aux frontières interannuels. Les flux de chaleur, solaire et d'eau douce à partir des réanalyses atmosphériques CFSR (Climate Forecast System Reanalysis, Saha et al., 2010) avec une résolution spatiale de 0.3° de résolution sont imposées en surface. Aux frontières, les champs d'une simulation NEMO-PISCES couvrant le bassin Nord-Atlantique à une résolution de $1/4^\circ$ (T. Gorgues, comm. pers.) sont utilisés garantissant ainsi une cohérence entre champs de traceur et de vitesses horizontales. Pour plus d'informations sur la simulation interannuelle, se reporter à Auger et al. (2015).

La simulation interannuelle couplée ROMS-PISCES est validée dans le chapitre 4.

2.4 Modèle individu centré ICHTHOP

Le modèle individu centré utilisé est ICHTHYOP (Lett et al., 2008). C'est un outil lagrangien qui simule le transport des particules (œufs de Sardinelle puis larves) dans la zone d'upwelling sénégal-mauritanienne. ICHTHOP est développée par l'IRD (<http://www.ichthyop.org/>) pour étudier l'impact des facteurs physiques (par exemple les courants océaniques, la température et la salinité) et biologiques (par exemple la mortalité, la migration verticale diurne) sur la dynamique de l'ichthyoplancton. Les particules (œufs puis larves) de sardinelle sont transportées passivement par les champs physiques issus des modèles hydrodynamiques ROMS décrits plus haut. Les positions de chaque particule virtuelle (latitude, longitude et profondeur) sont calculées toutes les deux heures (dans notre cas d'étude) utilisant le schéma d'advection Runge Kutta. La diffusion horizontale a été utilisée selon la description fournie par Peliz et al. (2007). ICHTHYOP permet de tenir en compte de plusieurs facteurs biologiques tels que la flottabilité des œufs, la croissance de la larve, la mortalité (fonction de la température,...) Cette thèse se présente dans un contexte où un certain nombre de paramètres biologiques propres à la sardinelle sont inconnus. Le modèle ICHTHYOP nous a permis ainsi de faire un certain nombre de tests relatifs au comportement de la larve de sardinelle.

Simulations

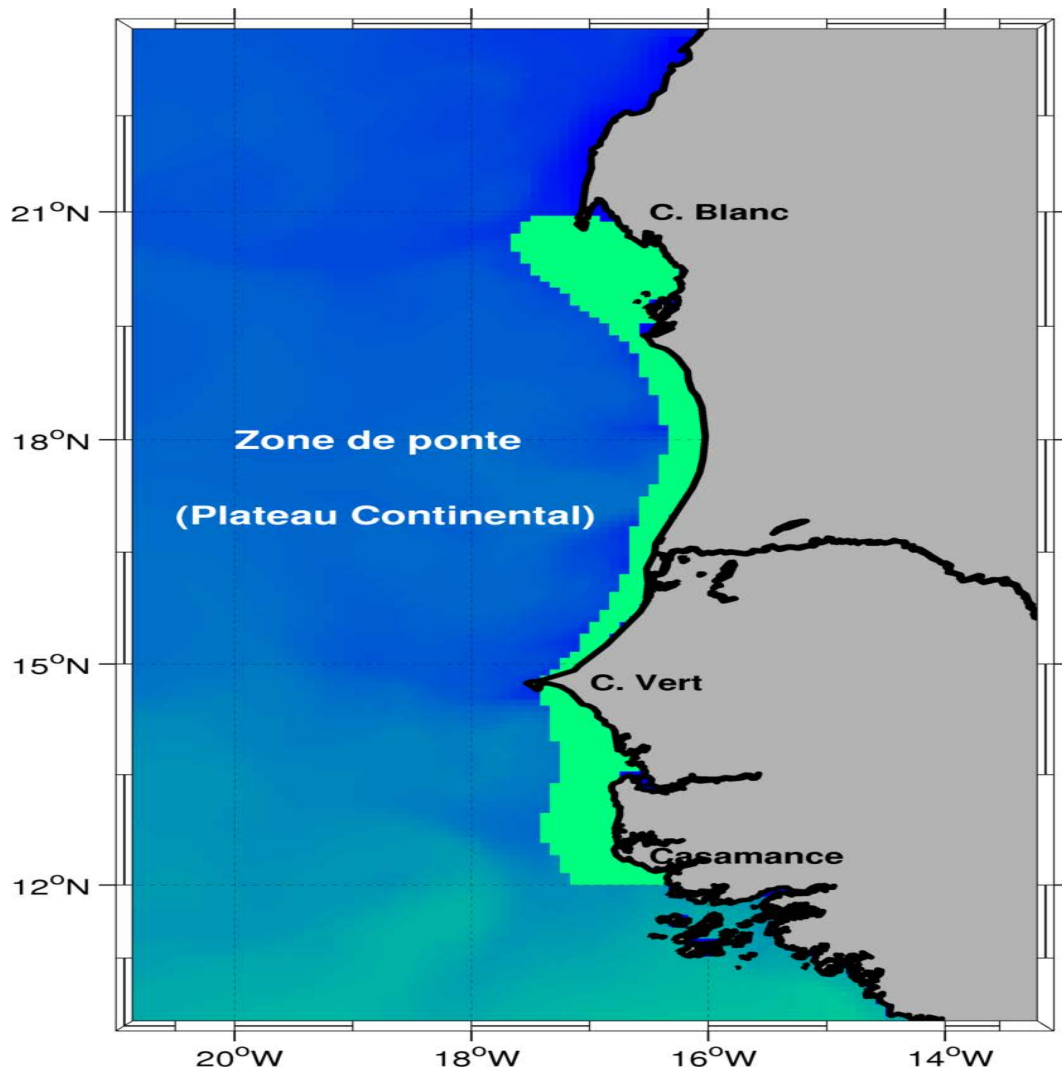


Figure 2.5 – Définition de la zone de lâcher des particules. La frontière de la zone de lâcher correspond à l'isobathe 200 m.

- **Stratégie de ponté et comportements biologiques de la larve** : Chaque simulation consiste en un lâcher de 10.000 œufs au début de chaque mois dans une zone de ponté définie préalablement et leurs trajectoires sont suivies au bout de 28 jours de simulations. Pour la sardinelle, la phase larvaire se termine à une taille proche de 23 mm où la transformation est complète marquant le début de la phase juvénile (Ditty et al., 1994), ce qui correspond à un âge d'environ 27.2 jours pour une larve qui a un taux de croissance de 1.2 mm par jour. A cet âge le développement des nageoires pelviennes est à son maximum, ce qui lui permet d'assurer des comportements de nage directionnelle sur l'horizontale, et ainsi la larve ne peut plus être considérée comme une entité passive. La vitesse de nage des larves varie généralement entre 1 à 2 longueurs d'individu par seconde (Bradbury and Snelgrove, 2001; Bradbury et al., 2003), ainsi le comportement des larves de tailles supérieurs à 20 mm ($\sim 2\text{-}4$ cm/s) peut contribuer de façon substantielle à leur distribution spatiale dans la région d'upwelling Nord-Ouest Africaine où la vitesse des courants varie de

5 cm/s pour le Courant des Canaries à 50 cm/s au cœur du filament d'upwelling (Pelegri et al., 2005).

Une première simulation est réalisée où les particules sont considérées comme passives, ce qui permet de tester l'effet de la zone et de la période (mois) de ponte en fonction de la dynamique locale seulement. Une seconde simulation est réalisée en allouant à la particule des comportements biologiques tels que la migration verticale diurne (DVM pour Diel Vertical Migration) et la mortalité en exposant les particules à des seuils de températures létales. A l'intérieur de la grille du modèle, la zone de ponte est définie sur le plateau continental (entre la côte et l'isobath 200 m), de la frontière Sud du Sénégal à la frontière Nord de la Mauritanie (12°N-21°N) (Figure 2.4). Le choix de la zone du plateau comme zone de lâcher des particules est guidée par les observations de certains auteurs qui considère le plateau continental et plus probablement sa partie côtière comme la zone de ponte de la sardinelle (Conand, 1977; Boëly et al., 1982). Les quelques informations sur la distribution verticale des œufs nous viennent de la sardinelle du Brésil (Matsuura, 1971). Cet auteur montre qu'ils sont rencontrés dans la couche de mélange de surface sur le plateau continental. La couche de mélange dans notre région d'étude est peu profonde (entre 10 et 30m de profondeur) d'après la climatologie de de Boyer Montegut et al. (2004). Nous décidons que la ponte se fait dans cette même couche, les œufs sont relâchés initialement entre 0 et 20m de profondeur au début de chaque simulation.

La migration verticale diurne (DVM, pour Diel Vertical Migration) est un comportement journalier qui a été décrit pour de nombreux organismes aquatiques. Ce comportement implique un déplacement depuis des eaux peu profondes la nuit vers des zones plus profondes durant le jour (Enright and Hamner, 1967; Fortier and Leggett, 1983; Haldorson et al., 1993; Stenevik et al., 2007). Les processus verticaux affectant la position des œufs et larves sont reconnues comme des composantes essentielles de modélisation réaliste de la dispersion des œufs et larves de poissons (Brochier et al., 2008; Huret et al., 2010; Parada et al., 2008; Ospina-Alvarez et al., 2012). Les individus migrants utilisent les eaux sombres de profondeurs où la prédation est moins importante qu'en surface (Gauthier and Rose, 2002; Hays, 2003), et se nourrissent près de la surface où la disponibilité en nourriture est importante (Haney, 1988; Hays, 2003). Les larves de petits pélagiques initient leur migration verticale avec la résorption du sac vitellin, l'endroit où elles puisent leur nourriture juste après l'éclosion. Ditty et al. (1994) évalue l'âge de la formation de la vessie natatoire, nécessaire à la larve pour initier des mouvements verticaux à des profondeurs spécifiques et où la résorption du sac vitellin est complète, à 7 jours chez la sardinelle du Brésil. De tels informations ne sont pas disponibles dans notre zone d'étude et nous avons fait une série de test pour le début de la DVM aux 6, 7, 8 et 9ème jours après l'éclosion. En tenant compte de l'information sur la couche de

mélange nous avons défini quatre profondeurs limites pour la migration verticale : dans la couche de mélange (0-20m et 0-30m) et en dessous de la couche de mélange (0-60m et 0-100m). Cependant Conand (1977) indique qu'au-delà de 60 m de profondeur les larves de sardinelle sont quasi absentes au Sénégal, ainsi la profondeur de 100m est surtout utilisée pour évaluer la limite du modèle.

La mortalité est définie dans notre modèle comme une fonction dépendante de la température : les œufs et larves meurent lorsqu'ils sont exposés à des températures en dessous d'une valeur seuil prédéfinie. Bien qu'aucune information sur la température létale des larves de sardinelle ne soit disponible dans la zone, il est connu que la survie de la larve est fortement dépendante de la longueur à l'éclosion, qui est habituellement optimale à température intermédiaire dans un environnement donné. Au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie, les larves de sardinelle sont rencontrées dans des eaux de températures variant entre 18 et 30°C (Conand, 1977). Dans cette étude nous testons l'effet de trois températures en dessous de cette gamme : 14°C, 16°C et 18°C.

- **La rétention larvaire** : Dans cette étude, la rétention larvaire est définie comme le pourcentage de larve qui demeure sur le plateau (0-200m) après 28 jours de simulation. Ces taux de rétention sont évalués pour les différentes simulations considérées : transport passif, application de la DVM et exposition à une température létale durant la période de dérive.

Chapitre 3

Modélisation des premiers stades de vies de Sardinella aurita

3.1 Introduction

Dans ce chapitre nous nous intéressons à la rétention larvaire le long des côtes sénégalomauritaniennes. Le taux de rétention des larves dans les zones de nourriceries est l'un des facteurs déterminant du succès de la reproduction ; l'étude de la variabilité spatio-temporelle de la rétention est donc nécessaire pour comprendre la stratégie de reproduction d'espèce de petits pélagiques, comme cela a été expérimenté par des études antérieures dans d'autres systèmes d'upwelling. Dans le cheminement de la thèse, décrire la variabilité de la rétention larvaire et la relier à la circulation locale est une étape importante de la compréhension du comportement de la sardinelle dans l'upwelling sénégalomauritanien. Nous commencerons par analyser l'effet de différents paramètres identifiés comme ayant a priori un effet potentiel sur la rétention des larves. Dans un deuxième temps nous nous attacherons à décrire la variabilité spatiale et temporelle de la rétention larvaire. Cette étude a donné lieu à un article publié dans le journal Fisheries Oceanography, elle est donc présentée sous la forme de la reproduction de l'article précédée d'un résumé.

3.2 Analyse de la sensibilité des facteurs biologiques

Le comportement natatoire des larves sur la verticale influence fortement le transport larvaire en raison des variations de la direction et de la vitesse des courants le long de la colonne d'eau (Garland et al., 2002; Metaxas, 2001). Il est donc important de bien connaître les facteurs qui influencent la position des larves dans la colonne d'eau. En l'absence de telles informations disponibles pour l'espèce et la zone qui nous intéresse, en tant que modélisateur nous ne pouvons que tester l'impact de ces facteurs sur la rétention. Nous

avons ici testé la sensibilité des taux de rétention simulés en faisant varier les paramètres suivants : (1) l'âge à partir de laquelle la migration verticale diurne (habituellement appelée « DVM », de l'anglais Diurnal Vertical Migration) commence, (2) la profondeur à laquelle cette migration s'effectue, et (3) la mortalité due à l'exposition à des eaux trop froides (température létale).

Test sur le début de la migration verticale de la larve

Nous avons testé l'effet d'un début de la DVM à partir du 6eme, 7eme, 8eme et 9eme jour après l'éclosion. Les expériences sont réalisées pour des larves migrant entre la surface et une profondeur arbitraire de 60 m. Les courbes de rétention obtenues par une moyenne sur l'ensemble de la zone sénégal-mauritanienne (12°N-21°N) sont présentées dans la Figure 3.1 pour les différents âges considérés. Les quatre courbes montrent la même variabilité saisonnière de la rétention avec des valeurs de rétention les plus importantes entre juin et aout. Les valeurs simulées sont très proches durant les phases où la rétention est faible ($< 20\%$) entre janvier et mai et entre octobre et novembre. Une légère séparation apparaît durant la période de maximum (juin-juillet-aout) où la rétention simulée pour des larves débutant tôt la migration verticale (6 jours) sont $\sim 5\%$ plus fortes que celles obtenues pour un début de la DVM à 9 jours. Ce facteur apparaît donc peu important pour l'étude de la variabilité spatio-temporelle de la rétention, et dans le reste de cette thèse nous faisons le choix de fixer le début de la DVM à un âge intermédiaire de 8 jours après l'éclosion, une valeur proche de la date (7 jours) où la formation de la vessie nata-toire, nécessaire pour les effectuer des mouvements verticaux, est complète habituellement (Ditty et al., 1994).

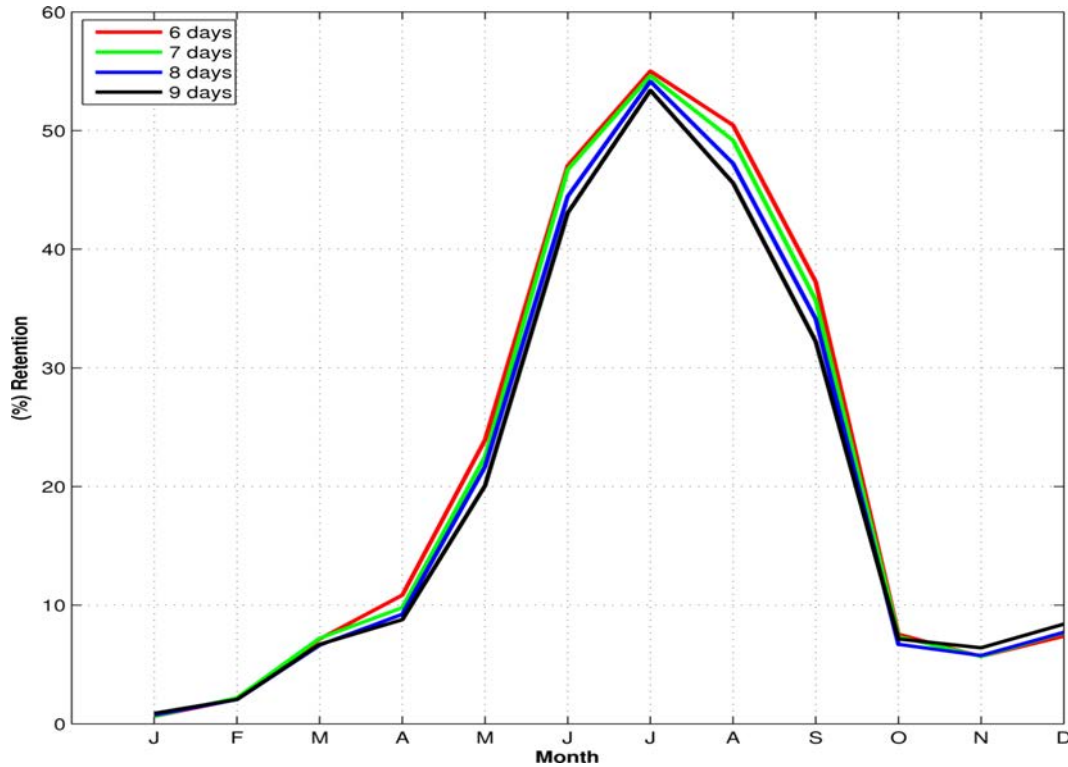


Figure 3.1 – Variation saisonnière de la rétention pour différents âge de début de la migration verticale diurne (DVM) entre la surface et une profondeur de 60m. Les expériences sont réalisées pour un âge de 6 jours (rouge), 7 jours (vert), 8 jours (bleu) et 9 jours (noir) après l’éclosion. Plus le début de la DVM est tôt plus la rétention augmente.

Test sur la profondeur de la migration verticale

Le comportement de DVM est pris en compte dans notre modèle en considérant un déplacement périodique des larves entre la surface et une profondeur fixe. Les larves se maintiennent à la surface pendant 12h durant la nuit, puis en profondeur pendant 12h durant le jour, la migration étant représentée par saut (brutale). Quatre profondeurs de DVM ont été testées, que nous nommons DVM20, DVM30, DVM60 et DVM100 respectivement pour les profondeurs de 20m, 30m, 60m et 100m. Ces expériences de modélisations sont réalisées pour des larves qui débute la DVM 8 jours après l’éclosion. Les courbes de rétention montrent la même saisonnalité que les courbes précédentes avec des valeurs importantes entre juin et août (Figure 3.2). La rétention obtenue avec l’application d’une DVM de 20m montre des valeurs inférieures aux 3 autres expériences de DVM (Figure 3.2). En effet le maximum de rétention pour DVM20 est de 46 % alors que DVM30, DVM60 et DVM100 présentent un maximum unique de plus de 50 %. Ainsi des larves effectuant des migrations verticales très proches de la surface sont moins retenues sur le plateau, plus susceptible d’être exporté vers le large par les courants de surface. Les valeurs de rétention obtenues pour DVM30 et surtout DVM60 et DVM100 sont très proches. Des différences ne sont observées entre les valeurs de ces 3 expériences qu’en fin d’année où les écarts entre DVM30 et DVM100 peuvent atteindre jusqu’à environ 10 % en novembre

alors que DVM60 et DVM100 ne sont pas éloignés de plus 5 %. Les valeurs très proches entre DVM60 et DVM100 suggèrent que les larves retenues sur le plateau n'atteignent pas des profondeurs supérieures à 60m. En définitive la variation de la profondeur maximale pour la DVM ne change pas fondamentalement le schéma saisonnier de la rétention. Ainsi nous décidons pour la suite de cette étude de prendre pour profondeur maximale de DVM des larves de sardinelle une valeur égale à 60 m qui est très proche des observations (Conand, 1977).

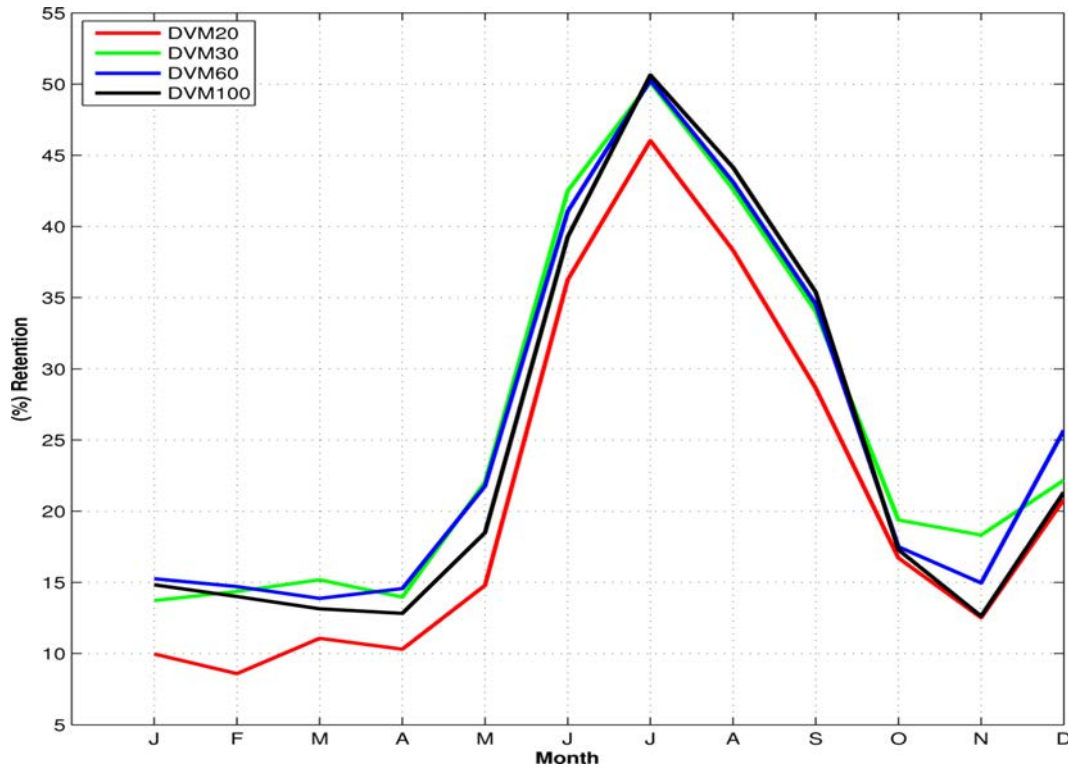


Figure 3.2 – Variation saisonnière de la rétention pour différentes profondeurs pour la migration verticale diurne (DVM). Les courbes sont obtenues pour des expériences réalisées entre la surface et des profondeurs de 20 m (rouge), 30 m (v), 60 m (bleu) et 100 m (noire). La rétention diminue lorsque la profondeur de DVM est très proche de la surface.

Test sur l'effet de la température létale

La mortalité est fonction de la température. Les œufs et larves meurent lorsqu'ils sont exposés à températures en dessous d'une valeur seuil prédéfinie. Nous avons testé quatre trois valeurs de températures létales à 14°C, 16°C et 18°C (lethal14, lethal16 et lethal18 respectivement) pour des larves effectuant une migration verticale entre la surface et 60 m (DVM60) de profondeur. La rétention réalisé avec DVM60 (courbe noire, Figure 3.3) où aucune mortalité n'est appliquée est utilisé comme valeur de référence voire l'impact de la mortalité sur la rétention des larves. Ici encore comme pour l'évolution de la rétention avec DVM, les courbes de rétention montrent la même saisonnalité avec des valeurs faibles en début d'année (< 20 %) et un maximum (~ 40-51 %) en juillet au milieu de l'année (Figure 3.3). La rétention obtenue avec une température létale de 14°C est très

proche, tout au long de l'année de celle avec DVM60, ce qui suggère que les larves n'atteignent généralement jamais les températures froides à 60 m de profondeur. En effet la différence maximale entre la rétention obtenue entre DVM60 et lethal14 au mois d'avril est inférieure à 3 %. Par contre les courbes de rétention obtenues pour des valeurs de température létale de 16°C et surtout 18°C montrent une nette différence avec celle de DVM60 montrant une plus grande sensibilité à température létale. Cette différence entre ces différentes courbes est particulièrement forte durant la période d'upwelling en février-avril où les eaux froides envahissent le plateau. Cette écart peut atteindre en avril 10 % entre DVM60 et lethal16 et jusqu'à 15 % entre DVM60 et lethal18 où quasiment toutes les larves sont mortes de froid (rétention ~ 0 %, Figure 3.3.). A partir du mois de juin cet écart se réduit considérablement et les maximums de rétention ne sont séparés que de 10 % entre DVM60 et lethal18 et est presque nul entre DVM60 et lethal16. D'ailleurs les valeurs de rétention entre cette dernière et DVM60 restent assez proches jusqu'à décembre. En conclusion donc la mortalité larvaire par température létale semble impacter peu sur le schéma de la rétention, les larves n'atteignent presque pas les eaux froides situées à des profondeurs supérieures à 60 m.

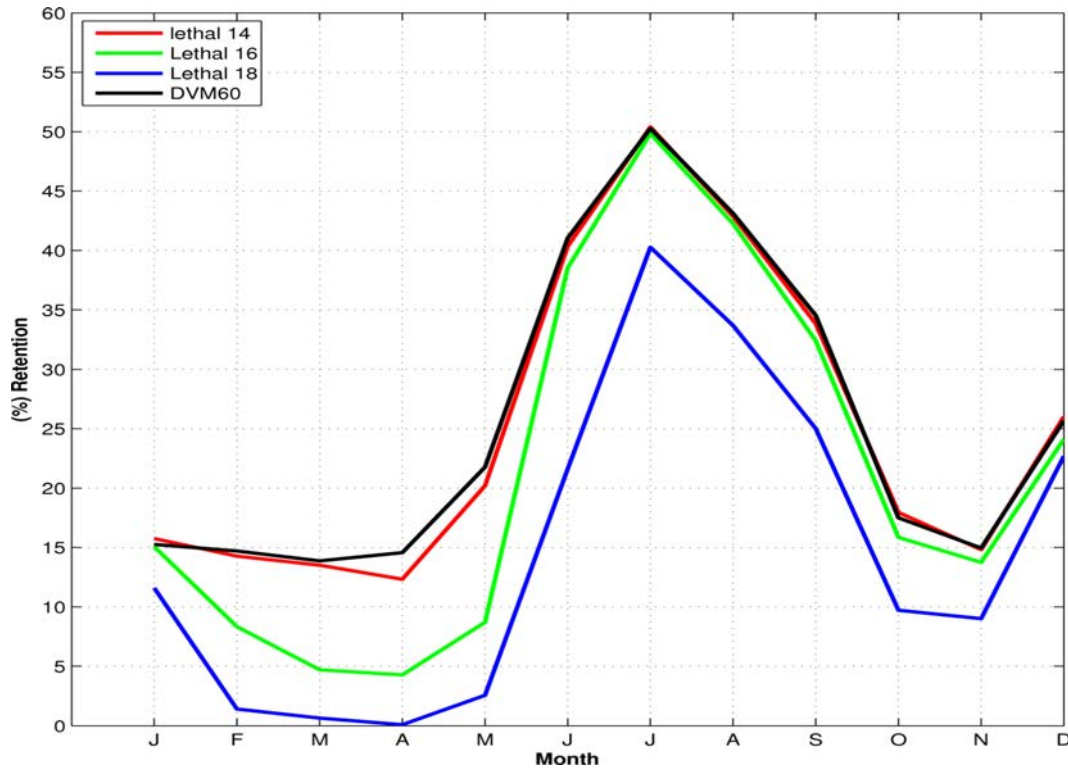


Figure 3.3 – Variation saisonnière de la rétention pour différentes profondeurs pour la migration verticale diurne (DVM). Les courbes sont obtenues pour des expériences réalisées entre la surface et des profondeurs de 20 m (rouge), 30 m (bleu), 60 m (bleu) et 100 m (noire). La rétention diminue lorsque la profondeur de DVM est très proche de la surface.

Ces expériences de sensibilité ont été faites tout au début de notre travail de thèse et ne montre donc que les expériences réalisées avec la simulation SM1. La simulation

SM2 étant arrivée plus tard pour confondre nos résultats obtenus avec SM1, aucun test par exemple sur le début de la migration verticale n'a été faite pour cette simulation. Les résultats de rétention obtenus avec SM2 sont exposés dans la suite du document, dans la partie réservée à l'article.

3.3 Résumé de l'article

Cette étude vise, à travers une approche de modélisation individu centré à évaluer la rétention larvaire de la sardinelle le long de la côte. Elle permet d'étudier comment les mécanismes de transport gouvernent les structures spatiales et saisonnières optimaux pour la ponte de la sardinelle dans la région Nord-Ouest africaine. Les deux configurations SM1 et SM2 du modèle ROMS décrit dans le Chapitre 2 ont servi de forçage au modèle individu centré ICHTYOP utilisé ici. Nous présentons nos résultats en termes de distributions spatiale et temporelle de la rétention, d'une part en évaluant l'impact de la DVM et de la température létale sur cette rétention, et d'autre part en analysant la connectivité larvaire entre les sous zones de ponte. La validation des différentes configurations SM1 et SM2 a été faite en comparant la température et les anomalies de niveau de la mer du modèle aux observations de Pathfinder et de AVISO respectivement. Les principales caractéristiques thermiques de la zone sont bien reproduites par le modèle. En hiver (janvier-mars) les températures les plus froides (inférieur à 24°C) sont localisées le long de la côte et les températures les plus chaudes (jusqu'à 29°C) sont rencontrées au Sud de Dakar en été (juillet-septembre). Les deux modèles ont tendance à reproduire un biais froid (environ 1°C) à la côte au printemps, particulièrement dans la région centrale comprise entre 14.75°N et 19.5°N. Ce biais froid existe pour d'autres expériences ROMS menées dans d'autres systèmes d'upwelling (e.g. Penven et al., 2005; Colas et al., 2011; Mason et al., 2011) et doit être relativisé au regard du biais chaud mis en évidence par Dufois et al. (2012) dans les observations satellites de SST utilisées dans cette étude. Les anomalies de niveau de la mer simulées par le modèle sont en assez bon accord avec les observations. La circulation géostrophique associée à ces anomalies se présente sous deux formes :

- En hiver, pendant la saison d'upwelling, la circulation est orientée vers le Sud en direction de l'équateur. On peut noter que le courant est plus fort dans SM1 que dans SM2 notamment dans la partie centrale (15°N-19°N) du domaine
- En été la circulation est orientée vers le Nord. Une activité méso-échelle se développe avec l'apparition de méandres qui créent une structure cyclonique visible dans les deux modèles et dans les observations entre 18°N et 20°N.

La variation spatiale de la rétention est évaluée en utilisant la simulation où seul un transport passif de particule est appliqué. En moyenne annuelle la rétention larvaire est importante principalement dans deux endroits de la zone sénégal-mauritanienne. Les plus fortes valeurs de rétention (60-70 %) sont rencontrées au Sud du Cap-Vert tandis

qu'une seconde zone de forte rétention ($\sim 30-45\%$) se trouve localisée plus au Nord au niveau du Banc d'Arguin. Les deux modèles simulent des retentions faibles ($\sim 20\%$) dans la zone située entre ces deux régions. Bien que les deux modèles simulent des distributions spatiales similaires, les maxima de rétentions diffèrent selon la simulation utilisée. Ainsi au Sud du Sénégal les valeurs de rétention sont plus importantes dans SM2 alors que la rétention simulée par SM1 est supérieure au Nord de la Mauritanie. Sur le plateau continental, le gradient côte-large de rétention est très marqué et suit la bathymétrie. Des taux de rétention côtière proches de 90% sont rencontrés devant la Casamance ($\sim 12.5^\circ\text{N}$) pour la simulation SM2.

Cette distribution spatiale a permis de distinguer trois zones de rétention où la variabilité temporelle est étudiée. Ces trois zones sont définies entre les latitudes $19.5^\circ\text{N}-21^\circ\text{N}$ pour la zone Nord, $14.75^\circ\text{N}-19.5^\circ\text{N}$ pour la zone Centre et $12^\circ\text{N}-14.75^\circ\text{N}$ pour la zone Sud.

La saisonnalité de la rétention dans ces trois zones est étudiée en utilisant les expériences prenant en compte un comportement de DVM. Les résultats obtenus pour la rétention à partir d'expériences où les profondeurs de DVM sont de 30m, 60m et 100m sont assez proches pour les trois régions définies ci-dessus. Par soucis de clarté, je ne présente donc, pour l'analyse de la variabilité temporelle de la rétention que le transport passif et les expériences dont les profondeurs de DVM sont de 20m et 60m. La saisonnalité de la rétention varie de la même manière pour la simulation avec transport passif que pour celle où la DVM est prise en compte. Nos résultats montrent des maximums de rétention en Novembre-Décembre dans la zone Nord, en Juin-Juillet dans la zone centre et en Mai-Juillet dans la zone Sud du domaine considéré. En comparaison avec l'expérience de transport passif, l'application d'une DVM tend à diminuer la rétention dans la zone Nord alors qu'elle l'augmente dans les zones Centre et Sud. La zone Sud du système est celle où la rétention est la plus forte parmi les trois sous-zones avec des taux de rétention toujours supérieurs à 20% .

Nous avons aussi évalué l'effet de la mortalité larvaire en appliquant différentes températures létales (14°C , 16°C et 18°C). Plus la valeur de la température appliquée est élevée, plus la mortalité larvaire est importante. Cet effet peut être expliqué par le fait que les larves ne rencontrent presque pas d'eaux de température inférieure à 14°C dans la région. La mortalité larvaire est donc quasi inexistante pour cette température alors que le taux de larves mortes est clairement visible pour 16°C et 18°C pour les deux simulations. La saisonnalité de cette mortalité indique un effet important en hiver et au printemps durant la saison d'upwelling et une variabilité plus large dans la zone Sud.

La connectivité larvaire est définie comme le nombre de larve qui est transporté du Nord ou Sud depuis leur zone de ponte (zone de lâcher). Le transport larvaire est essentiellement dirigé vers le Sud en hiver et au printemps. Suite à ce transport vers le Sud, jusqu'à 100% des œufs pondus dans la zone Nord peuvent se retrouver dans la zone centre au printemps mais n'atteint que 30% en été. Ce pourcentage peut représenter 20 à 40%

des œufs pondus dans la zone Centre et transportés vers la zone Sud, et jusqu'à 80 % des œufs pondus dans la zone Sud peuvent être transportés vers la zone plus au Sud (après 12°N) du système en hiver/printemps.

Nous avons montré qu'une cavité irréaliste de ~200 m de profondeur visible dans la bathymétrie de SM2 induit une réduction de la rétention larvaire dans la zone Nord connue pour être une région peu profonde Estrade (2006). La rétention larvaire étant considérée pour des larves se trouvant à des profondeurs inférieures à 200m, une partie des larves se trouvant à l'intérieur de ce trou n'est pas prise en compte dans le calcul de la rétention dans SM2 alors que cette anomalie n'est pas présente dans la bathymétrie de SM1. Cependant la rétention est plus importante dans SM2 que dans SM1 pour les deux autres zones. Un produit de vent à plus haute résolution utilisé dans SM2 (SCOW à 1/4°) pourrait expliquer que la rétention soit supérieure à celle simulée dans SM1 (QuikSCAT à 1/2°). Cet effet du forçage est également associé à la surface couverte par le plateau où la rétention est évaluée. Elle est plus importante et plus proche des observations dans SM2 que dans SM1, surtout dans la partie Sud du domaine.

Les deux zones de forte rétention situées au Nord et au Sud du système apparaissent à des endroits où le plateau continental est large et correspondent aux zones de rétention décrites dans la littérature en utilisant une approche basée sur un indice de température de surface observée (Demarcq and Faure, 2000). Elles correspondent aussi aux deux zones de pontes connues de la sardinelle identifiées par les observations (Conand, 1977; Boëly et al., 1982; Fréon, 1988). Nos résultats de modèle montrent que les maximum de rétention ne sont pas liées au courant de subsurface (présent entre 20 et 50m de profondeur) dirigé vers la côte et associé à l'upwelling mais plutôt à une diminution du courant de dérive (orienté vers le large entre 0-20m) en début d'hiver (décembre-janvier) et en été respectivement pour la zone Nord et pour les zones Centre et Sud. Outre une réduction des courants vers le large, ces périodes de forte rétention peuvent par exemple résulter d'une structure cyclonique associée à des courants faibles à la côte dans le Nord en décembre ou encore de la combinaison d'un courant vers le Nord et d'un courant vers la côte en surface en juin-juillet dans la zone Sud). En revanche les minimum de rétention sont l'effet d'un fort courant de surface vers le large présent principalement en hiver-printemps.

Nous avons montré que la saisonnalité de la rétention dans les zones Nord et Centre correspondait à la saisonnalité de la ponte de sardinelle observée dans la littérature (Boëly et al., 1982; Taleb, 2005). Nous en avons conclu que la ponte de *Sardinella aurita* dans la zone Nord était au premier ordre associée à des conditions favorable de rétention sur le plateau pendant la période où les eaux se réchauffent. Les fortes concentrations de chlorophylle dans cette zone ($> 4 \text{ mg.Chla.m}^{-3}$) durant toute l'année montre que la production biologique, au contraire de la température, n'est a priori pas limitante. Par contre la zone Centre montre une corrélation entre maximum de rétention et maximum de chlorophylle uniquement en juin-juillet, seule période de ponte observée dans cette zone. La zone Sud

montre un décalage entre le maximum de rétention et la période de ponte observée (qui reste variable d'une année sur l'autre). Cette zone caractérisée par les taux de rétention les plus forts des 3 régions est marquée par l'apparition des maximums de biomasse de plancton durant la période froide de mars-avril. Ainsi la période de reproduction dans cette zone serait plus fonction de la disponibilité en nourriture que des conditions optimales de rétention.

Le pourcentage important de larves transportées de la zone Nord vers la zone Centre en hiver coïncide avec des concentrations élevées de chlorophylle ($\sim 8-12 \text{ mgChla.m}^{-3}$) dans cette zone et à cette période. Etant donné que la rétention dans des zones où les conditions sont favorables à la survie des larves, tant en température qu'en terme de disponibilité en nourriture, représente une condition sine qua non au succès du recrutement, cette forte connectivité larvaire fait de la zone Centre un bon candidat en terme de zone de nurserie. En outre des campagnes de prospection larvaire (Conand and Fagetti, 1971) y ont décelées des larves de grande taille en comparaison des autres zones du domaine. Ces observations menées dans les années 1968-1969 renforcent l'hypothèse avancée ci-dessus.

3.4 Article FOG-12094 : Do *Sardinella aurita* spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese–Mauritanian upwelling region ?

Baye Cheikh Mbaye^{1,3,*}, Timothée Brochier², Vincent Echevin³, Alban Lazar³, Marina Levy³, Evan Mason⁴, Amadou Thierno Gaye¹, Eric Machu⁵.

¹Laboratoire de Physique de l'Atmosphère et de l'Océan Siméon Fongang (LPAO-SF), ESP/UCAD, BP 5085 Dakar-Fann, Senegal

²Institut de Recherche pour le Développement (IRD), LEMAR/CRODT, BP 1386 Dakar Sénégal

³LOCEAN-IPSL, CNRS/IRD/UPMC, Boîte 100 – 4, Place Jussieu, 75252, Paris Cedex 05 France

⁴Mediterranean Institute for Advanced Studies, IMEDEA (UIB-CSIC), Esporles, Illes Balears, Spain

⁵Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire de Physique des Océans (LPO), BP 70, 29280, Plouzané, France

Abstract

Sardinella aurita is the most abundant small pelagic fish in the Senegalese-Mauritanian region. The success of its reproduction crucially depends on the local circulation as this determines whether larvae reach coastal nursery areas favorable to their survival or are dispersed into the open ocean. As a first step toward evaluating sardinella vulnerability to climate-driven hydrodynamical changes, this study aims at underpinning how transport pathways drive optimal spatial and seasonal patterns for sardinella reproduction. We have used two estimates of the Senegalese-Mauritanian coastal seasonal circulation simulated by two hydrodynamical model configurations that differ in their forcing and topography. Nursery areas are determined by evaluating coastal retention with a Lagrangian individual-based model that accounts for processes such as diel vertical migration and mortality due to lethal temperature exposure. Our results suggest that the shelf zones located at the Arguin Bank (19.5°N-21°N) and south of Senegal (12°N-14.75°N) are highly retentive. We find maximum retention rates in July-August and November-December over the Arguin Bank; from February to July and November-December over the southern Senegalese shelf; and lower retention rates over the central region (14.75°N-19.5°N) that are locally maximum in June-July when the upwelling weakens. These retention areas and their seasonality are in agreement with previously reported spawning patterns, suggesting that the *Sardinella aurita* spawning strategy may result from a trade-off between retention patterns associated with the seasonal circulation and food availability. Exposition to lethal temperatures, although not well studied, could be a further limiting factor for spaw-

ning. The lagrangian analysis reveals important connectivity between sub-regions within and south of the system and hence underlines the importance for joint management of the *Sardinella aurita* stock.

Keywords : *Sardinella aurita* ; larval retention ; bio-physical model ; Senegalese-Mauritanian upwelling ; Canary Current System ; spawning ; recruitment ; connectivity

3.5 Introduction

Within the Canary Current System (CCS), the Senegalese-Mauritanian region is one of the most productive due to its wide shelf and strong seasonal upwelling with maximum intensity from winter to spring (Wooster et al., 1976; Van Camp et al., 1991; Roy, 1992; Demarcq, 1998). The west African *Sardinella aurita* is the dominant small-pelagic fish species in this region. It is intensively exploited and crucial to the economies of the West African countries. Indeed, *Sardinella aurita* is the primary species fished in Senegal, and the second in Mauritania, with total landings exceeding 500,000 tons per year (FAO, 2012; Corten et al., 2012). The key role of sardinella in the CCS marine ecosystem (Cury et al., 2000) underlines the need to expand our knowledge regarding this species.

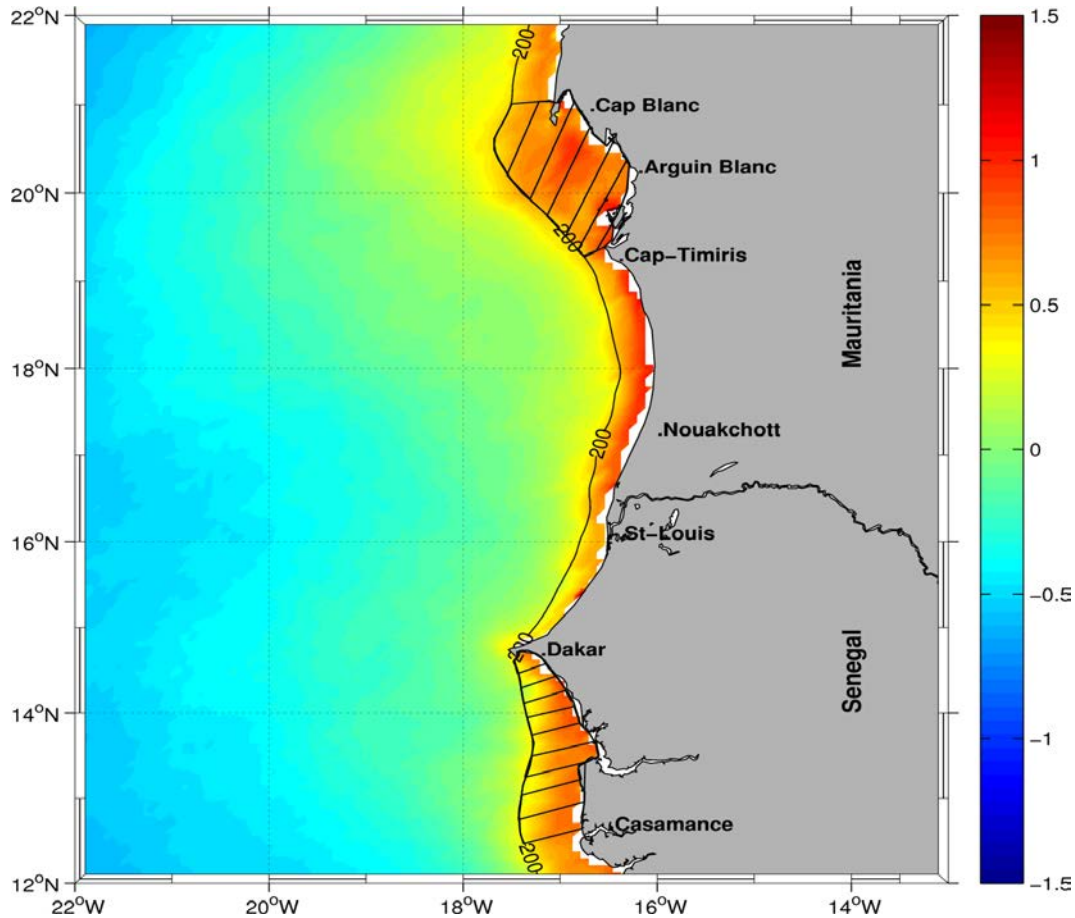


Figure 3.4 – SeaWiFS Surface chlorophyll-a concentration annual mean (mg Chl m^{-3}), over the period 1997-2006. Black contour marks the 200 m isobath. Hatched areas correspond to observed spawning locations (adapted from Boëly et al., 1982).

Sardinella aurita recruitment, as for other small pelagic fish, is highly variable and relies on variability of the coastal upwelling intensity (Bakun, 1996; Lett et al., 2006) and the associated variations in phytoplankton productivity (Aristegui et al., 2006; Fréon et al., 2006). Over-fishing, through the truncation effect of the population age structure, might further increase the level of dependence of stock size on environmental variability (Perry et al., 2010). The recruitment of *Sardinella aurita*, like most clupeoids, mostly depends upon survival during the early stages of its life cycle : pelagic eggs and larvae are passively transported by ocean currents, which may carry them either to plankton rich coastal areas representing favorable nurseries or to the open ocean where they are exposed to starvation and predation. Understanding the subtle balance in environmental conditions required for *Sardinella aurita* larval survival is necessary to assess the vulnerability of this species to changes related to natural and anthropogenic climate variability (e.g. Lasker, 1975, 1978).

Because of the spatial variability and strong seasonality of the coastal upwelling, *Sardinella aurita* spawning is not uniform along the coast but occurs preferentially over the Arguin Bank (Mauritania), to the south of Cap-Vert (Senegal) (Figure 3.4; Conand, 1977; Boëly et al., 1978, 1982) and, to a lesser extent, in between the two regions (Fréon, 1988). Over the Arguin Bank, spawning occurs in July-August during the minimum of the upwelling season and in November-December which corresponds to the onset of peak upwelling (Boëly et al., 1982; Taleb, 2005; Lathuilière et al., 2008). South of Senegal, spawning peaks during the upwelling season (February-June), and at the end of summer when the upwelling shuts down for a couple of months (September-November) (Boëly, 1979; Boëly et al., 1982; Fréon, 1988). In between these two regions (southern Mauritania and northern Senegal), spawning is maximum in June-July (Fréon, 1988).

It has been hypothesized that small pelagic fish adapt their spawning strategy to the specificities of their environment in order to optimize larval survival Cury and Roy (1989); Lasker (1975); Bakun (1996); Cury et al. (2008). In this study we test the importance of retention of sardinella eggs and young larvae within their spawning areas using an individual-based lagrangian model of larval transport. Suitable spawning areas are considered to be the continental shelf delimited from the coast to the 200 m isobath, which is within the chlorophyll-rich coastal band (Figure 3.4) where larvae can survive while drifting. Considering a narrow band is meaningful as spawning always occurs over the continental shelf and more probably in its coastal part (Conand, 1977; Boëly et al., 1982). The modelled retention patterns are then compared with observed spawning patterns. This approach also allows us to study larval connectivity along the coast. Understanding connectivity pathways is necessary for the joint management of *Sardinella aurita* populations that overlap the exclusive economic zones of several countries in the region.

Similar approaches have been conducted in the Iberian (Santos et al., 2005; Marta-Almeida et al., 2006; Peliz et al., 2007) and Moroccan (Brochier et al., 2008) nearshore

regions of the Canary Current System. Recently Dias et al. (2014) investigated the spawning strategies and larval survival of the Brazilian Sardine in the South Brazil Bight. To our knowledge, the present study is the first one based on lagrangian modeling focusing on the Senegal-Mauritanian coastal regions in the southern part of the Canary Current System.

3.6 Methodology

In order to explore whether larval coastal retention patterns can explain *Sardinella aurita* spawning strategies, retention patterns are estimated using an individual-based Lagrangian model of larval transport, forced with circulation fields derived from two different regional hydrodynamic models. Using two evaluations of the circulation enables us to enhance the robustness of our results.

3.6.1 Hydrodynamical modeling

The Regional Oceanic Modeling System (ROMS) (Shchepetkin and McWilliams, 2005) is used to simulate temperature fields and three-dimensional currents. It solves the Primitive Equations in an Earth-centered rotating environment, based on the Boussinesq approximation and hydrostatic vertical momentum balance. ROMS is discretized in terrain-following curvilinear coordinates. For more details on the model parameterizations, the reader is referred to Shchepetkin and McWilliams (2005). The model grids, atmospheric forcing, initial and boundary conditions were built using the ROMSTOOLS (Penven et al., 2008) and roms2roms (Mason et al., 2010) toolboxes. Two different model configurations were used. The first experiment (SM1) encompasses the entire Canary Current System (CCS) from 5°N to 41°N and from 30°W to 5°W at a horizontal resolution of 1/4° and 32 vertical levels (Machu et al., 2009). A child grid at 1/12° (~8.3 km) is embedded over the Senegalese-Mauritanian domain using the AGRIF software (Debreu et al., 2012). The bottom topography originates from GEBCO 1' data base (<http://www.gebco.net>). The minimum depth of ROMS bottom topography at the coast reaches 50 m.

In this study we focused on the seasonal cycle, leaving aside the interannual variability. The model (coarse and fine grids) was forced with the COADS (Da Silva et al., 1994) surface monthly climatology of heat and fresh water fluxes, and by a 1/2° wind stress monthly climatology derived from QuikSCAT satellite scatterometer (Liu et al., 1998). The three lateral open boundaries of the coarse grid were forced using a climatology of temperature, salinity and derived geostrophic velocity from the World Ocean Atlas (WOA 2005, Conkright et al., 2002), and the fine grid open boundaries were forced at each time step by the coarse grid solution.

A second experiment (SM2) was used to test the robustness of the results obtained with SM1. Outputs from the CCS ROMS model configuration (at 7.5 km resolution)

used by Mason et al. (2011) were extracted for the Senegalese-Mauritanian region. The topography of SM2 was different from SM1, where the ETOPO2 data base (Smith and Sandwell, 1997) at 2'x2' spatial resolution is used with shallower shelves (minimum depth of 15 m at the coast; Figure 3.12) and a topographic hole in the Arguin Bank (Figure 3.7). The 1/4° SCOW (Scatterometer Climatology of Ocean Winds, based on Quikscat data) climatological wind stress product was used to force SM2 (Risien and Chelton, 2008). Details of the settings and evaluation of the SM2 simulation can be found in (Mason et al., 2011). In SM1 and SM2, the model SST is restored towards Version 4 of the Pathfinder SST (Kilpatrick et al., 2001) following the parameterization of Barnier et al. (1995).

The two model solutions have a spin-up phase of 4 years, after which statistical equilibrium of the dynamics is reached (Figures not shown). The following 6 years of the respective simulations are used for our analyses. Model outputs were saved every 2 days and every 3 days for SM1 and SM2, respectively (see Table1).

Model Configurations	SM1/SM2
Spatial resolution	Quikscat (1/2°)/SCOW climatology (1/4°)
Number of simulated years	6
Time-average of hydrodynamical model output	2 days/3 days
Release date (t_0)	Each month
Release area	Continental shelf (200m-isobath)
Depth range of spawning	0-20m
Passive phase (from t_0 to t_1)	8 days
Diurnal Vertical Migration (DVM) range (from 8 to 28 days)	20, 30, 60, 100, none (PT)
Lethal temperature thresholds	14°C, 16°C, 18°C
Ichthyop model time step	2 hours

Table 3 – Description of the main parameters of the hydrological and Lagrangian experiments

3.6.2 Individual-based Lagrangian model

ICHTHYOP (<http://www.ichthyop.org/>) is used to simulate larval transport. This tool is designed to study the effects of physical and biological factors on ichthyoplankton dynamics. For a complete description of the model, the reader is referred to (Lett et al., 2008). The Lagrangian model allows us to explore a small range of larval behaviors and vulnerabilities (e.g. diel vertical migration, impact of lethal temperature). Larval mortality is considered to occur when eggs and larvae are exposed to temperatures below a pre-defined threshold value. We did not find information about lethal temperature in the Senegalese-Mauritanian region, but field measurements show that *Sardinella aurita*

larvae are found between 18°C and 30°C (Conand, 1977). Thus, the impact of cold lethal temperatures is tested (14°C, 16°C and 18°C). The model also simulates larval vertical swimming behavior in the form of diurnal vertical migration (DVM) between the surface and a fixed depth. Measurements show that *Sardinella aurita* eggs are concentrated in the surface mixed layer over the continental shelf (Matsuura, 1971). As the mixed-layer base is particularly shallow in the region of interest (between 10 m and 30 m; de Boyer Montegut et al., 2004), and given the lack of observations of diel migration, we tested a set of four DVM depths : 20 m, 30 m (within the mixed layer), 60 m and 100 m (below the mixed layer depth), hereinafter DVM20, DVM30, DVM60 and DVM100, respectively. *Sardinella* larvae are nearly absent at depths greater than 60 m (Conand, 1977); consequently, DVM60 and mainly DVM100 were included as hypothetical experiments to test the limits of the model. A simple experiment (hereafter PT for passive transport) is also performed where no DVM is included such that larvae are passively transported. *Sardinella aurita* larvae samples off Brazil have shown that the formation of a swim bladder, which is essential for the larvae to remain at specific depths, appears at an age of ~ 7 days (Ditty et al., 1994). As such information is not known in the Senegalese-Mauritanian region, we tested the impact of swim-bladder development age of 6, 7, 8 and 9 days and found similar results, thus an intermediate value of 8 days was chosen. Before hatching, eggs float at the surface. The larvae are considered to be passive particles that follow water parcels between hatching and 8 days. We used a hatching time of one day (Conand, 1977; Matsuura, 1975). After 8 days, larvae begin DVM and spend half of their time at the surface (during the night) and half of their time at the DVM depth to escape predation (during the day).

We use a 4th order Runge Kutta advection scheme with a time step of 2 hours to simulate the transport of particles forced by two day averaged (three day averaged) velocities from the SM1 (SM2) solution. Sensitivity tests show that the particle trajectories are very similar with velocities averaged at higher frequency (up to 4 hours), indicating a weak contribution of inertia-gravity waves to transport at the scales considered.

3.6.3 Release experiments

2.3 Release experiments We conducted a set of experiments where 10,000 virtual eggs were homogeneously released over the shelf (defined as the region between the coast and the 200 m isobath) from 12°N to 21°N (Figure 3.4). The eggs were released at the beginning of each month randomly between the surface and 20 m depth over the entire region, no seasonal spawning pattern being assumed a priori. The survival rate of each cohort was evaluated after 28 days of transport. Transformation to juvenile is complete at a size of ~ 23 mm, which is reached in ~ 27.2 days for a larval growth rate of 1.2 mm day⁻¹ (Ditty et al., 1994). Thus a span of 28 days was specified for the model larvae to develop autonomous swimming movements making them independent of currents. We

defined the survival rate as the percentage of virtual eggs that remained on the shelf (representing a chlorophyll-rich area roughly delimited by the 200 m isobath and the coast, see Figure 3.4) after 28 days. These rates were estimated for each of the numerical experiments considering passive Lagrangian transport (i.e. without DVM), DVM ability, and the encountering of lethal temperatures for larvae during the drift period.

We repeated the release experiments using the 6 different years of simulation as hydrodynamic forcing and computed the average from the results. This method allowed us to evaluate the robustness of our results by estimating the impact of the unforced, intrinsic mesoscale circulation on the retention patterns.

3.6.4 Data

Several data products were used to evaluate the realism of the model hydrodynamics. 12 years (October 1992-December 2005) of sea level (or absolute dynamic topography), computed by AVISO (Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic data, <http://www.aviso.altimetry.fr/en/data/products/sea-surface-height-products/global.html>) were used to construct a monthly climatology of sea surface height (SSH) to compare with model SSH. SSH patterns, which represent streamlines of the surface geostrophic current, are used to evaluate the models' surface geostrophic circulation.

A monthly climatology (for the period January 1995-December 2004) of 9.28 km Sea Surface Temperature (SST) from the NOAA/NASA AVHRR Oceans Pathfinder Program (version 4) (Kilpatrick et al., 2001) was used. It highlights the nearshore temperature gradient typical of upwelling systems.

A monthly climatology of SeaWIFS surface chlorophyll (for the period August 1997-February 2006) was used as a proxy to depict chlorophyll-enriched coastal regions. The climatology was constructed using data from the NASA Goddard Space Flight Center (SeaWIFS reprocessing 5, <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>, Feldman and McClain, 2006).

3.7 Results

3.7.1 Evaluation of hydrodynamic solutions

3.7.1.1 Sea Surface Temperature

The main spatial patterns as well as the seasonal cycle of SST are well captured by the two models (Figure 3.5). In winter (January-March), the coolest SSTs are found along the coast (from 18°C at 22°N to 24°C near 13°N) in response to the seasonal upwelling. In summer (July-September), warmer SSTs along the coast (21°C to 29°C) are encountered south of Cap-Vert due to the northward advection of warm Guinean waters which spread over the shelf and reach Cap-Blanc (~ 21°N). Both models tend to reproduce a cold bias of ~1°C on the shelf in late fall, particularly over the central (14.75°N-19.5°N) and

southern (12°N - 14.75°N) regions (not shown). This bias could partly be due to an overly intense upwelling driven by uncertainties in the nearshore wind structure (Penven et al., 2005; Colas et al., 2011; Mason et al., 2011) and/or to a warm bias in Pathfinder data evidenced in upwelling systems (Dufois et al., 2012).

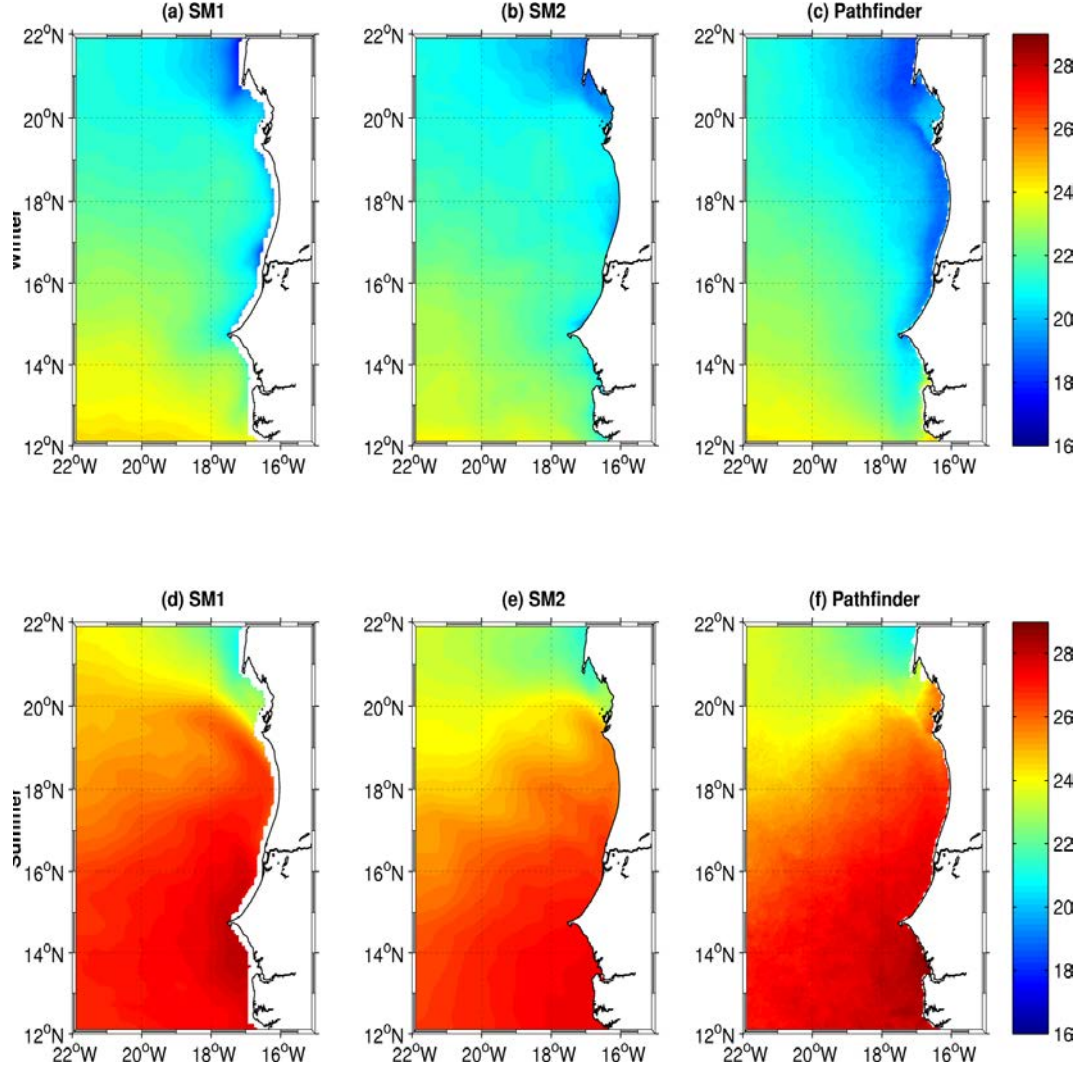


Figure 3.5 – Sea Surface Temperature (SST, $^{\circ}\text{C}$) during winter (January-March) (top) and summer (July-September) (bottom) for SM1 (a,d), SM2 (b,e) model output, and Pathfinder observations (c,f).

3.7.1.2 Sea Surface Height

Figure 3.6 shows maps of SSH from the two model runs compared with AVISO observations. In winter (January-March), the geostrophic circulation is oriented equatorward (Figures 3.6a-c). The southward flow over the shelf is too intense in the central and southern regions in SM1, while it is more realistic in SM2. Intensification of the southward flow in SM1 may be due to a too strong upwelling caused by the narrower shelf. Indeed this may allow cold water to be upwelled closer to the coast than in SM2, thus enhancing the cross-shore density gradient which drives the equatorward geostrophic flow. In

summer (July-September), the geostrophic circulation is reversed and oriented poleward (Figures 3.6d-f) due to the northward displacement of the North Equatorial Counter Current (NECC) (Mittelstaedt, 1991; Stramma et al., 2005). The poleward flow forms large scale meanders near $\sim 18-20^\circ\text{N}$ in the two model runs, which are also present in the observations. This mesoscale meander creates a cyclonic eddy structure near 19°N associated with a sea level depression (Figs. 3 d-e-f).

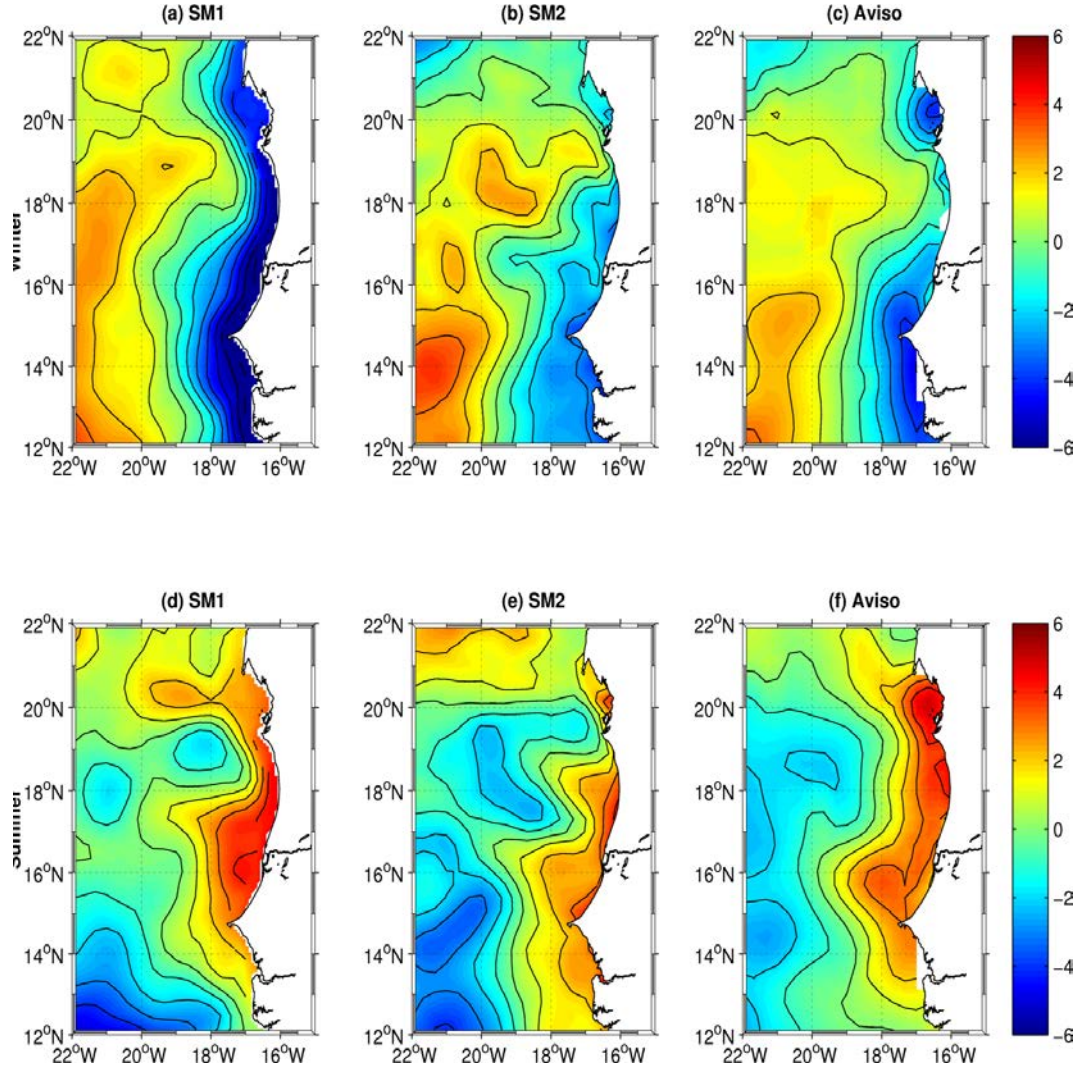


Figure 3.6 – Sea Surface Temperature (SST, $^\circ\text{C}$) during winter (January-March) (top) and summer (July-September) (bottom) for SM1 (a,d), SM2 (b,e) model output, and Pathfinder observations (c,f).

3.7.2 Larval Retention patterns

In this section we describe the mean retention patterns and emphasize the differences induced by allowing DVM. Our experiments show that lethal temperatures are rarely encountered by larvae when a critical threshold (14°C) was considered, and thus do not impact retention patterns. However, we find an impact in the case of higher lethal temperature thresholds that is discussed in sub-section 3.2.3.

3.7.2.1 Spatial patterns

The spatial variability of the annual mean retention is shown in Figure 3.7 for the passive transport (PT) Lagrangian experiment, which has similar patterns to the DVM experiments (Figure not shown). Two main retention areas clearly appear. The highest retention values (60-70 %) are found south of Cap-Vert ($\sim 15^\circ\text{N}$) and a second area of high retention (~ 30 -45 %) is located between 19.5°N and 21°N over the Arguin Bank. In both areas, retention is maximum nearshore. Lower retention rates (~ 20 %) are found in the central region, which is characterized by a narrow inner shelf (Figure 3.4).

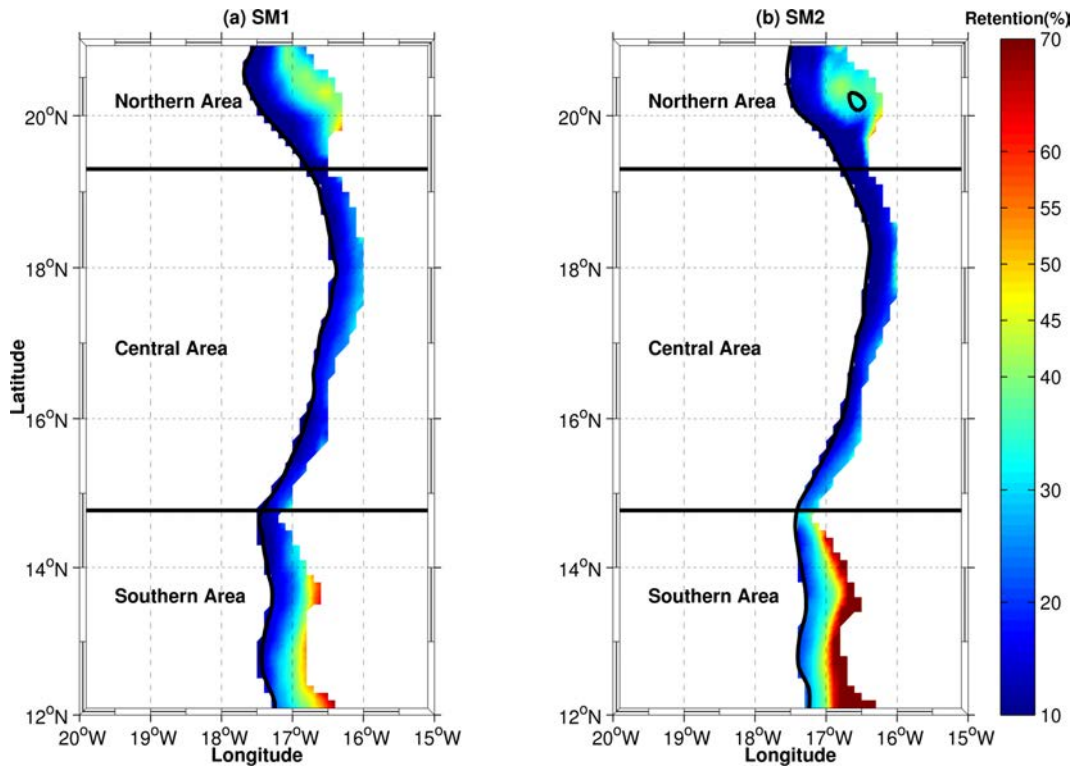


Figure 3.7 – Annual mean shelf retention rates (% of larvae) for (a) SM1 and (b) SM2 over the Senegalese-Mauritanian shelf. Results for the Passive Transport (PT) experiment are shown. Horizontal black lines mark the limit of the northern (19.5°N - 21°N), central (14.75°N - 19.5°N) and southern (12°N - 14.75°N) retention areas (see text). Note that the color bar is saturated as maximum values of 90 % can be reached on the southern shelf areas for SM2

Retention patterns are located in the same regions regardless of the hydrodynamic solution, but maximum values are variable. In the southern area where retention is maximum, SM2 displays a higher retention rate than SM1 whereas the opposite occurs in the northern area. In the northern area, rates range from 20 % to 45 % for SM1 and from 20 % to 40 % for SM2. A maximum value more than 70 % is reached over a large part of the southern area for SM2 while it is less than 60 % for SM1.

A cross-shore gradient of retention which follow bathymetry, more pronounced in SM2 than in SM1, is found in the southern area. South of Casamance ($\sim 13.5^\circ\text{N}$) a retention maximum is found (90 %), which extends over a larger area in SM2 than in SM1. The

central area displays a similar retention rate ($\sim 20\%$) for both simulations.

From these spatial patterns, we define three continental shelf areas for which the seasonal variability of retention patterns is discussed : a northern area (19.5°N - 21°N), a central area (14.75°N - 19.5°N) and a southern area (12°N - 14.75°N).

3.7.2.2 Temporal Patterns

In this section we contrast in Figure 3.8 the temporal variability of retention rates in the northern, central and southern areas as defined above. In all regions, seasonal retention rates are very close similar for DVM values of 30 m, 60m and 100 m (table 2), thus only results for the PT, DVM20 and DVM60 experiments are shown for clarity. The seasonality of retention rates have roughly the same patterns as for the passive transport (PT) and the different DVM values.

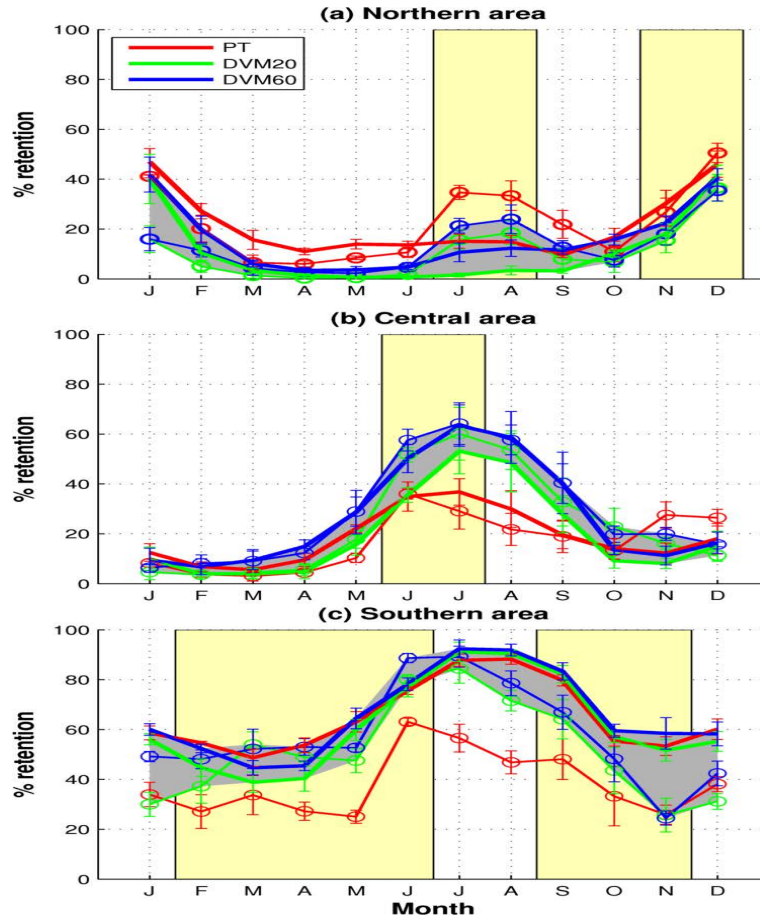


Figure 3.8 – Seasonality of shelf retention rates (% of larvae) in three regions of the Senegalese-Mauritanian coast, for SM1 (simple lines with round marks) and SM2 (thick lines). Results for PT (red) , DVM20 (green), DVM30 (blue) are shown for the northern area (a), central area (b) and southern area (c). Error bars mark the standard deviation from monthly means. Yellow rectangles indicate *a priori* observed spawning periods.

Maximum retention rates are found in November-December in the northern area (Figure 3.8a), June-July in the central area (Figure 3.8b), and from May to July in the

southern area (Figure 3.8c). DVM has a slightly negative effect on the number of retained particles in the northern region, whereas it has enhanced retention in the central and southern areas.

On average, by considering both DVM experiments (DVM20 and DVM60), the change in retention values are 11-16 %, 23-28 % and 52-66 % in the northern, central and southern areas, respectively (Table 2).

Retention ranges from 10-60 % for PT to 0-40 % for DVM (Figure 3.8a) in the northern area. In contrast, it varies from 5-40 % for PT to 5-70 % for DVM in the central area (Figure 3.8b), and from 20-80 % for PT to 30-90 % for DVM in the southern area (Figure 3.8c). The latter is the region of highest retention with values larger than 20 % for all experiments, while the northern region has the lowest retention rates with almost no retention in spring and a weaker monthly variability than in regions further south (Figure 3.8a). Retention increases slightly with increasing DVM depths in all regions.

Area	Experiment					
		PT	DVM20	DVM30	DVM60	DVM100
Northern area	SM1	22.60 %	10.48 %	13.96 %	13.35 %	13.40 %
	SM2	21.75 %	11.23 %	13.47 %	16.09 %	14.57 %
Central area	SM1	16.88 %	23.70 %	29.30 %	28.33 %	27.26 %
	SM2	18.48 %	19.64 %	23.12 %	26.87 %	24.76 %
Southern area	SM1	38.23 %	51.54 %	56.96 %	57.81 %	56.80 %
	SM2	64.91 %	62.06 %	63.77 %	65.75 %	65.42 %

Table 4 – Highlight of the mean retention from each area and for both experiment. Values from SM2 simulation is marked thicker

3.7.2.3 Effects of lethal temperature

In this section we study the effect of applying a lethal temperature threshold to the eggs and larvae in the three sub-regions. We tested three different lethal temperature thresholds :14°C, 16°C and 18°C. In Figure 3.9 we present results only from DVM60 as individuals performing shallower DVM did not encounter cold waters and thus were not affected by temperature mortality. Retention rates with or without individuals experiencing lethal temperature were compared. The mortality effect increases with the lethal temperature threshold. The reasons for this is that in all three regions, the proportion of larvae experiencing temperatures below 14°C was low and hence did not modify the retention rates. With higher thresholds (16°C and 18°C), the effect of lethal temperature is clearly seen in the different regions and also depends on the model configurations (SM1 or SM2). In the northern region, mortality was high for a lethal temperature of 18°C, and resulted in the death of almost all retained larvae from February to June (Figures 3.9a-b). For other months, mortality decreased with the 16°C lethal temperature. A similar

pattern of temperature mortality was found in the central region (Figures 3.9c-d).

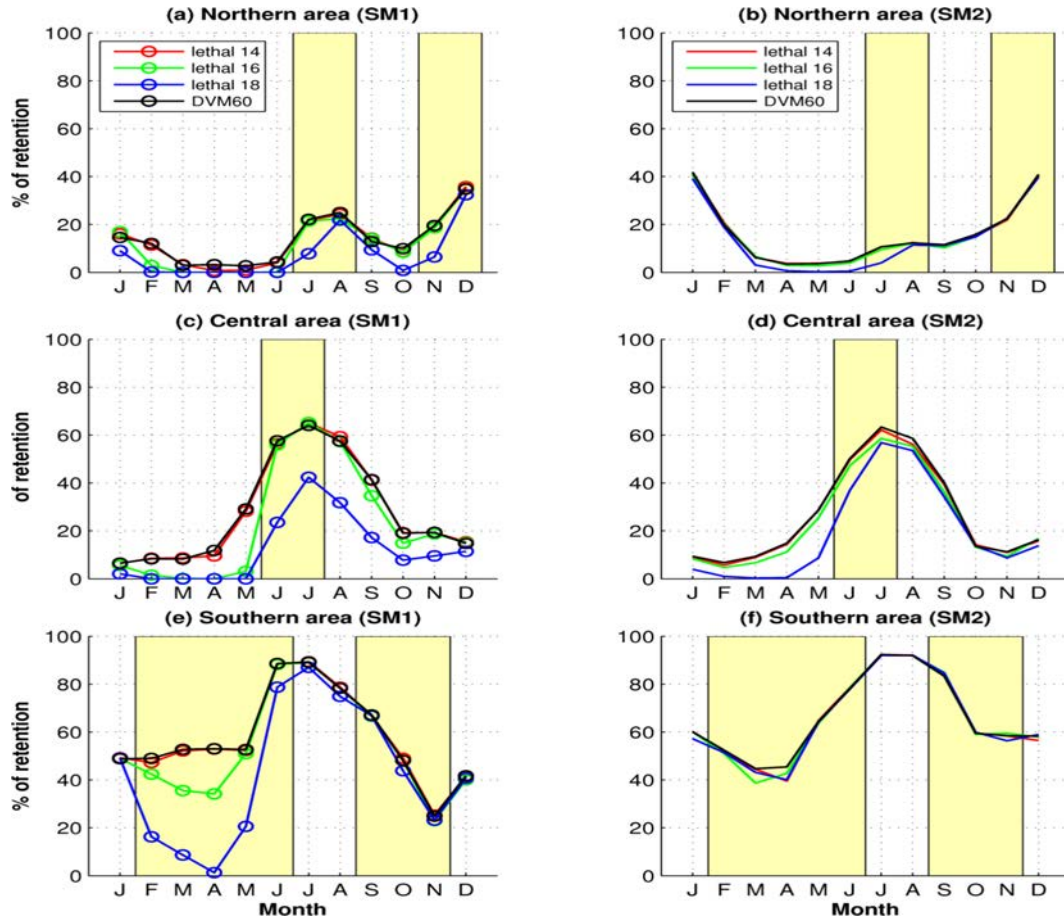


Figure 3.9 – Seasonality of shelf retention rates (% of larvae) in the case of different lethal temperature thresholds : 14°C (red line), 16°C (green line) and 18°C (blue line). Experiments were achieved following a DVM60 scenario for the northern (a,b), central (c,d) and southern (e,f) areas. DVM60 without any temperature effect is shown in black. SM1 and SM2 model results are shown in the left and right columns respectively. Yellow rectangles indicate a priori observed spawning periods.

The southern region displayed a large variability of temperature-dependent mortality in SM1, while the impact was negligible in SM2 (Figs 6e-f). In April, all the individuals encountered temperatures lower than 18°C and subsequently died in SM1 (Figure 3.9e). The retention rate dropped from ~50 % without mortality to ~40 % with a 16°C lethal temperature threshold. The impact was mainly evidenced during the upwelling season. Note that the 16°C intermediate temperature threshold is more likely to have a lethal effect on larval survival as the higher 18°C threshold is always reached by larvae (cold SSTs range from 18°C to 24°C in winter (Figure 3.5)) while the lowest 14°C one is rarely reached. The effect of lethal temperature mortality was enhanced in SM1 compared to SM2 due to the narrower shelf in SM1 and hence the transport of cool waters closer to the shore (see section 3.1.2).

3.7.2.4 Larval transport and connectivity along the coast

In this subsection, we examine connectivity patterns along the coast. We evaluate the transport of eggs and larvae from their original spawning area to another favorable coastal area to the north or south. We found that the exchange of larvae between zones was large, mainly directed to the south, and occurred preferentially in winter-spring (Figure 3.10). Our experiments show that ~ 50 - 100 % of the surviving individuals (not advected offshore) released on the Arguin Bank (northern region) were transported to the shelf of the central area in late winter/spring (Figure 3.10b). This proportion dropped to less than 30 % in summer and fall. Similarly, 20-40 % of surviving individuals released in the central area were transported to the southern area in winter and fall (Figure 3.10d). Note that the southern drift reflects the seasonality of the upwelling, with major currents oriented southward (Rebert and Prive, 1974). Finally, eggs released in the southern area, between 55-85 % (15-40 %) were transported southward in winter (summer) and reached the shelf (Figure 3.10f). Note that southward transport pathways from the central and southern zones were uncertain in fall (November-December) spanning the range 0 % to ~ 80 % depending on the model (Figures 3.10d-f). In contrast, northward transport of larvae from the three regions was weak and not robust as it mainly occurred in SM1 (Figures 3.10a-c-e).

3.8 Discussion

In this section we first discuss the potential mechanisms leading to discrepancies in retention between the two models, and then the specificities of the main retention areas. The seasonality of retention in each area is compared with the observed *Sardinella aurita* spawning strategy. Satellite surface chlorophyll-a concentrations (SeaWIFS) are used as a food proxy to discuss the necessary trade-off that fish encounter when it comes to spawning in favorable retention areas or in food-enriched areas. We conclude with a discussion on the connectivity between spawning areas.

Why are there discrepancies in the retention patterns simulated by the models ?

The retention patterns along the Senegalese-Mauritanian coast are quite similar in the two models although some quantitative differences are found. The northern area displays more retention for SM1, whereas retention in the southern area is enhanced for SM2 (Figures 3.7-3.8). These differences could be related to the bathymetry representation in the two models.

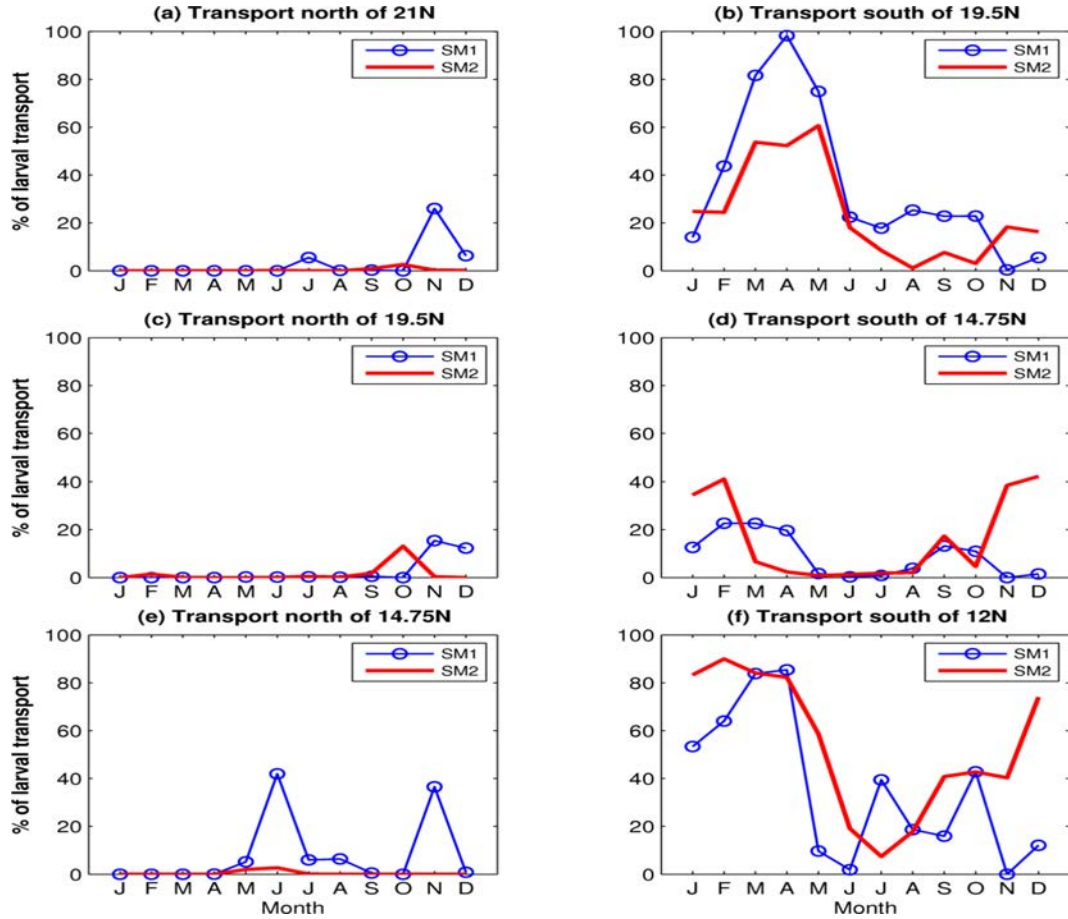


Figure 3.10 – Exchange rate (%) for larvae reaching the northern or southern limits of their spawning areas for the northern (a,b), central (c,d) and southern (e,f) areas . SM1 and SM2 model results are shown in the left and right columns respectively.

A large hole with depths greater than 200 m can be seen in SM2 (Figures 3.7 and 3.14); this region is known to be shallow (Estrade, 2006). There is a notable erroneous feature at the Arguin Bank (northern region) in SM2 compared to SM1, where the bathymetry seems to be better represented, although shallowest depth are set to 50 m. The source of this error is thought to be the version of the ETOPO2 data used for SM2. The bathymetry used for SM1 was GEBCO 1' resolution. As the retention criterion is based on particles that remain in an area shallower than 200 m after the drift period, the particles present over the hole on the Arguin Bank in SM2 were not taken account in the retention process, which artificially reduced the retention compared to SM1. Furthermore, the dynamical effect of the hole on the circulation may also play a role. On the other hand, ETOPO2 bathymetry is reliable over the rest of the domain. Bathymetry profiles in the southern area from SM1, SM2 and GEBCO observations confirm that SM2 bathymetry is more realistic than SM1 (see Figures 3.7, 3.12, S1 and S2) and a shallower shelf in SM2 may explain to some extent the higher retention in this area.

Because of differences in spatial resolution, topography smoothing and coastline definition, the surfaces located between the coast and 200 m depth used for the retention criterion

slightly differ : for example the northern zone is ~ 18 % (resp. ~ 7 %) smaller in SM1 (resp. SM2) than in GEBCO the southern zone is ~ 30 % (resp. 10 %) smaller than GEBCO observations (Table 3). A wider shelf associated with a wider surface for retention could lead to an increased retention in the southern area in SM2.

Shelf (coast-200m isobath) surface reduction with respect to Gebco observations	SM1	SM2
Northern area	17.5 %	6.5 %
Central area	29.0 %	12.0 %
Southern area	29.5 %	10.0 %

Table 5 – Shelf surface reduction (%) in comparison with Gebco data for SM1 and SM2. Note that shelves (defined here by the 200 m isobath) in ROMS are always smaller than real shelves due to horizontal smoothing of the topography

The different wind stress products can also have an impact on retention patterns. SM1 was forced by a QuikSCAT product with a resolution of $1/2^\circ$ (Liu et al., 1998) whereas SM2 was forced by SCOW, a QuikSCAT product at finer resolution ($1/4^\circ$, Risien and Chelton, 2008). Wind stress is slightly more parallel to the coast in SM2 than in SM1 notably in the area off Cap-Blanc (northern area) (Figures 3.11a-b), therefore more upwelling favorable. Small scale wind stress curl patterns also differ locally at several locations (e.g. over the shelf in the southern region), potentially impacting retention. Another forcing which may explain part of the model retention discrepancies is the lateral boundary forcing. In SM2 the monthly northeast Atlantic climatology (NEAClim) of Troupin et al. (2010) with a resolution of 0.1° was used, where the data interpolation method allows for a better resolution of the coastal areas. Using such a fine resolution climatology may be advantageous in the southern area which is close to the southern open boundary of the SM2 model (Mason et al., 2011), as opposed to lower resolution (1°) climatologies such as WOA 2005 (Conkright et al., 2002) for SM1.

Finally the SM1 currents are stronger than those of SM2, notably in deep waters (60m depth) (Figures 3.14-3.16), the two experiments show very different cross-shore geometries, coupled with different wind forcing. These are probably the main factors inducing different cross-shore current values. The deep (minimum depth of 50 m) SM1 bathymetry and the 0.5° winds favour Ekman transport while the finer (minimum depth of 15 m) SM2 bathymetry combined with 0.25° winds (stronger curl) favour a more non-linear regime. The role of friction terms could be an additional factor, as the shallower bathymetry in SM2 would induce more friction that would impede the currents. It can be assumed that stronger currents in SM1 may increase retention capabilities with respect to SM2, and consequently compensate for its bathymetry that is less favorable for retention. This could be the reason why retention in the northern area is higher for SM1 than SM2 in summer

(Figure 3.8). Dedicated experiments, which are beyond the scope of the present work, would be necessary to investigate this point.

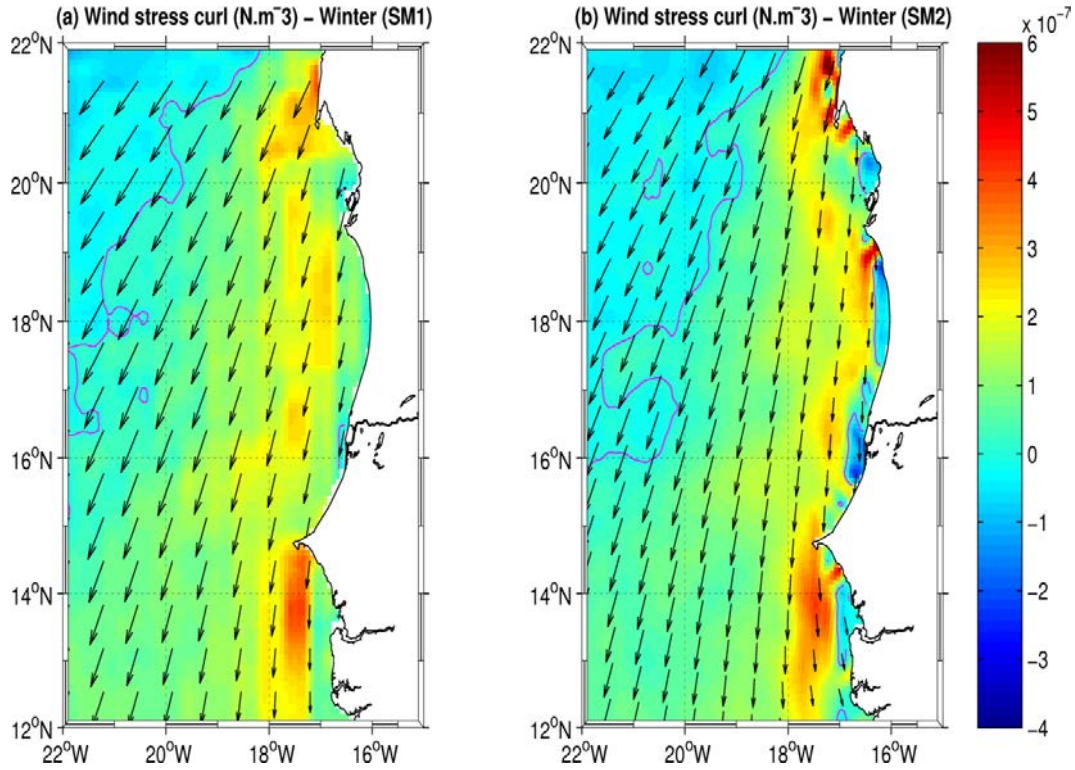


Figure 3.11 – Wind stress (arrows, $N.m^{-2}$) and wind stress curl (colors, $N.m^{-3}$) from the different products (see text) forcing SM1 (a) and SM2 (b) simulations during winter (January-March). The zero wind stress curl is contoured in blue.

In which geographical areas does retention occur ?

This study, based on tracking of model larvae, has enabled us to identify three regions of distinct retention patterns, two regions of high retention over the Arguin Bank (north of $19.5^{\circ}N$) and south of Cap-Vert ($\sim 14.75^{\circ}N$), and a region of much lower retention between these two areas (from $14.75^{\circ}N$ to $19.5^{\circ}N$). These findings are consistent with previous studies. Demarcq and Faure (2000) found similar retention patterns using indices from satellite SST data. Furthermore, the two areas of highest retention appear to be closely linked to the width of the continental shelf. In the northern and southern areas, wide shelves may generate two-cell upwelling structures which enhance coastal retention. In the CCS such a structure was detected on the Saharan bank (SCOR, 1975; Salat and Cruzado, 1981; Estrade et al., 2008) while a single upwelling cell was evidenced in the Arguin Bank (SCOR, 1975; Estrade et al., 2008). This suggests that other dynamical factors may play a role in retention enhancement in this region. In contrast, Roy (1998) suggested the presence of a two-cell upwelling structure south of Senegal, potentially leading to high nearshore retention. Observations from several authors (Conand, 1977;

Boëly et al., 1982; Fréon, 1988) also found two main spawning areas for *Sardinella aurita* located within the two highest retention areas simulated by our model.

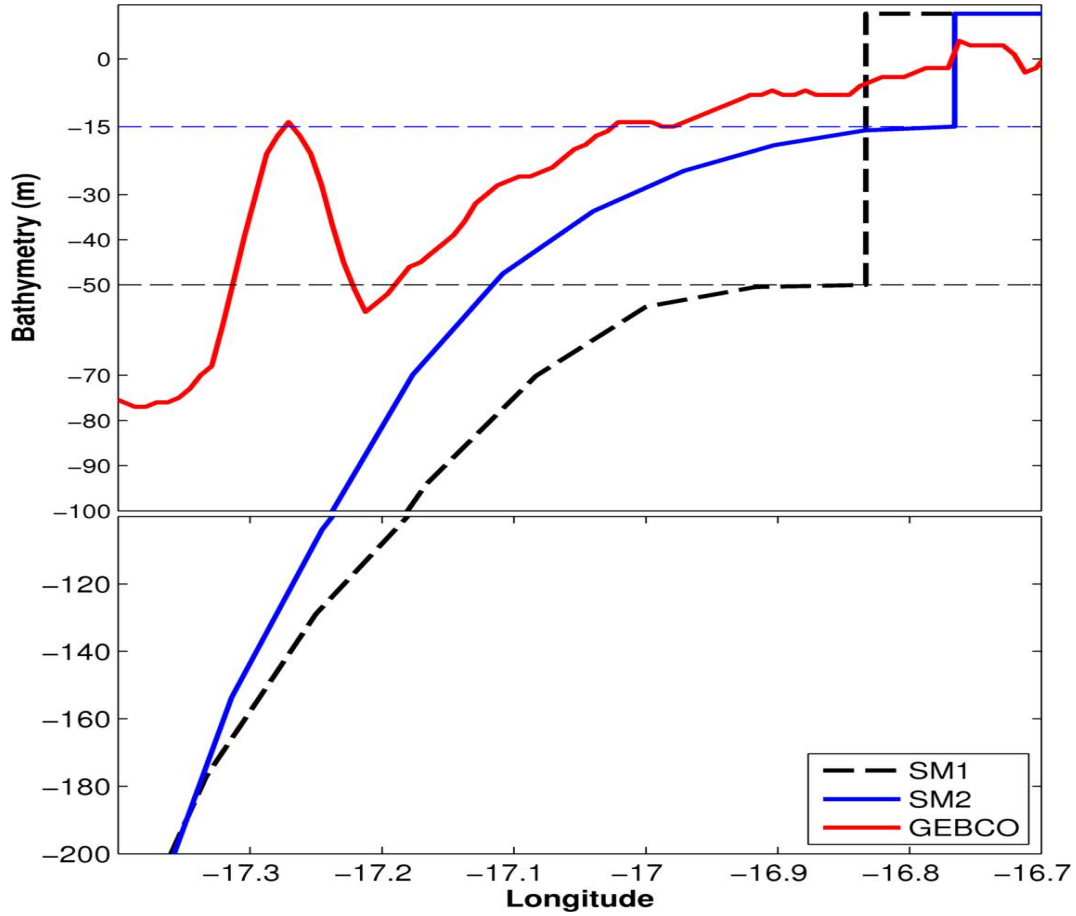


Figure 3.12 – Bathymetry profiles in the southern area (14°N) from SM1 (dark line), SM2 (blue line) and Gebco observations (red line).

Our Lagrangian analysis, based on circulation from two hydrodynamical models with different continental shelf widths, confirms that retention is enhanced where the shelf is larger. In our simulations, retention over the Arguin bank and, to a lesser extent, south of Cap-Vert is not clearly related to the subsurface onshore current between 20 and 50 m depth, which compensates the surface offshore Ekman current associated with the upwelling (Figure 3.13). Indeed, maximum retention rates occur in the northern region during winter (Figure 3.8a), while the onshore current is maximum in spring (March-April) in both simulations (Figures 3.13a-b). In the southern region, retention is highest between June and August (Figure 3.8c) during phases of weak onshore subsurface flow (Figures 3.13e-f). Thus, locally increased retention appears to be more likely due to a reduction of the offshoreward- current in the 0-20m layer, clearly seen in December-January in the northern region (Figures 3.13a-b) and in summer in the southern region (Figures 3.13e-f) where an onshore surface current is present in the inner part of the shelf (not shown). The latter is thicker and oriented onshore for a longer time period in SM2 than in SM1

(Figs. 10 ef), which may explain maximum retention rates at the coast (Figure 3.7). Low retention rates can be related to the offshore current when trade wind intensity can be very high (up to 7 m s⁻¹) (Rebert and Prive, 1974). In addition, effects of capes along the coastline may enable nearshore retentive horizontal circulation patterns to develop (e.g. Penven et al., 2000).

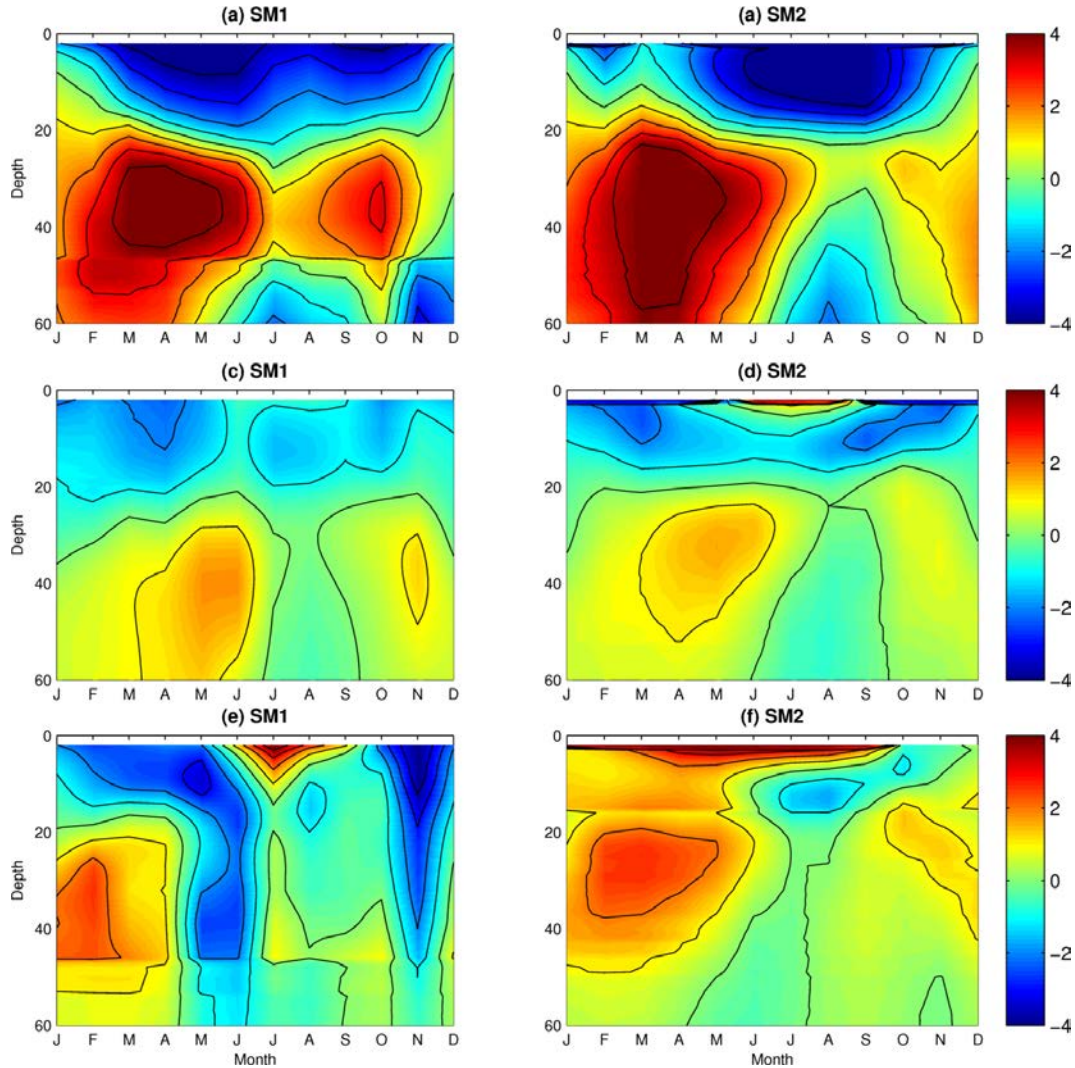


Figure 3.13 – Seasonal variations of the the cross-shore horizontal current (cm s⁻¹) averaged over the continental shelf (delimited by the 200 m isobath) in the northern (a,b), central (c,d) and southern (e,f) region for SM1 (left) and SM2 (right). Onshore (offshore) flow is represented by positive (negative) values.

Note that a wide continental shelf may also have biological impacts such as limiting the action of large oceanic predators, an effect not considered here. This is especially the case in the shallow nearshore areas (Roy, 1992) where *Sardinella* larvae are present (Conand, 1977; Boëly et al., 1982), which are thus more favorable to juvenile survival.

How does the local circulation explain the seasonality of the retention pattern ?

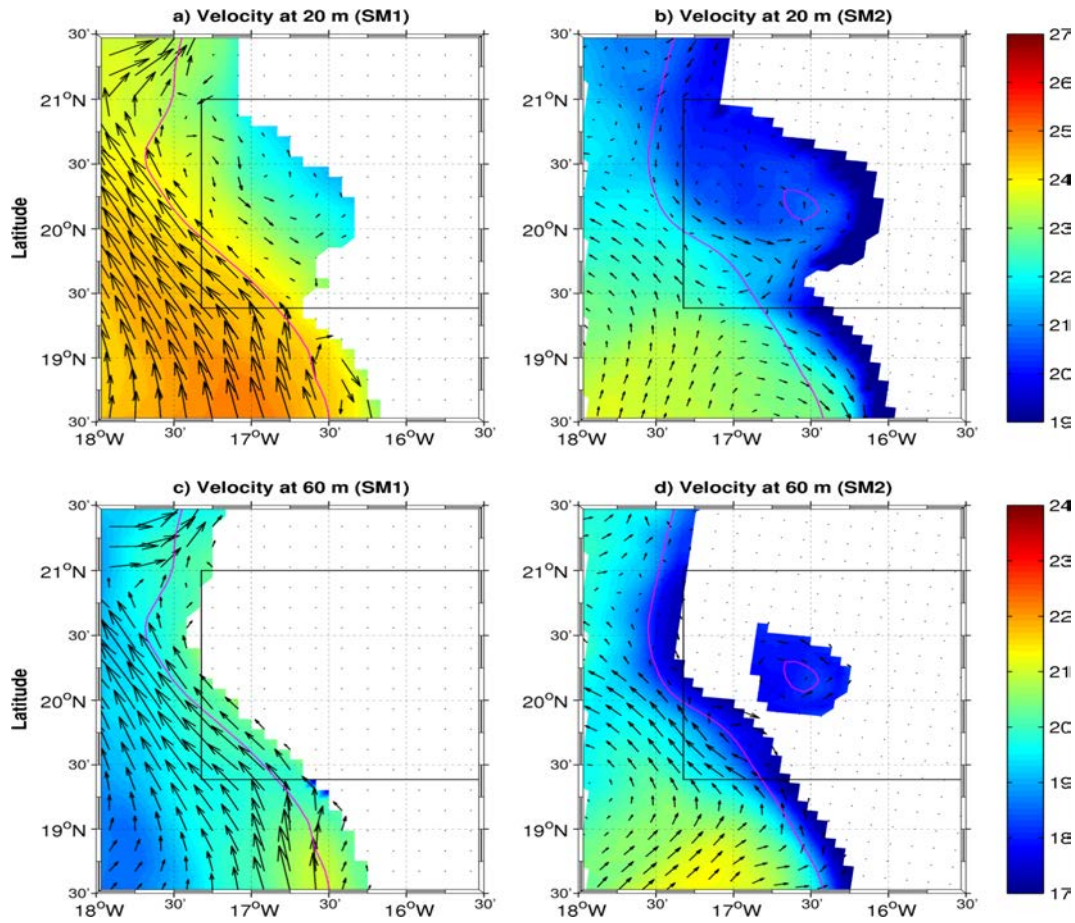


Figure 3.14 – Temperature ($^{\circ}\text{C}$) and horizontal current (cm s^{-1}) at 20 m (top) and 60 m (bottom) depths for SM1 (left) and SM2 (right) in December for the northern area.

Over the Arguin Bank (northern area), an offshore current flowing all year long, with maximum intensity and thickness from March to October (Figures 3.13a-b), led to the lowest simulated retention rate for this area (the highest period is from November to January) (Figure 3.8a). Horizontal velocity fields in May (when retention is minimum) also showed a strong offshore current in the upper and deeper layers (not shown) which transport larvae out of the domain (Figure 3.13a-b). This is a consistent feature for the maximum upwelling intensity associated with this period of the year (Roy, 1992; Demarcq and Faure, 2000). This minimum retention period was related to incursions of cold upwelled waters into the area when the trade winds change their orientation and become progressively more westerly and upwelling-favorable (Demarcq and Faure, 2000). The main retention period in fall (November-December) can be explained by the presence of nearshore eddies trapping larvae over the shelf in the surface layer and by the very low surface currents (potentially due to friction) on the shallow shelf (Figures 3.14a-b), combined with subsurface northward flow along the shelf edge (Figures 3.14c-d).

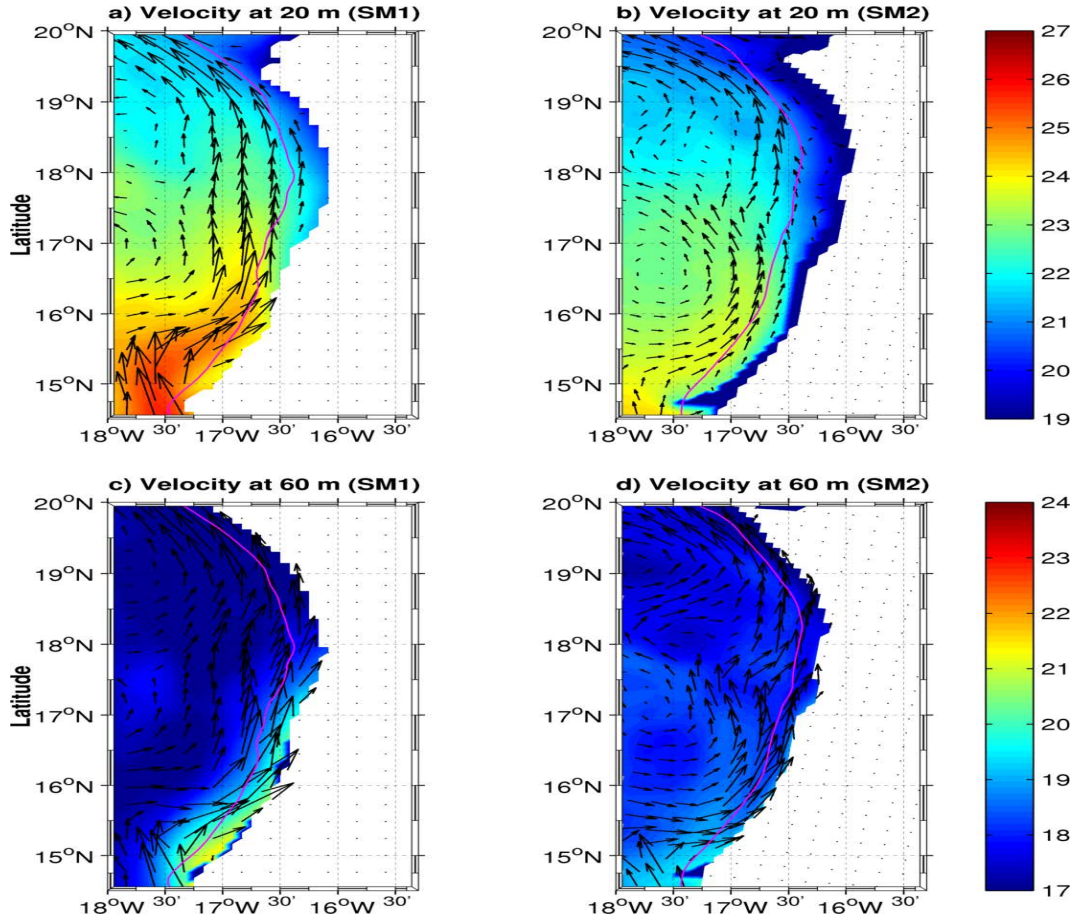


Figure 3.15 – Same as Figure 3.14, in June for the central area.

The simulated retention peak in the central area occurred in early summer (June-July, Figure 3.8b). This high retention is likely explained by the reduced offshore flow (Figures 3.13c-d) and by the alongshore northward current flowing along the shelf break (Figure 3.15). From October to May low retention can be related to the intensified of offshore-directed currents in the upper layer (Figures 3.13c-d).

In the southern area, the main retention period in June-July results from the combined effects of an onshore current in the upper layer (Figures 3.13e-f) and of the northward flow along the coast (Figures 3.16a-b) and at the shelf edge (Figures 3.16c-d). This northward current is likely linked to the northward displacement of the NECC, which is deflected northward by the shelf edge and forms a marked temperature front (Figures 3.15a-b).

Results from Demarcq and Faure (2000) (hereafter DF) on the seasonality of retention patterns contrast with our model results notably for the northern and central area. In their study, the Arguin bank (i.e. northern area in our case) was clearly identified as a region of high retention. However, the highest retention periods occurred from March to November, while retention rates were maximum in December-January in our study (Figure 3.8a). In the central region, DF found weak retention all year round, with slight increases in May-June and September. Consistent with our results, their retention rates were lower in the central region than in the northern and southern regions. Note that

the central region in DF corresponds to the southern part of our central area, which may explain some of the discrepancies. In the southern area, retention in DF is consistent with our results. It displays higher retention indices than in the central region all year round and reaches maximum values from January to June. Some of the differences can be related to the use of retention indices based on satellite SST data that omit the vertically sheared currents which play a crucial role in our simulations. Furthermore, by nature, this thermal retention index is not defined when the coastal upwelling does not occur, especially from July to August for most areas.

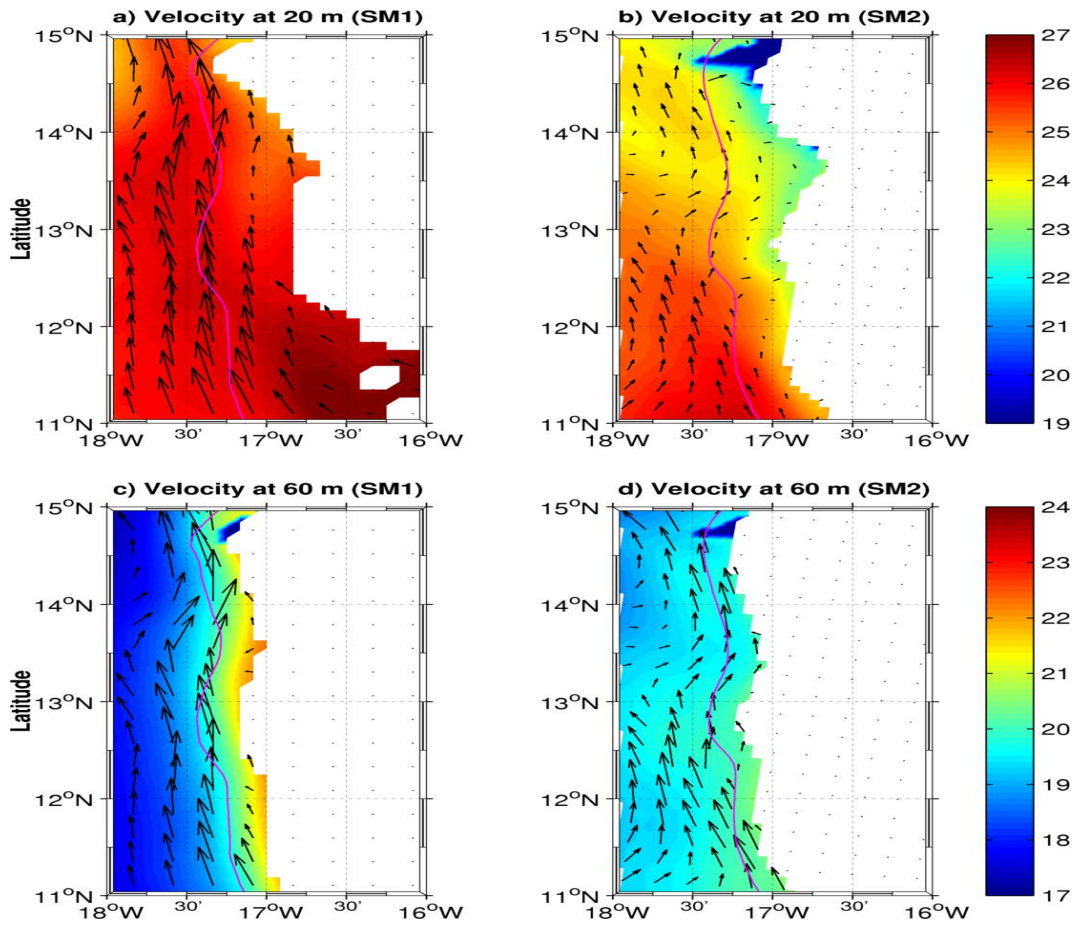


Figure 3.16 – Same as Figure 3.14, in June for the southern area.

Do retention patterns coincide with known spawning patterns ?

The seasonality of retention broadly matches the spawning period of *Sardinella aurita* in the northern area (Figure 3.8a). Spawning has been observed in July-August and November-December (Boëly et al., 1982; Taleb, 2005) in this area. These periods coincide with the two favorable retention periods simulated in the present study. The seasonal variability of mean chlorophyll-a concentration over the Arguin Bank is low with values always greater than 4 mg Chl m⁻³, (Figure 3.17a) and higher from June to November (>6 mg Chl m⁻³), in agreement with Taleb (2005), while retention peaks in July-August

and November-December (Figure 3.8a). We conclude that over the Arguin Bank, the *Sardinella aurita* reproduction strategy is probably optimized to avoid cooler temperatures and to optimize retention (Figure 3.17a). As primary production is constantly high over the Arguin Bank, it is unlikely to be a limiting factor in larvae survival.

In the central area spawning was observed during summer (June-July ; Boëly et al., 1982) which corresponds to the simulated retention peak (Figure 3.8b). Taking food availability into account, chlorophyll peaked during the same period (Figure 3.17b), thus spawning in the central area matches high retention and chlorophyll peaks in summer. Note that chlorophyll concentration remained high throughout the year particularly during winter-spring, when retention rates were low. This suggests that retention, rather than forage availability, is the limiting factor in the central area.

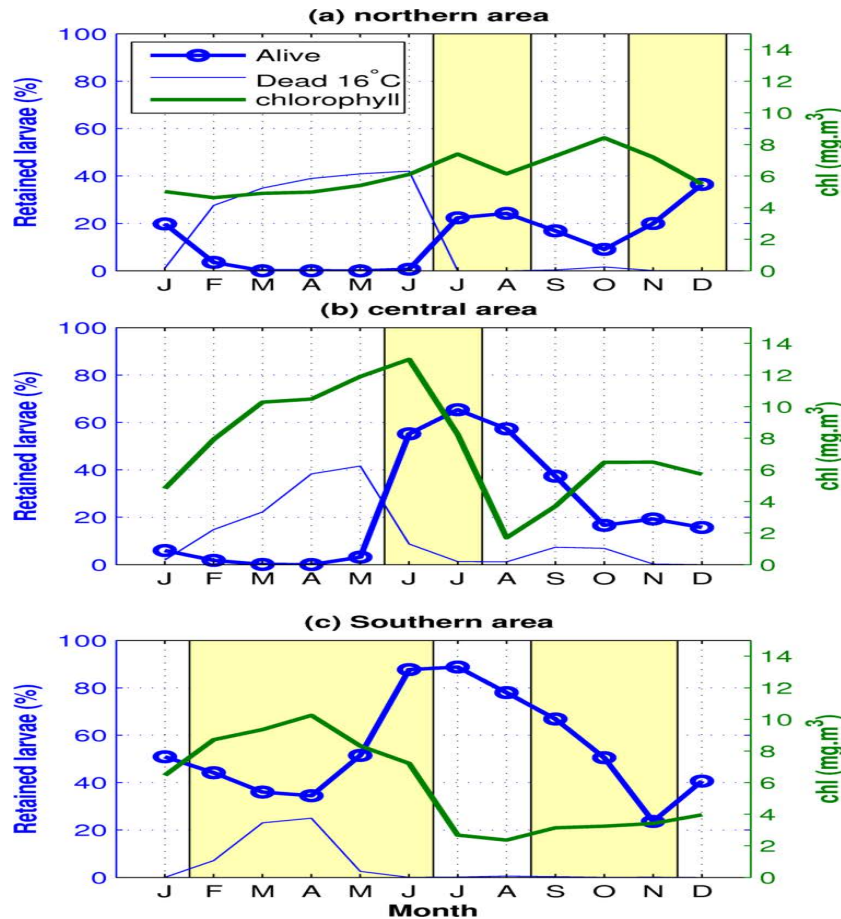


Figure 3.17 – SeaWiFS surface chlorophyll (mg Chl m^{-3} , green line) averaged between the coast and the 200 m isobath, retention of living (thick blue line with round marks) and dead (thin blue line) larvae for the northern (a), central (b) and southern (c) areas. Experiment using DVM60 and a lethal temperature of 16°C are shown. Yellow rectangles indicate a priori observed spawning periods.

In the southern area the main observed spawning period occurs during the upwelling season, from February to June, with a peak in May-June and a secondary peak before

the upwelling season in September-November (Boëly et al., 1982; Fréon, 1988). Recently, Ndiaye (2013), analyzing the fluctuations of gonado-somatic indices of *Sardinella aurita* adults south of Senegal using data collected between March 2012 and February 2013, confirmed that spawning did not occur in July-August but rather in February-June and November-December. The February-June period corresponds to the period of increasing retention but not to its maximum, which occurs in July-August (Figure 3.8c). The second spawning period observed in September-December (Boëly et al., 1982; Ndiaye, 2013) coincided with high retention, especially in the SM2 model ($\sim 60\%$), while retention strongly decreased in SM1 (from $\sim 60\%$ in September to $\sim 20\%$ in November, Figure 3.8c). Hence there remain large uncertainties in our evaluation of retention during this season. The period of maximum retention in our simulations corresponds to the period of minimum surface chlorophyll-concentrations (Figure 3.17c), which might explain why spawning is not observed in July-August. As this region is relatively favorable to retention during the entire year ($>40\%$; Figure 3.8c), retention might not be the limiting factor for reproduction success. Spawning strategies may favor the period of highest food availability with risk of larvae mortality due to effect of lethal temperature (Figure 3.17c), disregarding the period of highest retention during which unfavorable hydrological (warm temperature) and biological (low chlorophyll a concentrations) conditions are encountered. Indeed, *Sardinella aurita* optimal spawning conditions were found with temperatures ranging from 22°C to 25°C between April and June (Conand, 1977). These conditions were encountered in the southern area (not shown) and coincide with maximum chlorophyll concentrations in spring (Figure 3.17c).

Sardinella aurita spawning peaks were observed in spring in the southern area, in June-July in the central area and then in July-August in the northern area (Figure 3.8), which is consistent with the observed northward migration of spawning adults (Boëly et al., 1982). This migration, allowing adults to reach optimal spawning conditions from south to north is consistent with our model results, which show high retention rates (with high absolute values) in the south throughout most of the year, in May-October in the central region, and in July-August and December-January in the northern region. Note that the absolute values of retention favor the southern area which may explain the much longer favorable period. Furthermore, the shorter spawning periods in September-November in the southern area and in June-July in the central area are likely due to limitation by food availability during the shutdown of upwelling in summer.

To which coastal areas are larvae preferentially transported ?

In this section, we discuss the connectivity between sub-regions and between known spawning areas located north and south of our region of interest. A spawning area has been reported north of the Arguin Bank, over the Saharan Bank ($\sim 21\text{-}23^{\circ}\text{N}$) for *Sardi-*

nella aurita and *Sardinella Maderensis* (Ettahiri et al., 2003). Based on our model results, exchange of larvae from the Arguin Bank to the Saharan Bank was weak (except for 20 % in November for SM1, Figure 3.10a), which suggests a weak larval connectivity between these two regions. However larval transport from this spawning area to the Arguin Bank was not quantified in this study. Since larval transport would be mainly southward due to the presence of the Canary Current over the Saharan Bank (Arístegui et al., 2009), larval connectivity between these two areas may take place during the upwelling season.

In contrast, during the upwelling season (winter-spring), 50 to 100 % of ichthyoplankton released over the Arguin Bank and retained over the shelf were transported to the central area (Figure 3.10b) by the southward coastal current. During the same time period chlorophyll concentrations were highest over the whole domain ($\sim 8\text{--}12$ mg Chl m^3 ; Figure 3.17b). This combination of larval transport from the northern area and the presence of food make the central area a good candidate as a nursery area during the cold season (February-May). Indeed Conand and Fagetti (1971) showed that large sardinella larvae (> 14 mm) were found north of Cap-Vert during this period, suggesting that larvae from the northern area could have accumulated in the central area. However, only a small number of such larvae were observed in this region (Conand and Fagetti, 1971). As suggested by our sensitivity test, this might be due to the larval lethal temperature limitation (see section 3.2.3, Figure 3.17b).

Nursery areas of *Sardinella aurita* off Guinea ($\sim 10^\circ\text{N}$) have not been identified but, as the shelf remains wide, retentive processes could occur and favor the survival of the transported larvae. Marchal (1991) reported the presence of *Sardinella aurita* larvae as far south as Cap-Palmas ($\sim 5^\circ\text{N}$) in March, where the so-called Ivory Coast upwelling is active (Colin, 1988; Binet and Servain, 1993). The length of the collected larvae was notably greater than that of those collected further east near Cap Three Points off Ghana. Therefore, considering that larvae may survive during their southward transit, larval connectivity from the southern area to the spawning region off Cap-Palmas ($\sim 5^\circ\text{N}$) (Marchal, 1993) could occur. Unfortunately the hypothesis of connectivity with the Ivory Coast upwelling region could not be verified as our southern model domain limit is at 8°N . This is a perspective for future work.

3.9 Conclusion

The aim of this study was to investigate the influence of environmental conditions on *Sardinella aurita* larval transport off the Senegalese-Mauritanian coast and to compare their spawning patterns with modeled retention patterns.

The *Sardinella aurita* spawning season in the northern (19.5°N – 21°N) and central (14.75°N – 19.5°N) areas matches the period of high retention and high surface chlorophyll. The sou-

thern area (12°N-14.75°N) has the highest retention rates. In this sub-region, spawning matches the period of maximum chlorophyll but not the season of maximum retention (summer). During the maximum retention period, the upwelling relaxes in this area and phytoplanktonic biomass reaches its lowest values. We suggest that retention, associated with food availability, plays an important role in *Sardinella aurita* spawning, and potentially for any pelagic species with planktonic stages within a similar habitat. This is particularly clear in the central area, where retention and chlorophyll peaks coincide while cooling, leading to lethal temperature exposure, is the limiting factor during the upwelling season. The intermediate 16°C temperature is suggested to underline the effect of lethal temperature on larvae and thus impact on spawning patterns. This value is mainly a parametric test and needs to be validated by observations.

A significant proportion of larvae are transported from the northern shelf to the central area in winter-spring, combined with substantial availability of food (high chlorophyll), suggesting that this region may be a nursery area for *Sardinella aurita* during the cold season (although low temperatures may be a limiting factor). Such areas can help in the definition of protected areas for larvae and juveniles development, i.e., Marine Protected Areas (MPA). Connectivity through larval transport may exist between the southern Senegal spawning area and the Cap-Palmas nursery area off Liberia. The modelled exchanges are valid for any species with planktonic stages. The important connectivity revealed in this study underlines the need for call to a joint management of shared stocks, particularly the small-pelagic fisheries which are crucial to the economy of neighboring West African countries.

The relatively low retention rates found over the Arguin Bank, together with possible thermal limitation for larval development, suggest limited yearly reproductive success and, hence, a limited contribution from this area to the total *Sardinella aurita* recruitment off west Africa. In contrast, the southern area displays higher retention rates and virtually no low temperature limitations. This suggests a major contribution of this spawning area to total recruitment.

Our results are somewhat limited by the resolution of the hydrodynamical models (~ 7.5 - 8 km), which do not realistically reproduce the sub-mesoscale ocean dynamics over the shelf. In future work we will study retention with increased model resolution (~ 1 - 3 km) in the Senegalese-Mauritanian area since sub-mesoscale features may play an important role on productivity and on larval transport. Furthermore, the introduction of a bioenergetic model for larval growth will allow us to further investigate biological effects on reproductive success (e.g. by representing different vertical migration regimes as functions of larvae size (Ospina-Alvarez et al., 2012)).

Acknowledgements

This work is a contribution to the complex modeling systems program PDI-MSC/UMMISCO. This investigation was supported by funding from the Institut de Recherche pour le Développement (IRD) and Université Pierre et Marie Curie (UPMC). The authors are grateful to the Laboratoire Mixte International “Etude du Climat de l’Afrique de l’Ouest” (LMI-ECLAIR) and to Université de Bretagne Occidentale (UBO) for facilitating travel from Dakar to Paris and Brest, which permitted stronger interactions between the principal investigators of this study, and allowed us to use more powerful computing facilities than locally available. The SM2 solution was developed at UCLA, where ROMS development is supported by the Office of Naval Research (currently grant N00014-08-1-0597) ; this work was partially supported by the National Center for Supercomputing Applications under grant number OCE030007 and utilized the abe system. Evan Mason is supported by a Spanish government JAE-Doc grant (CSIC), cofinanced by FSE. We are grateful to the anonymous reviewer for his helpful comments. The authors want to acknowledge Modou Thiaw (CRODT, Dakar) and Vamara Koné (CRO, Abidjan) for fruitful discussions.

Chapitre 4

*Variabilité spatio-temporelle de l'habitat de ponte de *Sardinella aurita**

Sommaire

1.1	Contexte générale	5
1.2	Les upwellings	10
1.3	Le système d'upwelling Nord africain	13
1.3.1	Caractéristiques Physiques	14
1.3.2	Caractéristiques biogéochimiques	20
1.4	Les populations de petits poissons pélagiques présents dans la zone Sénégal-Mauritanie	24
1.4.1	Distribution géographique de <i>Sardinella aurita</i>	25
1.4.2	<i>Sardinella aurita</i> de la zone sénégal-mauritanienne	26
1.5	Objectifs de la thèse	31
1.6	Structure de la thèse	31

4.1 Introduction

L'évaluation de la biomasse du stock des espèces de petits poissons pélagiques très exploitées est une étape importante dans la gestion de la pêche. Au Sénégal et en Mauritanie, les estimations de biomasse de sardinelle ont été menées lors des campagnes acoustiques menées par le RV Dr Fridtjof Nansen entre 1995 et 2006 durant la période Octobre-Novembre. Ces campagnes océanographiques avaient pour but d'estimer la biomasse des poissons pélagiques en échantillonnant le domaine pélagique le long des côtes de la région Nord-Ouest africaine (Sénégal, Mauritanie, Maroc) (Figure 4.1) à travers les échelons trophiques, aux échelles régionale (distribution) et locale (agrégation).

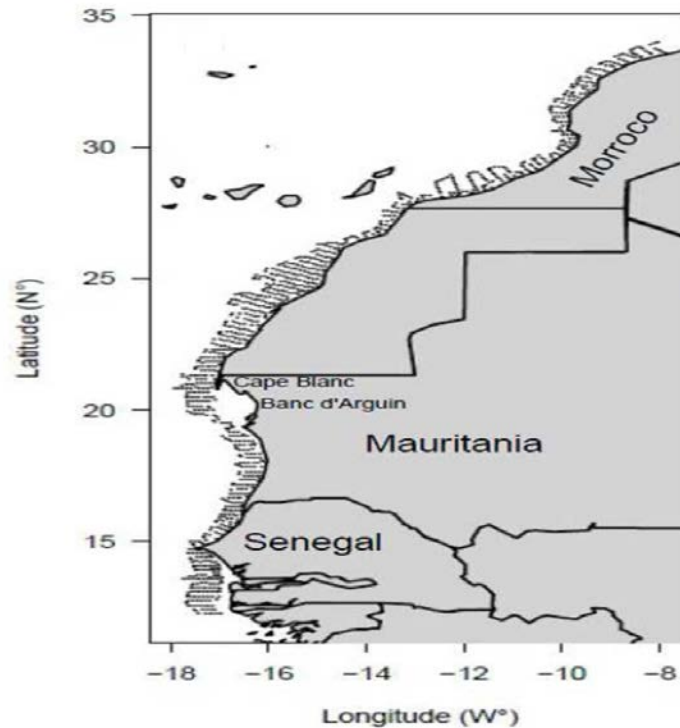


Figure 4.1 – Zone Nord-Ouest africaine prospectée au cours des campagnes acoustiques d'évaluation de biomasse de petits pélagiques menées par le R.V. Fridtjof Nansen entre 1996 et 2006. Le schéma de la prospection suit des radiales en zigzag ou des radiales parallèles à la côte. Tirée de Braham (2010).

L'évolution interannuelle de la biomasse de sardinelle estimée pour le Sénégal et la Mauritanie est présentée dans la Figure 4.2 pour la période 1996-2006. Les variations interannuelles montrent une augmentation de la biomasse entre 1996 et 1999 alors qu'elle subit une baisse notable entre 2000 et 2006 (Figure 4.2a). Ainsi les quantités de biomasse ont varié de 600.000 tonnes en 1996 à plus de 1,1 millions de tonnes en 1999, année du maximum observé dans ces deux pays. Entre 1999 et 2000 la biomasse de sardinelle brutalement chuté, et durant tout le reste de la série jusqu'en 2006 le stock n'atteint plus jamais la moitié de sa valeur maximale. La biomasse est estimée à moins de 400.000 tonnes en 2000 et chute à moins de 300.000 tonnes l'année suivante en 2001 (minimum de la série). De 2002 à 2006 le stock est resté assez stable, les biomasses varient entre 350.000 et 450.000 tonnes. Les estimations acoustiques de biomasse ont également été accompagnées par des mesures de spectre de tailles (Figure 4.2b). Entre 1996 et 1997 le stock est dominé par les individus adultes de taille comprise entre 23 cm et plus de 35 cm (1-1.8 millions). En 1998 et 1999 on assiste à une explosion du nombre de jeunes individus peut être due à un bon recrutement. Les populations de tailles comprises entre 5 et 10 cm sont nettement plus nombreuses en 1998 (plus de 8 millions) alors qu'en 1999 les tailles de 10 et 22 cm constituent l'essentiel du stock (plus de 14 millions). Les années 2000 à 2006 indiquent une succession de présence de jeunes individus de tailles 10-22 cm et d'adultes de 23-30 cm. Les populations de tailles supérieures à 35 cm ont été les

moins présentes dans cette série, et représentent moins de 2 millions d'individus. On les rencontre principalement durant la période 1996-1999, puis en 2006.

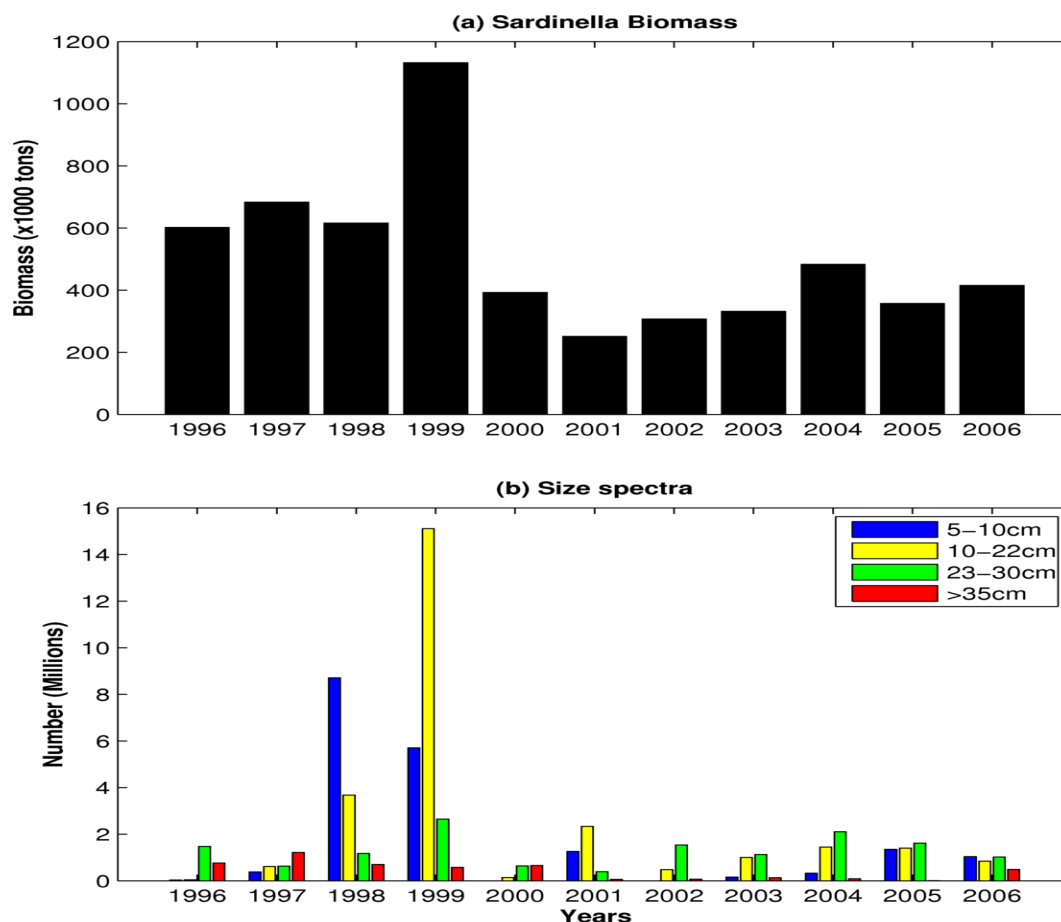


Figure 4.2 – (a) Estimations de la biomasse totale de sardinelle (bars noires) et (b) des spectres tailles associées (bars en couleurs) au cours des campagnes menées par le R/V Fridtjof Nansen durant la période 1996-2006 pour le Sénégal et la Mauritanie.

La sardinelle ayant une espérance de vie moyenne relativement courte (cf section 1.4.2), le recrutement joue un rôle majeur dans les variations du niveau du stock année par année. En effet, il est généralement admis que les variations de biomasse des petits poissons pélagiques découlent des changements des caractéristiques de l'océan, qui affectent l'étendue ou la localisation spatiale et temporelle des habitats de ponte favorable au succès de la reproduction (Laevastu, 1993; Hunter and Alheit, 1997). Par conséquent, la compréhension des facteurs qui régissent la distribution des lieux de ponte et leur variabilité est un point essentiel si l'on veut appréhender la dynamique spatiale et temporelle des populations de poissons. En particulier, l'identification des facteurs qui contrôlent l'étendue de l'habitat de ponte de la sardinelle (habitat potentiel) et sa favorabilité au succès de reproduction (rétention à l'intérieur de l'habitat) apportent des informations pertinentes à la compréhension de la variabilité du recrutement.

Le présent chapitre a pour but d'étudier la variabilité interannuelle des conditions hydrologiques favorables pour la ponte de la sardinelle, c'est-à-dire la variabilité interannuelle

de l'habitat de ponte potentiel de la sardine et de la rétention dans la zone sénégalomauritanienne. Ainsi, comme dans le chapitre 3, la rétention larvaire (habitat efficace) est prise en compte, mais cette fois à l'intérieur des zones d'habitat potentiel, fluctuantes car définies par les conditions hydrologiques variant d'année en année. De plus, la biomasse planctonique, qui représente un bon indice de survie pour les larves, est également prise en compte. Ce chapitre a deux objectifs essentiels : (i) identifier les zones d'habitat de ponte de la zone sénégalomauritanienne et analyser leur variabilité saisonnière et interannuelle ; (ii) tenter d'expliquer les fluctuations du stock de sardinelle estimée lors des campagnes acoustiques, notamment la baisse remarquable observée sur la période 2000-2006 (Figure 4.3).

4.2 Modélisation de l'habitat de ponte de la sardinelle

Les facteurs qui contraignent la distribution spatiale des œufs et larves sont utilisés comme paramètres pour la modélisation de l'habitat de ponte qui vise à mettre en relation des distributions observées avec des facteurs physiques de l'environnement.

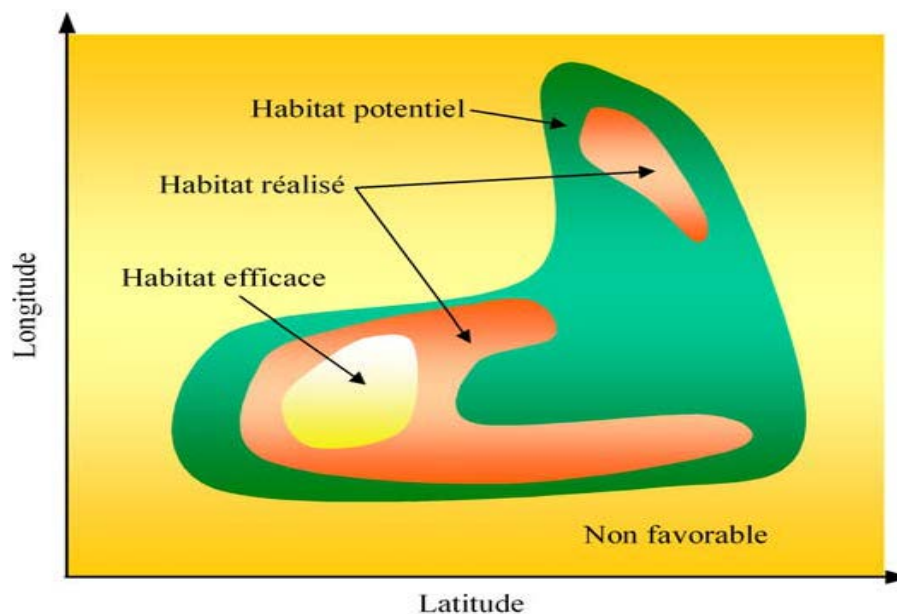


Figure 4.3 – Représentation schématisée des trois types d'habitats de ponte : potentiel, réalisé et efficace. L'habitat potentiel correspond aux zones favorables à la ponte. L'habitat réalisé correspond aux zones de l'habitat potentiel où la ponte a effectivement lieu à un moment donné. L'habitat efficace correspond aux zones de l'habitat réalisé qui ont donné lieu à un recrutement positif pour la population. A l'extérieur, les zones ne sont pas favorables à la ponte. D'après Planque et al., (2007).

Ainsi l'habitat de ponte peut-être divisé en trois types : l'habitat potentiel, l'habitat réalisé et l'habitat de ponte efficace (Figure 4.3 ; Planque et al., 2007). La température et la salinité de l'eau permettent de distinguer l'habitat potentiel dans lequel les zones de

ponte observées sont toujours incluses, mais ne peuvent expliquer l'habitat réalisé, c'est à dire la distribution des œufs et larves observées. Ainsi, l'habitat potentiel est l'ensemble des zones regroupant les conditions environnementales qui sont favorables à la ponte tandis que l'habitat réalisé représente la partie de l'habitat potentiel qui est effectivement utilisé par les individus compte tenu des caractéristiques démographiques de la population (taille, structure en taille, structure en âge...). Il est donc à priori impossible de modéliser l'habitat réalisé sans prendre en compte une description détaillée de la population d'adulte, voire même de son historique si l'on considère les hypothèses de comportement de homing (Mullon et al., 2002; Brochier et al., 2011). Enfin, l'habitat de ponte efficace correspond, dans une certaine mesure, aux zones et périodes pour lesquelles nous avons trouvé une bonne rétention des larves dans la zone de nourricerie ainsi que décrit dans les précédents chapitres.

4.2.1 Calcul de l'habitat de potentiel de ponte

Dans ce travail nous nous sommes basés sur les informations contenues dans le rapport publié par Conand (1977) sur la distribution d'œufs et de larves de sardinelle au Sénégal pour définir l'habitat potentiel de ponte. Ces informations sont issues des récoltes d'ichthyoplankton menées entre 1971 et 1976 en utilisant un filet bongo oblique entre une profondeur maximum de 60m et la surface. Les maximums de concentration larvaire ont été trouvés dans des gammes de températures et de salinité de 22 à 26°C, et entre 35.5 et 36 psu. Ces fenêtres hydrologiques optimales sont utilisées dans la suite pour la définition de l'habitat potentiel de ponte de la sardinelle. Dans le cas présent l'habitat de ponte de la sardinelle que nous avons défini n'est pas un habitat de présence d'œufs comme relaté dans d'autres études faites sur les habitats des petits pélagiques (Twatwa et al., 2005; Planque et al., 2007; Machu et al., 2009) mais un habitat favorable à la présence de fortes concentrations de larve dans des conditions favorables à leur survie. Ce choix sur l'habitat de ponte a été guidé par les rares données disponibles sur les premiers stades vies de la sardinelle. Le volume v de l'habitat de ponte potentiel est calculé en utilisant les sorties interannuelles de la configuration ROMS décrite au chapitre 2 (section 2.1.3.3). Il résulte ainsi de la somme pondérée de tous les volumes de chaque cellule de la grille satisfaisant les critères de température et de salinité. Le calcul de ces volumes sur des champs moyennés mensuellement donne ainsi :

$$v_{i,j}(month) = \sum_{k=60}^{k=surface} w[T_{i,j,k}(mois)]w[S_{i,j,k}(mois)]dx_{i,j}dy_{i,j}dz_{i,j} \quad (19)$$

Cette équation est définie en se basant sur des moyennes mensuelles des température et salinité en chaque point de grille i,j du modèle dans la zone sénégal-mauritanienne (12°N-21°N), entre la surface et une profondeur maximale de 60 m. Notre définition du volume d'habitat potentiel est similaire à celle utilisée par Machu et al. (2009). Pour la

température, le poids $w[T_{i,j,k}(mois)]$ affecté aux cellules est représenté par une gaussienne centrée sur 24°C du carré de la variance :

$$w[T_{i,j,k}(mois)] = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(T_{i,j,k}(mois)-\mu)^2}{2\sigma^2}} \quad (20)$$

En ce qui concerne la salinité, les cellules présentant des valeurs comprises entre 35.5 et 36 psu, le poids $w[S_{i,j,k}(mois)]$ est de 1 (0 sinon) :

$$w[S_{i,j,k}(mois)] = \begin{cases} 1, & \text{si } 35.5 \leq S \leq 36 \text{psu} \\ 0, & \text{sinon} \end{cases}$$

4.2.2 Validation de la simulation interannuelle ROMS-PISCES

La configuration du modèle couplé ROMS-PISCES utilisé dans cette étude a été décrite dans Auger et al. (2015). Ces auteurs montrent que la variabilité saisonnière de la SST du modèle est en accord avec les observations (Figure 4.4). Néanmoins un biais froid d'environ 1°C est présent à la côte dans le modèle potentiellement lié à une surestimation des vents par rapport aux observations QuickSCAT. Notons également qu'un biais chaud à la côte est systématiquement trouvé dans le produit mensuel Pathfinder comparé à la version 5.2 plus récente du produit AVHRR dans les régions d'upwelling caractérisées par d'intenses gradients de température (Dufois et al., 2012). Dans le même temps, un biais chaud au large pourrait être lié aux incertitudes associées au flux de chaleur net atmosphérique fourni par le produit de forçage CFSR (Saha et al., 2010). La circulation de surface est bien reproduite par le modèle en comparaison à celle déduite des bouées dérivantes suivies par satellites (Lumpkin and Johnson, 2013). En particulier le courant des Açores ($\sim 35^\circ\text{N}$) est bien représenté et la signature des filaments d'upwelling au large du Cap Ghir ($\sim 31^\circ\text{N}$) et du Cap Boujdour (26°N) est bien clairement. Dans la zone sénégal-mauritanienne, au Sud du Cap Blanc ($\sim 21^\circ\text{N}$), les courants de surface sont de direction Sud-Ouest en hiver et Nord en été.

La validation de la biomasse planctonique est effectuée en comparant la chlorophylle de surface du modèle moyennée sur la période 1998-2009 avec les observations SeaWiFS. Les concentrations annuelles de chlorophylle simulées par le modèle sont relativement en bon accord avec celle de SeaWiFS avec des valeurs fortes à la côte (5-10 mg.Chla.m-3) et qui diminuent au large (0.1-0.2 mg.Chla.m-3) (Figure 4.5). A noter que la chlorophylle du modèle est plus faible que celle observée près des côtes.

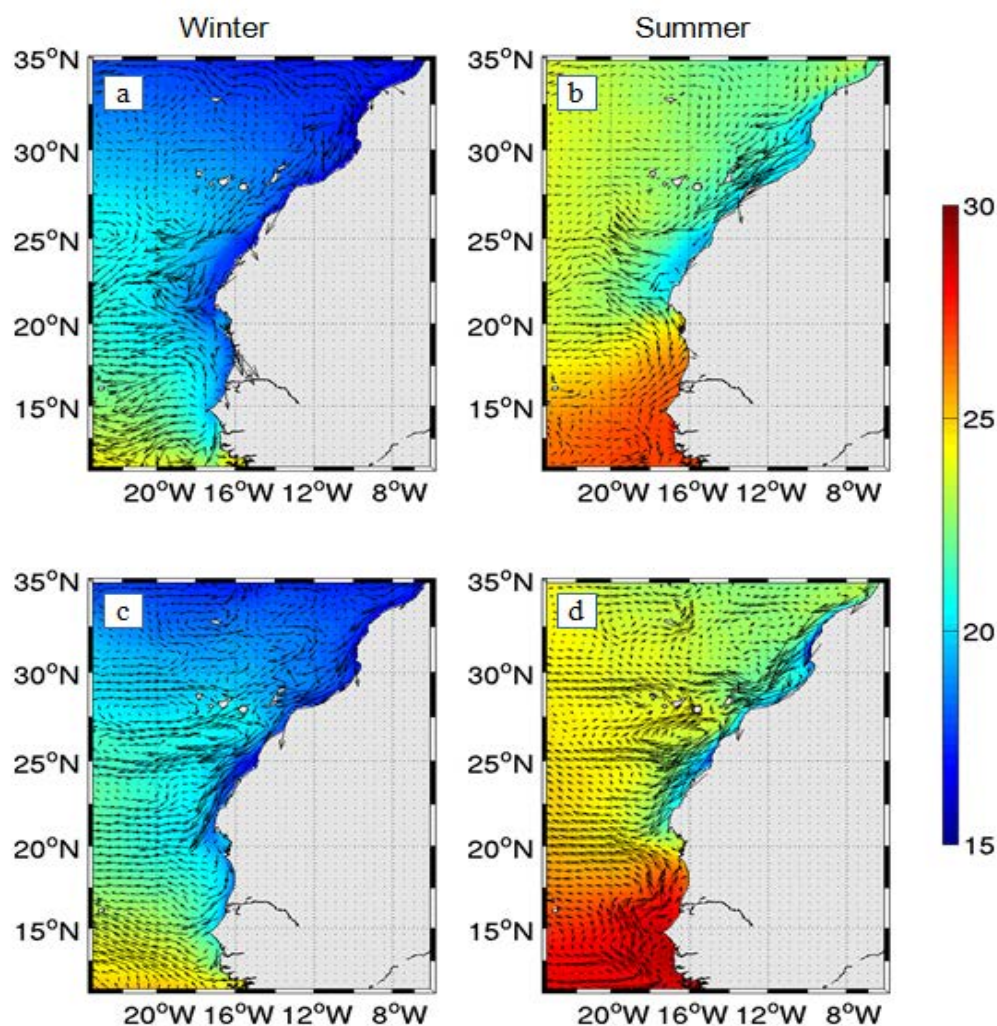


Figure 4.4 – 4 Moyenne saisonnière de la température de surface de la mer (SST) (1985-2009) pour les données satellites AVHRR (a,b) et pour le modèle ROMS (c,d). Les vecteurs correspondent au courants de surface issus du Programme Global Drifter (1979- 2013, Lumpkin and Johnson, 2013) (b,d) et pour le modèle ROMS (c,d) : en hiver (à gauche) et en été (à droite). Tirée de Auger et al. (2015).

Le modèle simule la variabilité saisonnière de la chlorophylle de surface le long des côtes sénégal-mauritanienne (Figure 4.6). Les fortes valeurs de concentration de chlorophylle sont présentes au Sud de la région (12°N-18°N) entre janvier et mai alors qu'elles migrent vers le Nord de la zone (18°N-22°N) de juin jusqu'à novembre. Autour du Cap Blanc (21°N) la saisonnalité de la chlorophylle est moins prononcée. Cette variabilité saisonnière de la chlorophylle est en phase avec la description faite par une étude antérieure (Lathuilière et al., 2008).

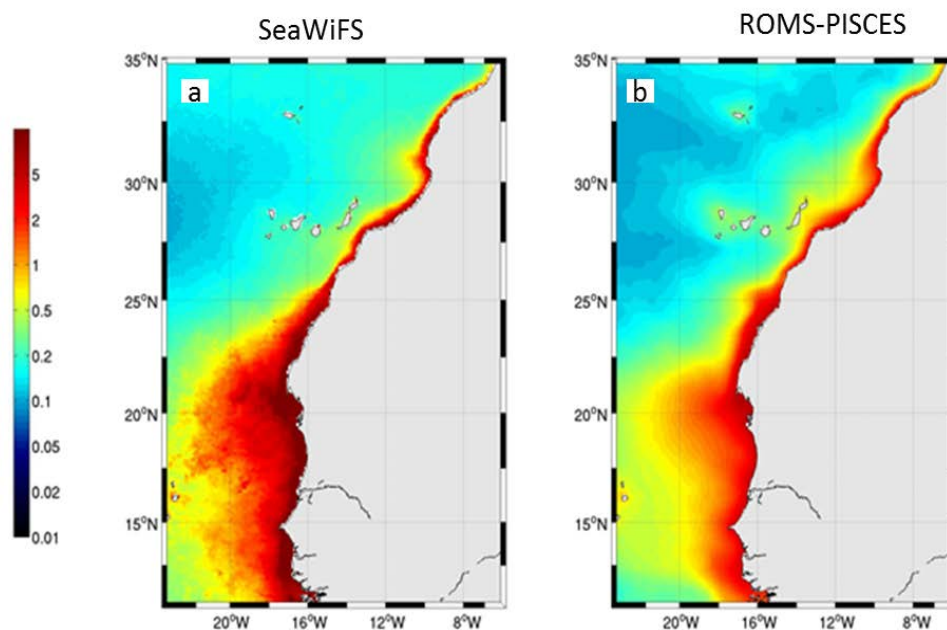


Figure 4.5 – Moyenne annuelle de la chlorophylle de surface (1998-2009) pour SeaWiFS (a,b) et pour le modèle ROMS-PISCES (c,d) en hiver (à gauche) et en été (à droite). Fournie par P.A. Auger.

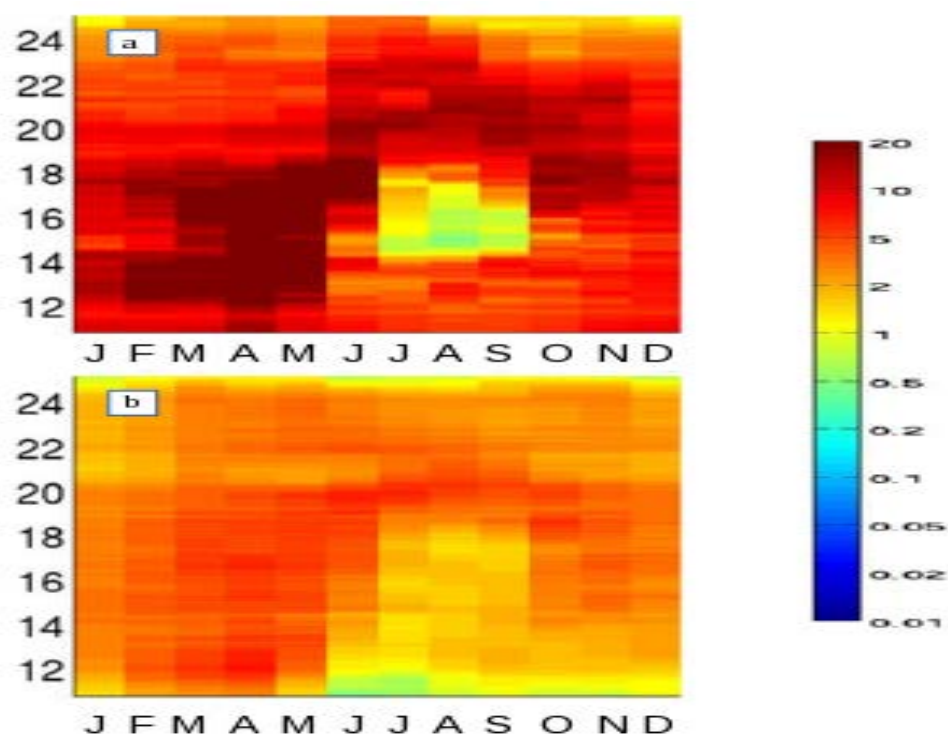


Figure 4.6 – Climatologie saisonnière de la chlorophylle de surface moyennée dans la bande côtière 0-200 k le long de la région sénégal-mauritanienne pour (a) les observations SeaWiFS et (b) pour le modèle. Fournie par P.A. Auger.

Dans ce chapitre nous poursuivons la validation effectuée par Auger et al. (2015) en évaluant la variabilité interannuelle simulée entre les années 1996 et 2006. Il s'agit en particulier de valider la température de surface qui est une variable clé dans la définition du volume d'habitat potentiel de ponte, et d'analyser la variabilité interannuelle de la biomasse de plancton (phytoplancton et zooplancton).

4.2.2.1 Température de surface (SST)

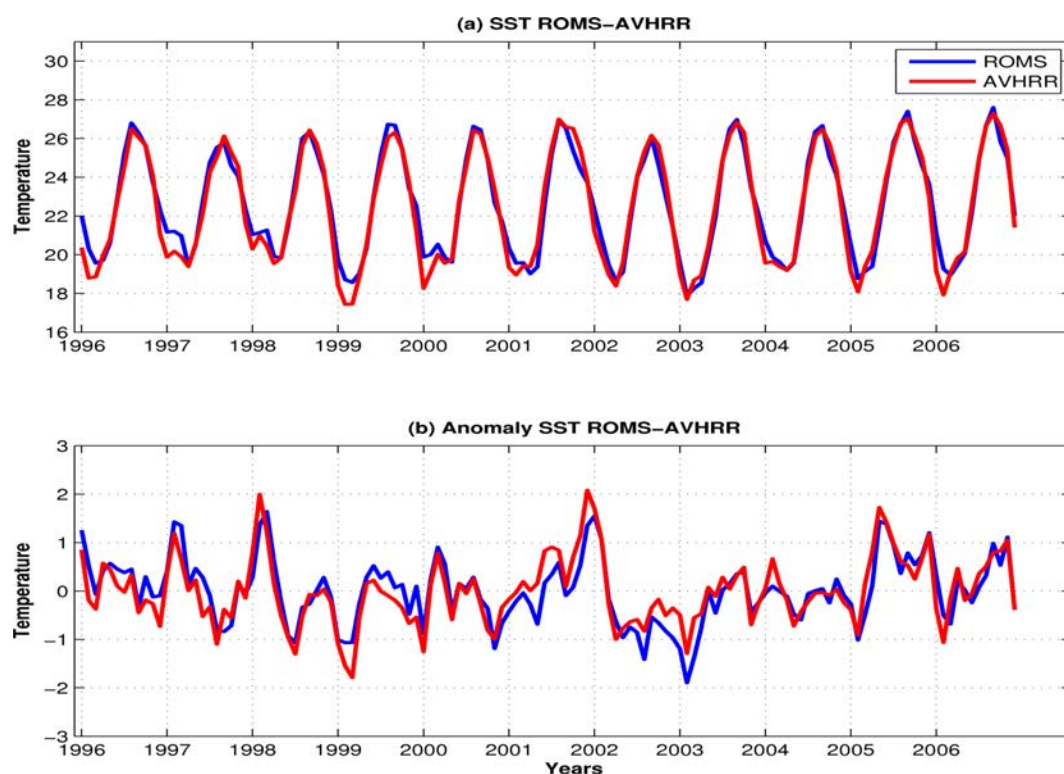


Figure 4.7 – (a) SST mensuelles moyennées entre les latitudes 12°N et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour ROMS (bleu) et les observations satellites AVHRR (rouge). (b) Même chose pour l'anomalie du signal de SST.

L'évolution temporelle des sorties de modèle est comparée aux observations satellite en se focalisant sur la zone qui nous intéresse pour le calcul de l'habitat de ponte des sardinelles. La comparaison porte sur les séries temporelle de la SST issue du modèle et des observations satellites AVHRR obtenues par le calcul d'une moyenne dans une bande côtière dans la zone sénégal-mauritanienne, entre la côte et l'isobathe 200 m et entre les latitudes 12 et 21°N (ensuite les anomalies de SST) (Figure 4.7). La variabilité saisonnière à interannuelle de la SST est bien reproduite par le modèle bien que les hivers soient plus froids dans le modèle que dans les observations (biais froid, voir Figure 4.7a). Les hivers 1997, 1998 et 2005 sont anormalement chauds avec des anomalies de SST de plus de 1°C à la fois dans les observations et par le modèle. Les hivers 1999 et 2003 sont en revanche

les plus froids et présentent des anomalies supérieures à 1°C (Figure 4.7b). La variabilité de la SST montre une période de réchauffement durant 1996-1998 et de refroidissement en 1999-2004, entrecoupée par une année chaude en 2001.

4.2.2.2 Biomasse de plancton

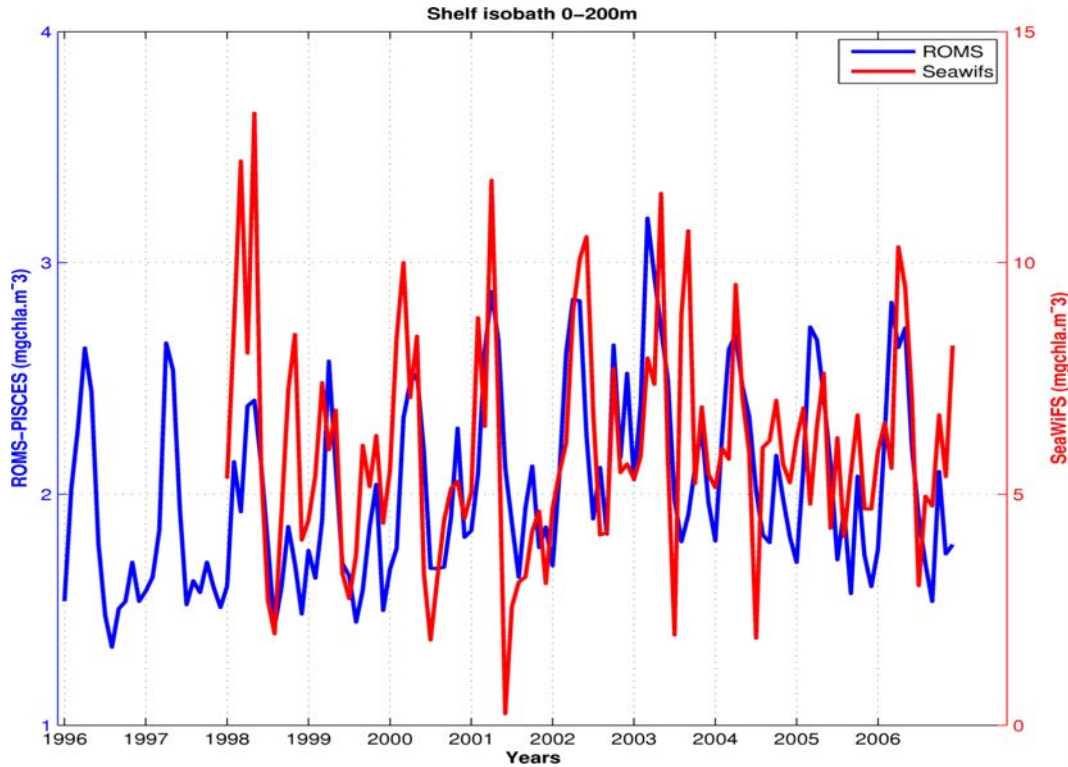


Figure 4.8 – Concentrations de chlorophylle de surface mensuelles moyennées entre les latitudes 12°N et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour le modèle ROMS-PISCES (bleu) et les observations SeaWiFS (rouge).

La concentration de chlorophylle de surface moyenne est calculée sur l'ensemble du plateau sénégal-mauritanien, entre 12°N et 21°N et de la côte jusqu'à l'isobathe 200 m, comme pour la température de surface. La variabilité interannuelle de la chlorophylle est comparée aux observations satellites fournies par SeaWiFS (Figure 4.8). Les concentrations sont largement plus élevées dans les observations que dans le modèle. Elles varient de 1.5 à plus 3.2 mg.Chl.m⁻³ dans le modèle alors que SeaWiFS présente des valeurs allant de 1 à 14 mg.Chl.m⁻³. L'année 1998 où le maximum de concentration de chlorophylle est observé, est la seule qui présente deux maxima de chlorophylle de plus de 10 mg.chl.m⁻³ au milieu du printemps puis au début de l'hiver, mais ces pics, bien que présents, sont beaucoup moins intenses dans le modèle. La biomasse de phytoplancton et de zooplancton intégrée sur la verticale (60 m de profondeur) donnent une indication sur la capacité de charge du système. Ce calcul permet de prendre en compte l'effet de la nourriture pour

l'habitat potentiel de ponte et des premiers stades de vie de la sardinelle. Les courbes de biomasse sont calculées comme pour la SST, en effectuant une moyenne entre la côte et l'isobathe 200m et entre les latitudes 12°N et 21°N et en intégrant entre sur les 60 premiers mètres de la colonne d'eau (Figure 4.9).

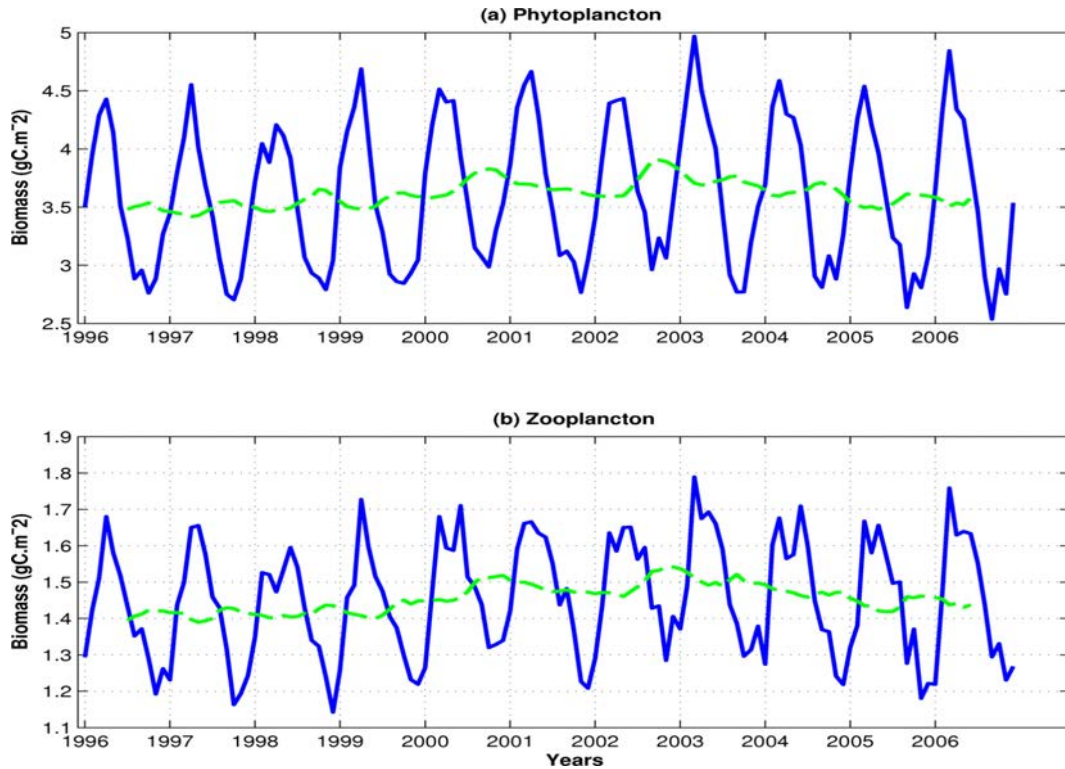


Figure 4.9 – (a) Biomasse de phytoplancton mensuelles intégrée sur les 60 premiers mètres et entre les latitudes 12° et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour le modèle ROMS-PISCES (en bleu). (b) Même chose pour le zooplancton (en bleu). Les lignes vertes tiretées correspondent à la moyenne glissante sur 12 mois des biomasses calculées.

Les pics de biomasse de phytoplancton et de zooplancton sont cohérents avec ceux des observations de chlorophylles issues de SeaWiFS. La biomasse annuelle de phytoplancton et de zooplancton varient peu entre 1996 et 1999 alors qu'entre 2000 et 2005, ces biomasses sont augmentées de $\sim 7\%$. La biomasse moyenne de phytoplancton et de zooplancton est respectivement de 3.61 et 1.45 gC.m^{-2} . On définit la durée de la période enrichie comme celle où la biomasse est au-dessus de la valeur moyenne. Cette période s'étend environ de janvier à mai aussi bien pour le phytoplancton que le zooplancton mais présente des variations interannuelles (Figure 4.8). Les années 1997, 1999 et 2006 sont caractérisés par des valeurs faibles de biomasse alors que les années 1998, 2001 et 2002 (surtout pour le zooplancton) présentent de fortes valeurs de biomasse. Ces dernières représentent également les concentrations de chlorophylle les plus fortes observées dans la zone (Figure 4.7).

4.3 Variabilité de l'habitat de ponte potentiel

4.3.1 Variabilité saisonnière

La figure 4.10 présente la variabilité saisonnière de l'habitat de ponte potentiel moyenné de la côte jusqu'à l'isobathe 200m pour la zone sénégal-mauritanienne. Le cycle saisonnier est calculé sur toute la période 1996-2006. La variabilité saisonnière de l'habitat de ponte fait ressortir une longue période favorable à la ponte qui s'étale en moyenne entre Juin et Janvier avec un maximum en Septembre où le volume d'habitat est supérieur à $3 \times 10^8 \text{ m}^3$ (Figure 4.10a).

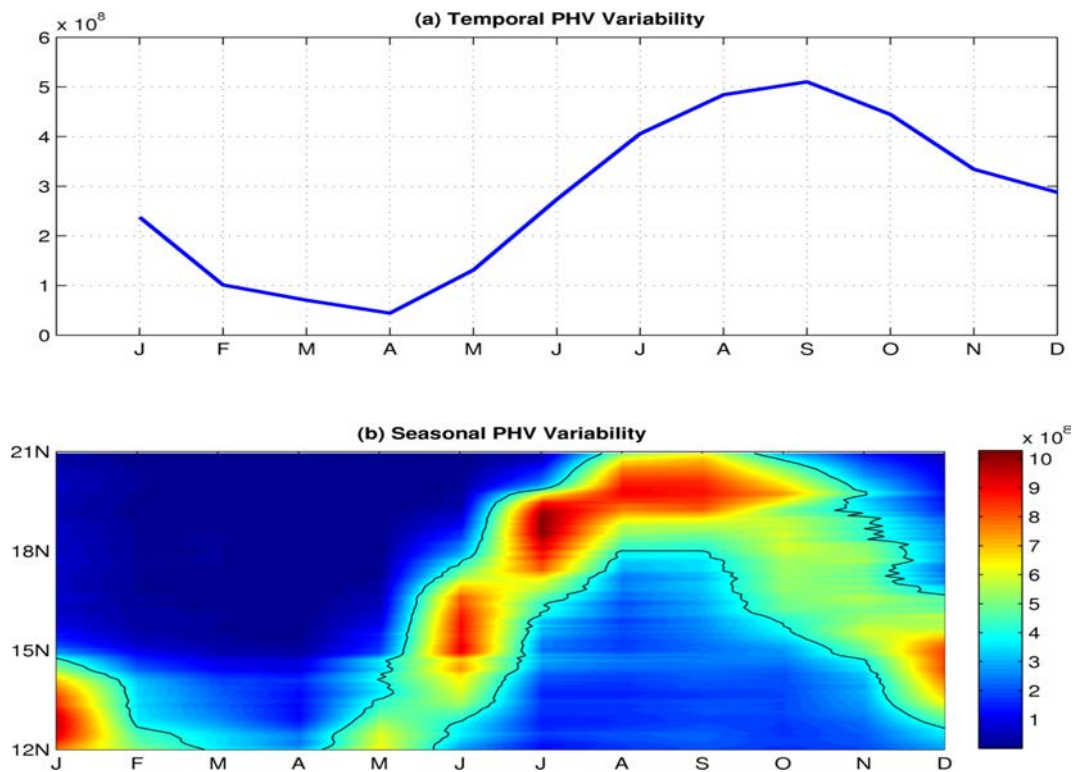


Figure 4.10 – (a) Variation saisonnière du volume d'habitat potentiel de ponte intégré sur les 60 premiers mètres et entre les latitudes 12°N et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m (en haut) et (b) diagramme latitude temps de ce même volume d'habitat.

Le long du plateau sénégal-mauritanien, cette période d'habitat favorable oscille du Nord vers le Sud selon la saison (Figure 4.10b). En particulier les volumes d'habitat les plus importants (supérieurs à $4 \times 10^8 \text{ m}^3$) sont rencontrés de juin à novembre entre 18°N et 21°N (zone Nord), de mai à juillet et d'octobre à décembre entre 15°N et 18°N (zone Centre), et de novembre à février et de mai à juin plus au Sud entre 12°N et 15°N (zone Sud) (Figure 4.10b). La période de février à mai où les températures de surfaces sont froides (Figure 4.4) est marquée par les plus faibles volumes d'habitat ($< 2 \times 10^8 \text{ m}^3$) suggérant une période défavorable à la reproduction. Cette saisonnalité de l'habitat est en

accord avec les observations sur la reproduction de la sardinelle en Mauritanie (Chavance et al., 1991; Wague and M'Bodj, 2002) et au Sénégal (Boëly et al., 1982; Fréon, 1988) où l'essentielle de la reproduction se fait durant la phase de réchauffement des eaux de surface.

4.3.2 Variabilité interannuelle

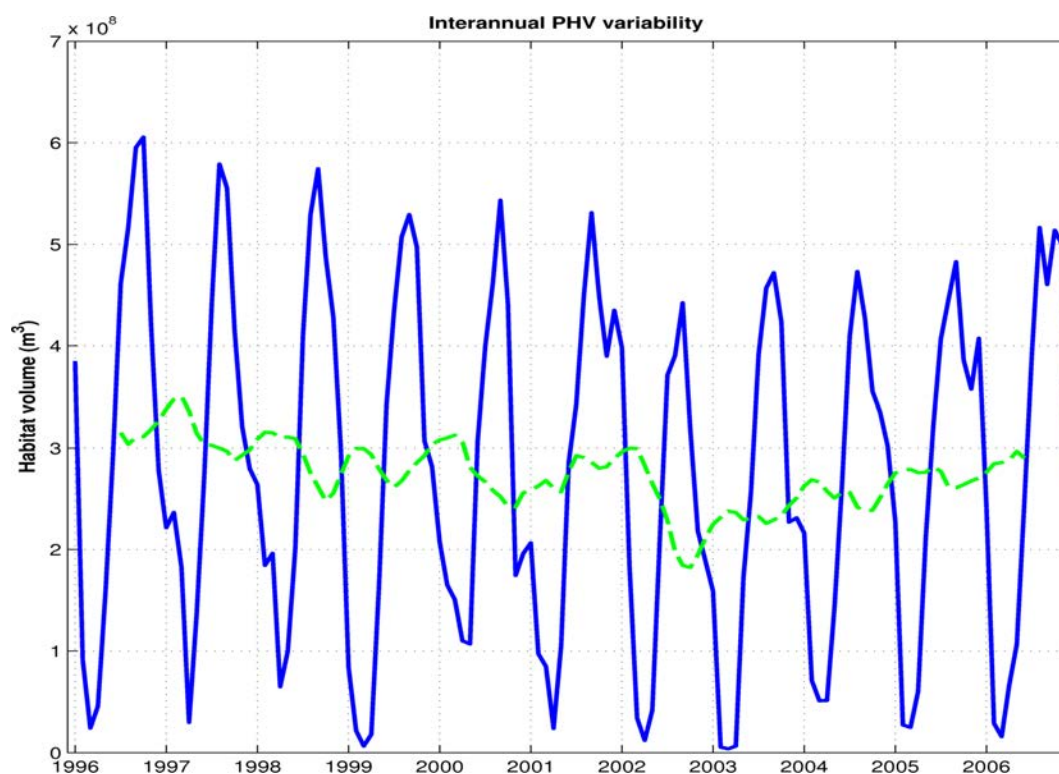


Figure 4.11 – Variation interannuelle de l'habitat potentiel de ponte intégré sur les 60 premiers mètres et entre les latitudes 12° et 21°N et de la côte à l'isobathe 200m pour le modèle ROMS-PISCES (en bleu). La ligne verte tiretée correspond à la moyenne glissante sur 12 mois de l'habitat calculé.

L'évolution interannuelle du volume d'habitat potentiel est montrée sur la figure 4.11. Les maxima et minima de l'habitat favorable et leur durée varient fortement d'une année à une autre. La durée de la période d'habitat la plus favorable varie en moyenne de 5 mois entre mai et septembre. Sur l'ensemble de la zone une augmentation de l'habitat de ponte est simulée pour la période 1996-2000 avec le maximum de la série qui a lieu en été 1996. Les valeurs maximales du volume d'habitat sont supérieures à $5.5 \times 10^8 \text{ m}^3$ jusqu'au début des années 2000 et subissent une diminution qui est visible pour la période 2002-2005. A partir de 2006 le volume d'habitat augmente de nouveau pour atteindre un pic légèrement supérieur à $5 \times 10^8 \text{ m}^3$. Le minimum de cette période de réduction du volume d'habitat apparaît pour l'année 2002 et la durée de la période d'habitat favorable, au-dessus de la moyenne, la plus courte se trouve en 2003 (3 mois). L'évolution interannuelle de l'habitat

de ponte décrit ainsi deux périodes distinctes : une période où l'habitat augmente entre 1996 et le début des années 2000 et une autre phase où l'habitat diminue jusqu'en 2005.

4.4 Discussion

4.4.1 Habitat de ponte et stratégie de reproduction

L'objectif de ce chapitre était d'identifier les conditions environnementales qui sont potentiellement favorables à la ponte de la sardinelle dans la zone sénégal-mauritanienne. Le cycle saisonnier de l'habitat de ponte présente une période favorable à la reproduction qui va de juin à janvier alors que la période d'habitat la plus faible se situe en hiver entre février et mai où moins de 108 m^3 de volume d'habitat est obtenu, soit 80 % de moins que durant le mois le plus favorable (septembre).

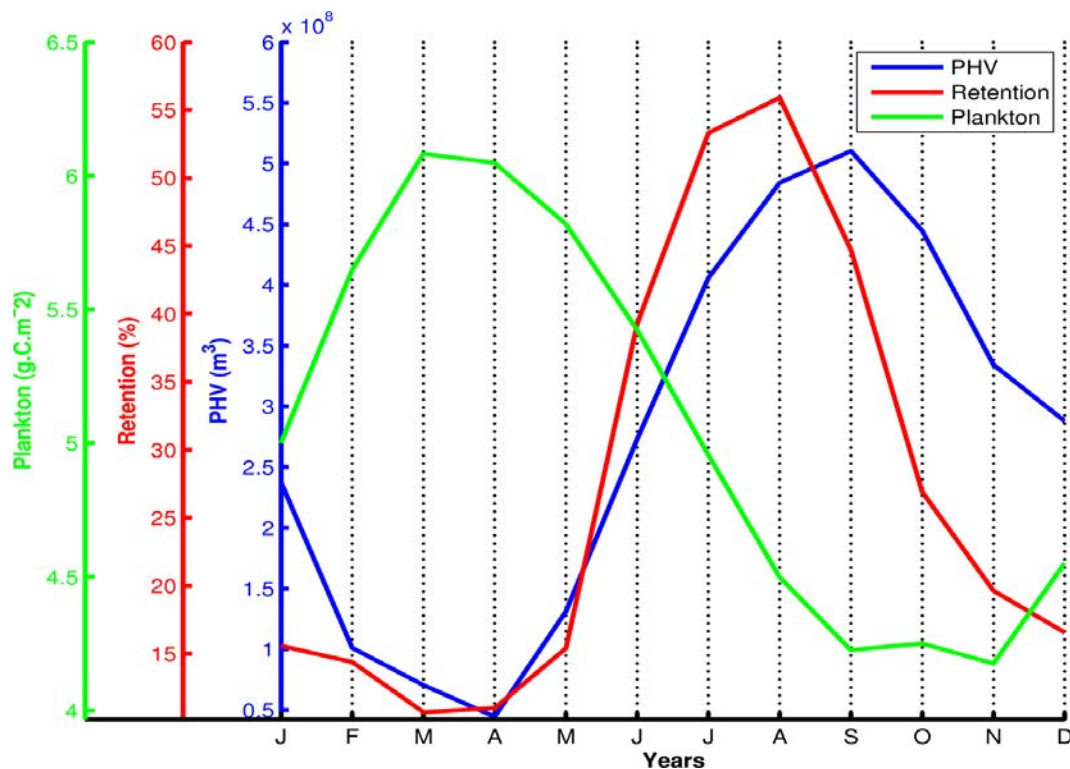


Figure 4.12 – Variation saisonnière de l'habitat de ponte potentielle (rouge), de la rétention et de la biomasse totale de plancton (phytoplancton + zooplancton) moyennée dans la zone sénégal-mauritanienne (12°N - 21°N).

Cette forte variabilité de l'habitat entre les différentes périodes de l'année est probablement responsable de la variabilité de la ponte de la sardinelle bien que l'habitat de ponte potentiel prédit ici ne garantit ni le pré-conditionnement des adultes à la ponte, ni la survie des œufs et larves. La prise en compte de la biomasse planctonique qui sert de nourriture aussi bien à la larve qu'à l'adulte reproducteur et les conditions de rétention larvaire dans le domaine du plateau continental (0-200 m isobathe) où l'habitat est défini,

permettent d'appréhender les aspects de pré-conditionnement des adultes et conditions favorables à la survies des larves qui sont à mettre en regard avec la variabilité de l'habitat de ponte potentiel. En effet, pour de nombreuses espèces de petits poissons pélagiques la reproduction se déroule durant la période où les conditions environnementales, spécialement la direction et l'intensité du vent, sont plus favorables à la rétention des œufs et des larves (e.g. Lett et al., 2007; Brochier et al., 2008; Soto-Mendoza et al., 2012). De plus chez la plupart des poissons la maturation des gonades requiert un important besoin en énergie, et ainsi généralement se produit pendant ou juste après la période la plus favorable à la disponibilité en nourriture (Woodhead, 1960; Hoar, 1969; Potts and Wootton, 1984; Wootton, 1992). Ainsi donc, le succès de reproduction dépend fortement des conditions de rétention et nourriture après la ponte.

La figure 4.12 montre l'évolution de la rétention des larves et de la biomasse planctonique dans la zone de définition de l'habitat de ponte sur le plateau continental. La période de forte rétention larvaire se situe à l'intérieur de la période d'habitat la plus favorable de juin à octobre mais un décalage d'un mois est noté au niveau des deux pics respectifs, dû à la localisation spatiale différente de ces deux maximums (Figure 4.13). Inversement les valeurs de biomasse de plancton les plus importantes sont en dehors de la période la plus favorable en termes d'habitat mais on peut aussi noter un fort contraste spatial à l'échelle de la région (Figure 4.13). On peut ainsi identifier une fenêtre spatio-temporelle la plus favorable à la reproduction où les volumes d'habitat sont très forts ($> 6 \times 10^8 \text{ m}^3$), qui va du Sénégal à la Mauritanie et qui se situe dans la période mai-octobre. Cette fenêtre couvre la période de ponte massive de la sardinelle montrée par plusieurs observations antérieures dans ces deux pays (Conand, 1977; Boëly et al., 1982; Fréon, 1988; Chavance et al., 1991; Wague and M'Bodj, 2002). Cette fenêtre de reproduction apparaît en mai-juin au Sud dans la zone sénégalaise juste après le maximum de biomasse planctonique en mars-avril et pendant la période où les taux de rétention sont forts ($> 40\%$) mais n'atteint pas celle de maximum de rétention en juillet-aout. Dans la zone Nord au large de la Mauritanie, la période d'habitat la plus favorable apparaît en juillet-aout au moment où les fortes concentrations de biomasse planctonique ($> 6 \text{ gC.m}^{-2}$) persistent et que les taux de rétention atteignent leur maximum annuel dans cette zone ($> 40\%$). Au nord la période favorable à la ponte se finit en raison d'une chute rapide des taux de rétention à partir de septembre, alors que la biomasse planctonique reste haute ($> 5 \text{ gC.m}^{-2}$). Au contraire, au sud la période favorable à la ponte semble limitée par la chute de la biomasse planctonique à partir de juin pour la limite sud puis sur tout le Sénégal en juillet ($< 3 \text{ gC.m}^{-2}$).

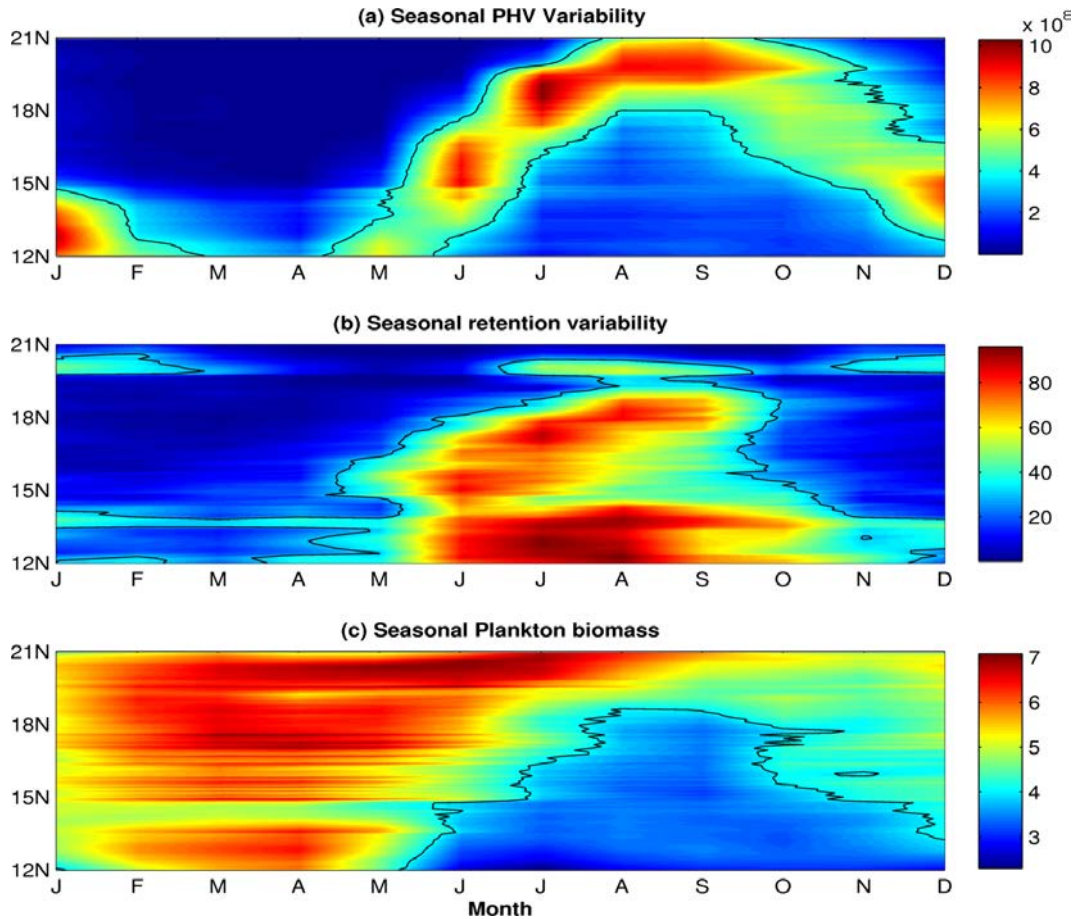


Figure 4.13 – Diagramme Latitude \times Temps du (a) volume d'habitat potentiel (m^3), de la (b) rétention (%) et de la biomasse totale de plancton ($g.C.m^{-2}$) moyennée dans la zone sénégalomauritanienne.

Dans la zone Sud on peut noter un décalage de 1 à 2 mois entre la période de ponte principale en mai-juin et la période de forte biomasse de plancton en mars-avril ($>5g.C.m^{-2}$, Fig. 4.13c). On peut suggérer que la sardinelle dans cette zone accumule des graisses de Février à Avril avant d'allouer son énergie à la reproduction juste au moment où la nourriture commence à manquer. Une telle stratégie de reproduction est par exemple différente de celle adoptée par l'autre espèce de sardinelle (*Sardinella maderensis*) qui est très présente au Sénégal et qui se reproduit au moment où la biomasse planctonique est importante (Diouf et al., 2010). Cependant ce comportement de reproduction est similaire à celle de la sardine (*Sardina pilchardus*) du Maroc, qui n'utilise pas directement l'énergie disponible durant la période de maximum de production planctonique pour la reproduction mais qui la stock sous forme de graisse et l'alloue à la reproduction à posteriori pour une ponte environ 3 mois plus tard (Zwolinski et al., 2001; Amenzoui et al., 2006; Machu et al., 2009). Ce schéma de reproduction est retrouvé chez *Sardinella aurita* au Venezuela, où Fréon et al. (1997) observent un délai d'environ 5 mois entre le maximum de production biologique et la période de reproduction. Toutefois, Fréon et al. (1997) soulignait, par contraste, que la sardinelle ronde du Sénégal ne présente pas d'indice d'un tel délai

entre le facteur de condition et l'indice gonado-somatique (Camarena-Luhers, 1986 et Le Loeuf et al., 1993 dans Fréon et al., 1997). La reproduction au Nord qui se passe durant la période de maximum de biomasse de plancton et de rétention est plus en accord avec la triade d'enrichissement, de concentration et de rétention de Bakun (1996), et donc devrait théoriquement aboutir à un meilleur recrutement.

4.4.2 Habitat de ponte et migration saisonnière de la sardinelle

Nous avons vu que la variabilité saisonnière de l'habitat de ponte décrit une oscillation Nord Sud le long du plateau sénégal-mauritanien. On sait que la migration de la sardinelle, comme pour la plupart des petits pélagiques, est régie par des besoins de nourriture et de reproduction suivant des conditions préférentielles de ponte.

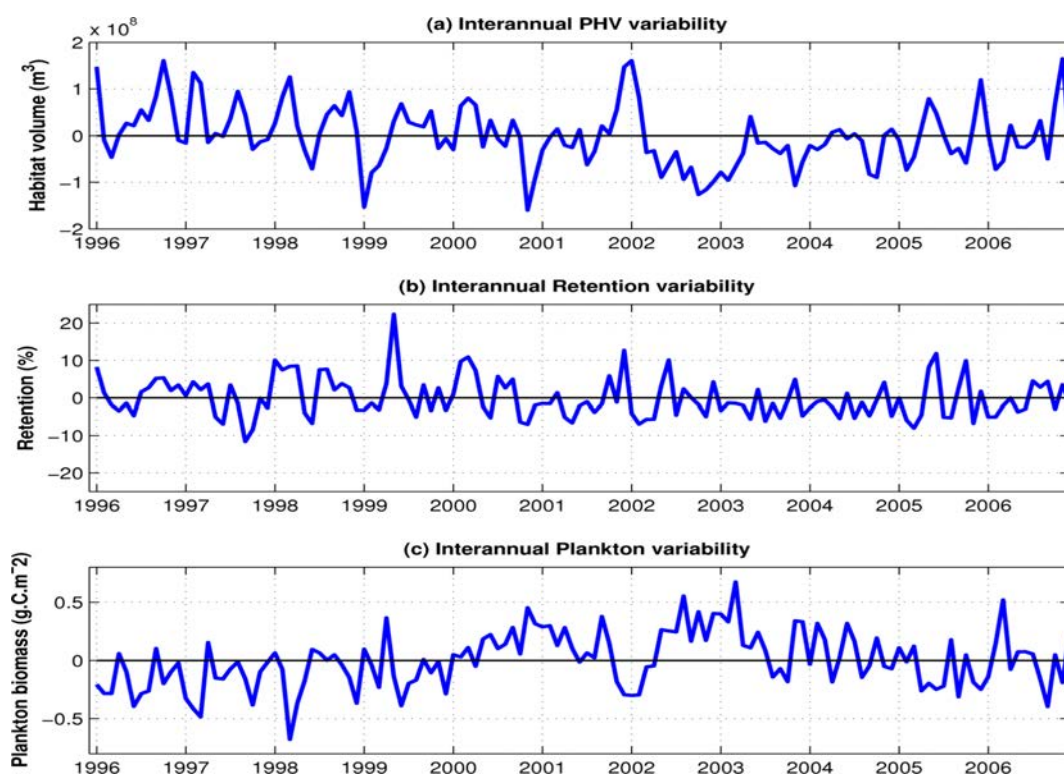


Figure 4.14 – Anomalies du (a) volume d'habitat de ponte (m^3), (b) de la rétention (%) et (c) de la biomasse totale de plancton ($g.C.m^{-2}$) moyennées dans la zone sénégal-mauritanienne. La ligne noire correspond à la délimitation de la valeur zéro.

Au début du renforcement des alizés, en novembre, dans le Nord du domaine, au niveau de la zone mauritanienne l'habitat de ponte devient défavorable, des valeurs minimales inférieures à un volume de $2 \times 10^8 m^3$ jusqu'en juillet de l'année suivant, associé à de relativement faibles ($< 30\%$) valeurs de rétention larvaire (Figure 4.13 a et b). Bien que les concentrations de biomasse planctonique soient très importantes toute l'année dans cette zone ($> 4 g.C.m^{-2}$, Figure 4.13 c), le mélange sous l'action du vent est très fort en cette période et les filaments d'upwelling transportent les eaux de la côte vers les zones

pauvres du large (Nykjaer and Van Camp, 1994; Barton, 1998; Demarcq and Faure, 2000; Bécognée et al., 2006). Ces conditions sont défavorables à la croissance de la sardinelle et par conséquent, la sélection naturelle sur les premiers stades de vie a dû façonner, au cours de l'évolution, la stratégie de ponte de sorte à éviter cette saison en raison de la faible rétention des œufs et larves (Mullon et al., 2002; Brochier et al., 2011).

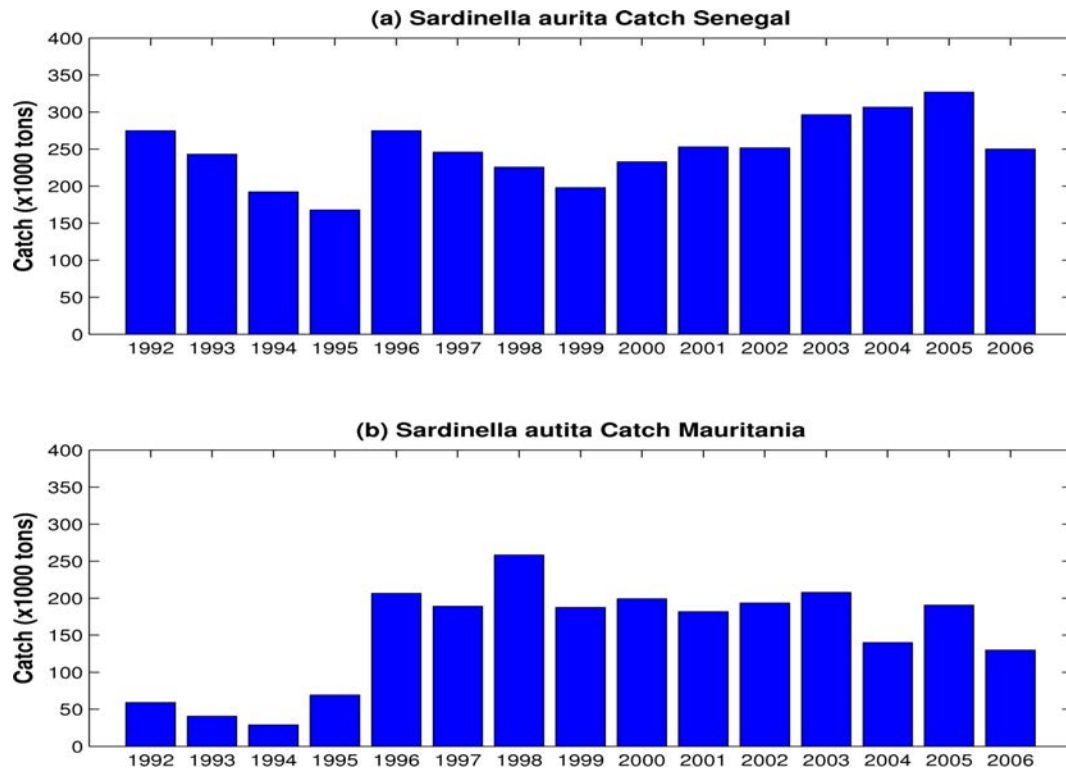


Figure 4.15 – Evolution des captures totales de sardinelle (a) au Sénégal et (b) en Mauritanie. Source Corten et al. (2012).

Plus au Sud au Sénégal, la présence des adultes reproducteurs est notée en cette période de l'année (Boëly et al., 1982) où une petite fenêtre d'habitat de ponte potentiel et de rétention favorable apparaît entre novembre et janvier dans cette zone (Figure 4.13a et b). Malgré une faible biomasse de plancton dans cette zone sud pendant plus de 5 mois d'affilé (de juillet à novembre), les observations signalent un pic de ponte à cette période (entre novembre et janvier), plus faible toutefois que le pic de mai-juin (Boely et al., 1982). Ceci correspondrait à la ponte de saison froide où on note la présence sporadique de quelques larves et qui provient essentiellement des individus adultes migrateurs (Conand, 1977). Nos résultats vont dans le sens de cette hypothèse puisque les individus migrateurs auraient pu accumuler de l'énergie dans les eaux septentrionales plus riche ($> 4g.C.m^{-2}$, Figure 4.13 c), avant d'être guidés vers le sud par un déplacement du maximum de volume d'habitat de ponte potentiel et finalement pondre au Sénégal où les conditions de rétention sont encore relativement favorables à ce moment ($> 30\%$; Figure 4.13 b).

A partir de juin-juillet les alizés baissent d'intensité, pour disparaître même dans la partie sud, et le volume d'habitat de ponte potentiel devient plus important au Nord. La reproduction n'est plus observée dans la zone Sud malgré le maximum de rétention, mais dans la zone Nord où les taux de rétention et les valeurs de biomasse restent forts (Fig. 4.13 b et c). Il apparaît ainsi clairement que, dans la zone sénégal-mauritanienne, la migration de la sardinelle du sud vers le nord en juin-juillet est très liée aux conditions de manque de nourriture alors que la migration vers du nord vers le sud est le résultat de conditions hydrologiques défavorables (très faibles habitat de ponte potentiel). Cela est en accord avec les savoirs locaux des pêcheurs de la localité de Kayar (A. Mbaye, CRODT, com. pers.), qui décrivent des indices de condition des sardinelles très contrastés entre la phase de migration vers le Nord en fin de saison d'upwelling (mai-juin, mauvaise condition des poissons chassés par le manque de nourriture) et la phase de migration vers le Sud au moment de la reprise de l'upwelling (novembre, bonne condition des poissons qui migrent à la recherche d'une zone de ponte favorable.

4.4.3 Impact des conditions environnementales sur la variabilité interannuelle du stock de sardinelle

L'évolution du stock de sardinelle estimée par les campagnes acoustiques du Nansen entre 1996 et 2006 montre que la période 1996-1999 est marquée par des abondances d'adultes et particulièrement de jeunes individus (5 à 22cm) bien supérieures à celles des années après 2000 (Figure 4.2). A cette abondance est associée une biomasse d'au moins 50 % plus importante pendant ces années 1996-1999. Les variabilités interannuelles de la rétention, de la biomasse de plancton et de l'habitat de ponte potentiel sont évaluées ici pour comprendre leur possible rôle sur l'évolution du stock de sardinelle. Dans la zone sénégal-mauritanienne l'habitat de ponte potentiel a augmenté entre 1996 et 2000 comme le montre les anomalies positives du volume d'habitat (Figure 4.14). Au niveau de la zone Nord-Ouest africaine, le climat océanographique de la région a subi un changement de régime à partir de 1995 menant à un réchauffement des eaux de l'océan durant la période 1995-2006 (Zeeberg et al., 2008). Durant cette période, les anomalies d'habitat suivent des phases successives positives (Figure 4.14a) pour des épisodes répétés de réchauffement pour la période 1996-1998 (Figure 4.7) et une phase de diminution de l'habitat (Figure 4.14a) pour une série répétée d'années de refroidissement durant 2002-2004 (Figures 4.7). La rétention suit l'évolution de l'habitat avec une succession d'anomalies positives durant les phases successives de réchauffement et une tendance à la diminution durant les années de refroidissement. La biomasse de plancton, quant à elle, est plus importante durant la période 2002-2004 que durant la période de réchauffement de 1996-1999 (Figure 4.14). Chez les petits pélagiques, l'augmentation du stock de poisson peut résulter d'événements antérieurs issus de la succession de pontes favorables au sein de la population (Le Fur et Simon, 2009). Une succession d'habitat de ponte dans des conditions de rétention

favorables semble donc augmenter le recrutement des jeunes et ainsi le résultat des fortes valeurs de biomasses de sardinelle enregistrées entre 1996 et 1999. Une situation analogue semble être observée dans l'Ouest de la Méditerranée durant la période 1983-2004 où une augmentation graduelle de l'abondance de la sardinelle est associée à une augmentation de la température de l'eau de l'océan (variable clé dans notre définition de l'habitat de ponte) (Sabatès et al., 2006). La présence de ces adultes reproducteurs est perceptibles dans les captures de pêches enregistrées dans la zone sénégal-mauritanienne. Au Sénégal, les captures de sardinelle ont dépassé les 200.000 tonnes et en Mauritanie les 150.000 tonnes pour la période 1996-1998 alors que pendant la période antérieure (jusqu'en 1995) moins de 100.000 tonnes étaient capturées (Figure 4.15, Corten et al., 2012). Une stratégie de ponte basée sur la sélection de l'habitat favorable de ponte dans des zones de rétention expliquerait pourquoi un nombre important de jeunes est présents en 1998 et 1999. Ainsi le maximum de biomasse de sardinelle en 1999 pourrait résulter de la succession de bonnes pontes dans des conditions d'habitat et de rétention favorables de 1996 à 1998. Par contre la chute de la biomasse de poisson dans les années 2000 (Figure 4.3) pourrait être le fait que les adultes reproducteurs sont absents de la zone sénégal-mauritanienne (baisse dans les captures de pêche) du fait de la réduction des conditions défavorables à la ponte (réduction de l'habitat) et à la survie des larves (baisse de la rétention).

Cette hypothèse de l'absence des adultes du fait de la réduction de leur habitat de ponte (affectant leur présence) durant la période 2000-2006 semble être vérifiée en Mauritanie. En effet, dans les années 2000, une chute des données de captures de sardinelle (Figure 4.15) est notée au niveau de ce pays où la flottille industrielle qui exploitent les adultes de sardinelle, s'était tournée vers la pêche des autres espèces, notamment la sardine et le chinchard, espèces habituellement pêchées dans les eaux plus froides du Maroc (Zeeberg et al., 2008). Ainsi la contribution de la sardinelle au total des captures après 1999 a chuté en terme de pourcentage de 90 % à un minimum de 40 % en 2004 (Zeeberg et al., 2008).

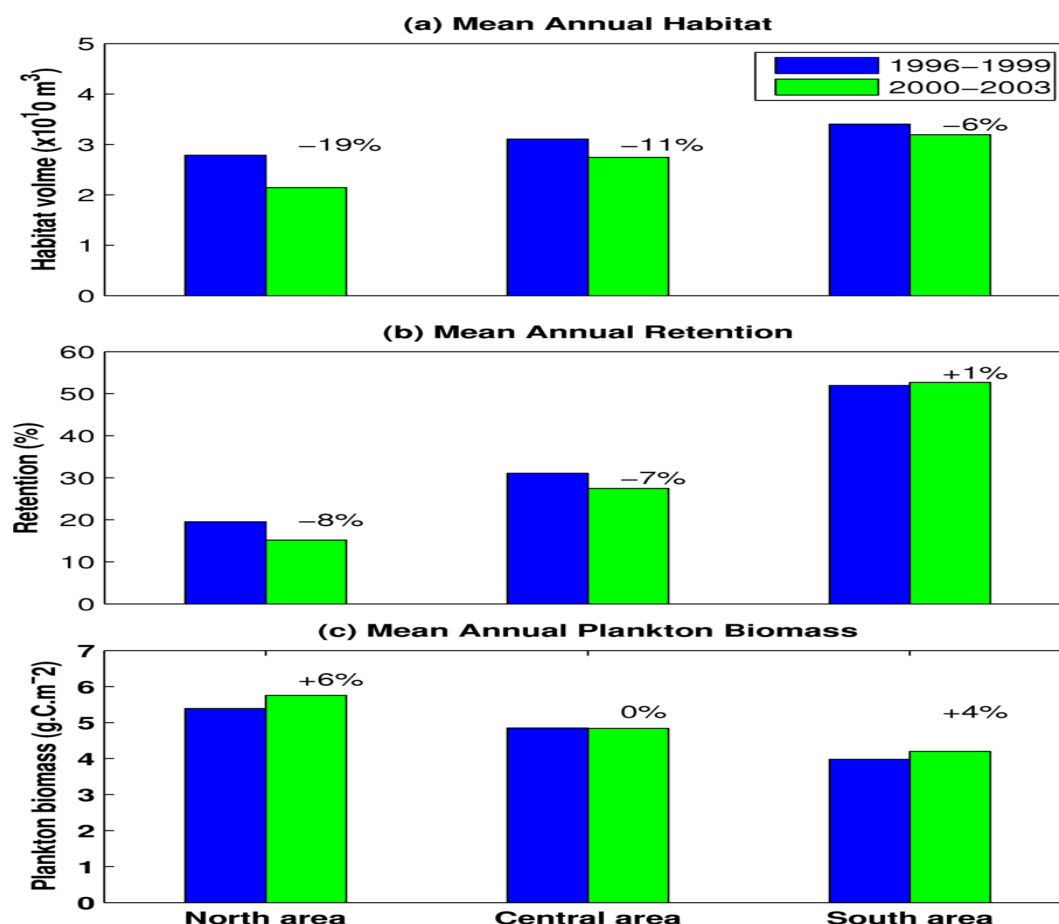


Figure 4.16 – Les bars indiquent les moyennes annuelles du volume d'habitat de ponte (a) de la rétention (b) et de la biomasse totale de plancton (c) pour les années 1996-1999 (bleu) et 2001-2004 (verte). Les latitudes des zones sont respectivement 18°N - 21°N pour la zone Nord, 15°N - 18°N pour la zone Centre et 12°N - 15°N pour la zone Sud.

Au niveau du Sénégal par contre l'augmentation des captures de sardinelle enregistrées durant la période 2000-2006 (Figure 4.15) vient mettre en mal l'hypothèse d'une absence des adultes consécutive à la réduction de leur habitat. En effet les valeurs de captures pour ce pays ont atteint même 300.000 tonnes en 2004 (minimum de capture en Mauritanie, Figure 4.15b) et près de 310.000 tonnes en 2005 (Figure 4.15) dépassant même celles de la période 1996-1999 où l'habitat de ponte était fort. Ainsi la variabilité de l'habitat de ponte n'affecterait pas de la même façon la partie Nord ainsi que la partie Sud du système sénégal-mauritanien. Pour comprendre plus en détail nous avons effectué des moyennes en zones de l'habitat de ponte potentiel, de la rétention et de la biomasse de plancton pour les 3 zones où la variabilité de l'habitat a été décelée plus haut (section 4.3). La figure 4.16 montre que la zone centre et la zone Nord (qui couvre l'ensemble du plateau continental mauritanien et une partie du Sénégal) sont plus affectées par la baisse de l'habitat de ponte que la zone Sud qui est localisée au Sud du Sénégal. En effet l'habitat de ponte a baissé de 11 % dans la zone Centre et de presque 20 % dans le Nord de la zone alors que cette baisse n'est que de 6 % pour les eaux sénégalaises (Figure 4.16b).

Cette situation crée des conditions défavorables pour la reproduction de la sardinelle en Mauritanie où le taux de rétention diminue de plus de 7%. Pendant ce temps la rétention est restée stable au Sénégal. Comme attendu la biomasse de plancton a augmenté sur l'ensemble de la zone mais varie faiblement entre 4 et 6 %. Il est donc très probable que la forte baisse de l'habitat de ponte associée à la baisse de la rétention dans la zone Nord est causée une baisse des captures de sardinelle en Mauritanie. Par contre le Sénégal où la baisse de l'habitat a été très faible (6 %) durant les années 2000 et où les conditions de rétention sont resté assez proches de celles des années 1996-1999 (+1 %), a vu les adultes de sardinelles se concentrer dans cette zone où l'habitat de ponte et la survie des larves sont restés favorables, ce qui s'est traduit par des valeurs de captures importantes pour 2000-2006. Néanmoins même si l'habitat de ponte est resté favorable au Sénégal, le fait qu'il est baissé durant les années 2000 devrait induire au moins une petite baisse des captures par rapport aux années 1996-1999 (années d'habitat fort) si on juge que cette baisse (même minime) peut avoir un effet sur la distribution des adultes en affectant leur habitat de ponte et donc leur présence.

Un autre fait important mérite donc d'être pris en considération. En fait les débarquements de sardinelle au Sénégal traditionnellement importants dans les villages de pêche situés au Sud du Cap-Vert, sont devenus, à partir de 2001 plus importants au Nord de ce cap dans la zone de St-Louis (Thiao, 2012). En effet un accord de pêche existe entre le Sénégal et la Mauritanie depuis les années 2000 et une grande partie des importants débarquements recensés dans le Nord du Sénégal à St-Louis (jusqu'à 60.000 tonnes en 2005) sont supposés venir de la pêcherie en Mauritanie (Corten et al., 2012). Ainsi bien que les conditions environnementales aient pu impacter négativement la présence des adultes reproducteurs au Sénégal en réduisant leur habitat de ponte, c'est un apport de pêche extérieur qui expliquerait la présence d'adultes reproducteurs signalée au niveau des captures. A défaut d'une baisse des captures due à la réduction des conditions de reproduction (baisse de l'habitat et de la rétention) au cours des années 2000-2006, on devrait s'attendre au moins à des quantités de captures stable au Sénégal s'il n'y a avait pas l'existence d'un tel apport de poisson de la Mauritanie.

4.5 Conclusion

Ce travail avait pour but d'explorer le rôle potentiel de la rétention, de la disponibilité en nourriture et de l'habitat de ponte sur la stratégie de reproduction de la sardinelle ronde et sur la variabilité des stocks de sardinelle dans la zone sénégal-mauritanienne. La sardinelle qui est l'espèce dominante dans la zone est un bon cas d'étude de la relation environnement-ressource dans un écosystème où la variabilité de l'upwelling gouverne la reproduction des poissons.

En premier lieu nous avons évalué la capacité de notre simulation à représenter les variables

environnementales clés pour décrire l'environnement biotique et abiotique de notre espèce cible. Les résultats comparés aux observations permettent de dire que le modèle permet une bonne représentation interannuelle des conditions hydrologiques et de la biomasse planctonique. Notre étude suggère que la sardinelle adopte un schéma de reproduction différent selon qu'on soit au Sud où au Nord de la zone sénégal-mauritanienne. En effet au Sud du domaine, sur le plateau sénégalais, la période de reproduction la plus favorable n'a pas lieu durant la phase importante de production planctonique mais dans une fenêtre optimale où l'habitat de ponte et la rétention sont importants. Au contraire dans la zone Nord au large de la Mauritanie la reproduction se fait durant la période maximum de production planctonique et où la rétention présente son maximum annuel dans cette zone. La reproduction dans cette dernière zone qui combine les conditions favorables d'habitat, de nourriture et de rétention devrait contribuer plus au recrutement.

La variabilité du stock de sardinelle estimée par les campagnes acoustiques sur les années 1996-2006 indique des biomasses bien supérieures pendant les premières années de cette période. Nous avons montré que la période d'augmentation de la biomasse de sardinelle observée de 1996 à 1999 était liée à des anomalies positives de l'habitat de ponte et de la rétention susceptibles d'avoir favorisé une succession de bonnes pontes et de conditions de survie (rétention) pendant lesquelles les juvéniles de poisson peuvent se développer. Par opposition, la chute de cette biomasse intervenue durant les années 2000 est consécutive à une nette baisse de l'habitat de ponte et de la rétention dans le Nord de la Mauritanie, indiquant des conditions défavorables à la reproduction et affectant potentiellement négativement la présence des adultes reproducteurs et par conséquent le rendement de la pêche. La ponte au Sénégal aurait été moins affectée par les conditions environnementales, l'habitat et la rétention y ayant baissé faiblement. Cela explique pourquoi une présence des adultes a été constatée dans cette zone et pourquoi les captures ont augmenté, même si une partie importante (difficile à estimer) de ces dernières pourraient venir de la zone Nord (Mauritanie).

Nous pouvons donc conclure de ce chapitre que la variabilité interannuelle du stock de sardinelle dans la zone sénégal-mauritanienne est partiellement contrôlée par la combinaison de deux facteurs principaux : l'habitat de ponte et la rétention.

Chapitre 5

Conclusion Générale et Perspective

Sommaire

2.1	Introduction	33
2.2	Modèle hydrodynamique ROMS	35
2.2.1	Le modèle	35
2.2.2	ROMS dans la zone Nord-Ouest Africaine	40
2.2.3	Configuration ROMS SM1 et SM2	40
2.3	Le modèle couplé physique-biogéochimique ROMS-PISCES .	43
2.4	Modèle individu centré ICHTHOP	45

5.1 Conclusion Générale

Ce travail de thèse s'est intéressé aux mécanismes de reproduction de la sardinelle (*Sardinella*) de l'upwelling Nord-africain situé au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie. La sardinelle est une espèce qui occupe un rôle important dans cette région, à la fois dans le fonctionnement de cet écosystème, et pour les pêcheries de ces deux pays. Dans le but de mieux comprendre la variabilité des stocks, et de développer des outils permettant d'améliorer une meilleure gestion de cette ressource, nous avons contribué au développement d'une approche de modélisation permettant d'étudier les conditions optimales de survie pour les premiers stades de vies de la sardinelle.

L'ensemble de notre analyse repose sur des simulations issues de configurations régionales des modèles hydrodynamiques ROMS et biogéochimique PISCES. Nous avons porté une attention particulière à la validation de ces solutions dans la bande côtière qui constitue l'environnement des premiers stades de vie des sardinelles. Deux configurations climatiques du modèle ROMS ont été utilisées : une configuration appelée « SM1 » développée au cours de cette thèse et une autre nommée « SM2 » développée par Mason et al. (2011),

qui a été utilisée pour donner plus de robustesse à nos premiers résultats. Les deux simulations représentent bien les champs de températures de surface de la mer (SST) et les anomalies du niveau de la mer (SSH) issues des données d'observation satellite Pathfinder et AVISO. Enfin, pour l'analyse des séries temporelles nous nous sommes basés sur une configuration couplée ROMS-PISCES développée par Auger et al. (2015) couvrant la période 1980-2009. La variabilité interannuelle de cette simulation est en accord avec les observations satellites de SST (AVHRR) et de concentration de surface en chlorophylle a (SEAWIFS).

Nous avons dans un premier temps utilisé un modèle individu centré (ICHTHYOP) afin d'étudier la variabilité spatio-temporelle (saisonnière) de la rétention des œufs et larves de sardinelle sur le plateau continental le long des côtes du Sénégal et de la Mauritanie. Ce type d'approche a largement été utilisé pour étudier la dynamique des petits poissons pélagiques dans d'autres régions d'upwelling du monde (e.g Lett et al., 2007 ; revue dans Brochier et al., 2010) mais c'est la première fois, à notre connaissance, qu'une telle approche est utilisée pour la sardinelle et dans la zone sénégal-mauritanienne. Les simulations SM1 et SM2 ont été couplées au modèle ICHTHYOP pour l'étude de la rétention larvaire suivant différents comportements de la larve de sardinelle.

Dans un deuxième temps nous avons exploré dans quelle mesure la variabilité de l'habitat potentiel de ponte, de la rétention larvaire et de la biomasse planctonique qui représente les proies de ces larves peuvent expliquer la variabilité du stock représenté dans les observations de l'évolution des biomasses de sardinelle. L'habitat de ponte a été défini à partir des champs de température et de salinité issus d'une simulation couplée ROMS-PISCES développée par Auger et al. (2015).

Résultats majeurs

Dans la première partie de la thèse nous avons montré que, en moyenne, la rétention larvaire était particulièrement forte (entre ~ 40 et 70 %) au Sud du Cap-Vert (12°N - 14.75°N , région que nous nommons zone sud) et au nord de la Mauritanie au niveau du Banc d'Arguin (19.5° - 21°N ; nommé zone nord par la suite). Entre les deux, dans la zone Centrale (14.75°N - 19.5°N), nous trouvons les taux de rétention moyens les plus faibles (~ 20 %) de la région sénégal-mauritanienne. Le maximum de la rétention pour l'ensemble de la région intervient en bordure côtière dans la zone sud. Ces zones nord et sud sont des régions où le plateau continental est large. Les observations de distribution des œufs et larves réalisées dans les années 70 les ont identifiées comme étant les deux zones de ponte de la sardinelle. Nous avons montré en considérant différents schéma de DVM, que la variabilité saisonnière de la rétention à l'intérieur de ces différentes zones pouvait correspondre aux périodes de ponte observées. En particulier la zone Nord montre deux périodes de rétention pendant lesquelles il a été observé que la sardinelle se reproduit :

l'une en juillet-août et l'autre en novembre-décembre. Le pic de rétention dans la zone Centre se situe en juin-juillet, période au cours de laquelle la ponte a aussi été observée. Par contre, la période de forte rétention entre juin et août dans la zone Sud ne correspond pas à une période de ponte observée pour la sardinelle. Dans cette région Sud la ponte s'observerait durant la période où la disponibilité de la nourriture est importante en Avril-Mai, les conditions de rétention qui sont favorables toute l'année n'étant pas un handicap à la reproduction, contrairement aux deux autres zones où la rétention subit une très forte variabilité et où la sardinelle privilégierait les pics de rétention pour se reproduire. Il a été aussi montré que cette saisonnalité dans la rétention était très dépendante de la nature des courants rencontrés. Un courant de surface très fort en hiver où l'upwelling est actif diminue la rétention de façon importante dans les zones Nord et Centre (on obtient jusqu'à moins de 1 % de rétention en avril au Nord). Cette période où les eaux se refroidissent est associée à de fortes mortalités larvaires qui expliquent partiellement le fait que la reproduction n'apparaît pas dans ces régions à ce moment de l'année. Cette première partie de la thèse nous a aussi permis d'analyser la connectivité larvaire entre les différentes sous zones de rétention de la région sénégal-mauritanienne. La connectivité larvaire est importante dans la direction Nord-Sud du domaine alors que la connectivité dirigée vers le Nord est faible. Il ressort de cette analyse que la zone Centre représente une zone potentielle de nourricerie dans la mesure où en hiver, un fort apport du Nord vers cette zone centrale permettrait aux larves d'évoluer dans l'environnement le plus favorable en termes de disponibilité en nourriture par rapport aux zones nord et sud. Ce résultat est d'autant plus plausible que les campagnes de prospection larvaire ont décelées des larves de plus grandes tailles dans cette zone centre que dans le reste de la région à cette période de l'année (Conand et Fagetti, 1971).

Dans la seconde partie de la thèse nous avons présenté les résultats obtenus en analysant la variabilité saisonnière et interannuelle de l'habitat potentiel de ponte de la sardinelle. Cette variabilité de l'habitat de ponte est également associée à celle de la rétention larvaire et de la biomasse planctonique qui donne une indication sur les conditions favorables à la survie des larves après la ponte. L'analyse de la variabilité saisonnière de l'habitat de ponte permet d'identifier une fenêtre spatio-temporelle de ponte allant du Sud au Sénégal jusqu'au Nord en Mauritanie et couvrant la période ponte principale de mai à septembre, observée par plusieurs auteurs dans la région. Cette période d'habitat de ponte la plus favorable ne varie pas de la même façon avec la rétention et la biomasse de plancton selon qu'on soit au Sud ou au Nord de la zone. Ainsi dans la zone Sud sur le plateau sénégalais la période d'habitat de ponte la plus favorable se situe en mai-juin alors que les valeurs de biomasse de plancton et de rétention les plus fortes sont trouvées en mars-avril et juillet-août respectivement. Il existe ainsi un écart de 1 à 2 mois entre le maximum de production de plancton et le maximum de ponte qui a lieu dans des eaux où la rétention est importante. La sardinelle semble ainsi adopter une stratégie de reproduc-

tion similaire à la sardine (*Sardina pilchardus*) du Maroc, qui vise à ne pas se reproduire durant la phase où la disponibilité en nourriture est importante mais à emmagasiner de l'énergie à partir de cette nourriture pour l'allouer à la reproduction quelques mois plus tard lorsque la maturation des gamètes est complète. Une telle stratégie de reproduction est aussi notée chez *Sardinella* le long des côtes du Venezuela. Par contre ce schéma de reproduction serait contraire à celui développée par l'autre espèce de sardinelle (*Sardinella maderensis*) très présente au Sénégal dont des études cette zone montrent qu'elle se reproduit durant la phase de maximum de nourriture (Diouf et al., 2010). Au niveau de la zone Nord la période d'habitat la plus favorable se trouve dans la période de maximum de biomasse de plancton et où les valeurs de rétention en moyenne annuelle sont les plus importantes en juillet-août. Dans cette zone la ponte serait la combinaison de 3 facteurs : un bon habitat de ponte, une importante disponibilité en nourriture et des conditions de rétentions fortes. La reproduction dans cette zone est donc en phase avec la théorie d'enrichissement, de concentration et de rétention de Bakun (1996) et en ce sens semble contribuer plus au recrutement de la sardinelle que la ponte dans la zone Sud.

Nous avons aussi montré que les variations spatio-temporelles de l'habitat, de la rétention et de la biomasse de plancton pouvaient expliquer la migration saisonnière des adultes reproducteurs de sardinelle entre le Sénégal et la Mauritanie. Ainsi, ce comportement migratoire permet à la sardinelle de synchroniser disponibilité en nourriture et rétention des larves à l'intérieur de leur habitat de ponte et serait une alternative à la stratégie de reproduction différée évoquée plus haut. Il apparaît ainsi clairement que, dans la zone sénégal-mauritanienne, la migration de la sardinelle du sud vers le nord en juin-juillet est très liée aux conditions de manque de nourriture alors que la migration vers du nord vers le sud est le résultat de conditions hydrologiques défavorables (très faibles habitat de ponte potentiel). En particulier la migration vers le Nord depuis les côtes du Sénégal vers la Mauritanie en juin-juillet est le résultat des conditions de manque de nourriture même si la rétention est maximale alors que la migration du Nord vers le Sud en novembre-décembre est plutôt guidée par des conditions de pontes défavorables c'est-à-dire un habitat de ponte très réduit et des taux de rétention très faibles. L'analyse croisée de la variation interannuelle de l'habitat de ponte et de la rétention nous a offert une grille de lecture permettant de comprendre les grandes tendances des fluctuations du stock de sardinelle issue des estimations acoustiques du Nansen. Nous avons montré que l'habitat de ponte durant la période 1996-2000, où les plus fortes valeurs de biomasse de poisson ont été observées, était supérieur à celui des années de la période 2001-2006 où la biomasse a chuté. Ces valeurs importantes de l'habitat de ponte associée à des valeurs fortes de la rétention ont permis des conditions favorables de reproduction et ainsi une ponte successive au cours de ces années qui a pu augmenter le recrutement des juvéniles (comme montré en 1998 et 1999) et par conséquent la biomasse des poissons (notamment le pic de 1999). Les captures, qui renseignent sur la présence des adultes reproducteurs, ont

d'ailleurs augmenté durant cette période 1996-2000 et nous conforte dans nos résultats. La baisse de la biomasse de poisson pendant la période 2001-2006 serait plus sensible dans la zone Nord de la Mauritanie qu'au Sénégal due à une réduction plus forte de l'habitat de ponte associée à une plus forte baisse de la rétention indépendamment de la biomasse de plancton qui a augmenté.

En effet, la majeure partie des fluctuations interannuelles du stock de sardinelle semble pouvoir s'expliquer par ces variations environnementales. Cela peut sembler surprenant alors que les sardinelles sont diagnostiquées en état de surexploitation depuis 5 années (FAO/COPACE, 2011). Sans remettre en cause le diagnostic de surexploitation de la FAO, notre étude suggère l'existence de mécanismes compensatoires au niveau de la dynamique de population des sardinelles comme la suppression des prédateurs de la sardinelle par la pêche en même temps que sa surexploitation, directement et/ou par compétition (Pauly et al., 2007). L'effet de la surexploitation des sardinelles serait donc plus à chercher chez ses prédateurs (en particuliers poissons meso pélagiques, oiseaux) qui sont en compétition avec les pêcheries.

5.2 Limites et perspectives de l'étude

5.2.1 Modèles hydrodynamiques

La première limite de l'étude menée pendant cette thèse réside dans le réalisme des solutions hydrodynamiques utilisées dans les chapitres 3 et 4. Certes une validation des patterns généraux de la circulation et de saisonnalité de l'upwelling a été réalisé en confrontant les résultats des modèles aux observations satellites, mais il reste que la résolution des différentes configurations utilisées ici ($\sim 7-8\text{km}$) n'est pas pleinement adaptée en zone côtière où interviennent les processus méso et surtout sous-mésoéchelles. De ce fait, l'estimation de la contribution des tourbillons à la rétention côtière pourrait être sous-évaluée. Malgré l'utilisation de la méthode des coordonnées « sigma », qui permettent d'affiner la résolution verticale dans les faibles profondeurs, le lissage du trait de côte lié à la résolution risque d'éliminer certaines microstructures de rétention liée à des irrégularités du trait de côte (petites baies, caps, îles,...). Un tel scénario a été montré dans la simulation de SM1 au $1/12^\circ$ où le minimum de profondeur est fixé à 50 m et ainsi omet une bonne partie du plateau entre la côte et l'isobathe 50 m qui peut être importante dans une zone de plateau large comme le Sud du Sénégal. En utilisant deux simulations différentes (SM1 et SM2) nous avons montré dans le chapitre 3 que la distribution spatiale et la saisonnalité de la rétention larvaire étaient qualitativement similaires mais quantitativement différentes (la rétention avec SM2 était en moyenne plus importante que dans SM1). L'utilisation de grille à résolution plus fines près des côtes (zoom à $\sim 2\text{ km}$ dans la thèse de Siny Ndoeye, en préparation) pourrait être un bon moyen de prendre en compte l'impact de cette activité

mésoéchelle sur la rétention côtière et aussi sur l'habitat de ponte.

A côté de la résolution de la grille, la résolution du produit de forçage est tout aussi importante. Comme nous l'avons vu au chapitre 3, la rétention sur le plateau pouvait être modifiée du un produit à plus haute résolution lors du forçage du modèle ROMS. On sait que la structure spatiale du vent à la côte a un effet important sur la détermination de la circulation côtière, de la température de surface et aussi des processus biogéochimiques dans les zones côtières (Capet et al., 2004). Dès un produit de forçage du vent à haute résolution est nécessaire si on veut correctement représenter les structures mésoéchelles impactant sur la rétention ou sur l'habitat de ponte. Dans la simulation ROMS-PISCES utilisée pour le calcul de l'habitat de ponte, la résolution spatiale du modèle atmosphérique CFSR utilisé pour forcer cette simulation interannuelle n'est que de 0.3° (~ 30 km), ce qui est faible par rapport aux besoins pour l'étude des zones côtières. L'utilisation du modèle atmosphérique WRF à 20 km de résolution qui a permis de simuler des vents côtiers réalistes (Sow, 2014) apportera peut-être des solutions à cette problématique du forçage par le vent dans les prochaines années.

Nous avons aussi vu au chapitre 3 qu'un transport larvaire vers le Sud principalement en hiver et au printemps pouvait induire des patterns de connectivité entre les différentes sous-zones de ponte mais aussi entre la zone Sud au Sénégal et vers la zone Guinéenne voire la zone de l'upwelling ivoiro-ghanéenne qui est connue pour abriter une zone de ponte de la sardinelle (Marchal, 1993). Cependant notre domaine du modèle ne couvre pas l'ensemble de la région Ouest africaine où la présence de la sardinelle est détectée ; une extension de cette zone doit pouvoir être réalisé pour étudier la dynamique des populations de sardinelle sur l'ensemble de leur aire de répartition

5.2.2 Modèle individu centré

Cette thèse a permis de faire plusieurs tests sur le comportement larvaire de la sardinelle comme la migration verticale diurne (DVM) qui s'effectue à une position fixe pour la larve : en surface la nuit et à une profondeur donnée le jour. Ce modèle de comportement migratoire est très simplifié et ne prend pas en compte la taille ni l'âge des larves, bien qu'un certain nombre d'observations d'autres espèces suggèrent que les grandes larves migrent plus en profondeur que les larves de petites tailles (e.g. Ospina-Alvarez et al., 2012). En l'absence d'une description précise du comportement de migration verticale des larves de *S. aurita* en Afrique de l'ouest dans la littérature, le modèle simplifié que nous avons utilisé a permis de tester la sensibilité de la rétention aux différentes profondeurs de migration, avec les expériences hydrodynamiques utilisées. Ces tests ont montré que la profondeur de migration verticale pouvait influencer sur l'amplitude de la rétention mais sans en changer la saisonnalité ni la variabilité spatiale. Cependant, à plus fine échelle et en présence de processus fin comme les ondes internes, de nombreux travaux ont montré l'existence de mécanismes de transport des larves différés selon leur capacité de nage et

comportement migratoire (Pineda et al., 2007). Ainsi, quand une simulation hydrodynamique reproduisant ces processus fin aura été mise au point et sera disponible il serait intéressant d'introduire un sous-modèle de migration verticale basé sur l'âge ou la taille de la larve afin d'étudier l'impact de ces processus sur la rétention des larves. Aussi nous n'avons pas étudié l'effet de la flottabilité des œufs dont l'importance sur les schéma de dispersion larvaire a été étudié chez d'autres espèces de petits pélagiques (Brochier et al., 2008). Des informations sur la flottabilité des œufs de sardinelle n'ont pas été obtenus et pour prendre en compte cette variable dans notre modèle il nous faut effectuer des mesures de densités des œufs (Coombs et al., 2006). Dans notre approche, la mortalité des larves ne pouvait être due qu'à la rencontre d'une température létale ou bien à leur transport vers le large. Il est suggéré de prendre en compte la distribution de phytoplancton et de zooplancton pour définir de façon dynamique les zones de nourriceries, qui peuvent ainsi continuer d'exister au sein de structures mésoéchelles qui concentrent les proies des larves même au-delà du plateau continental, comme cela a été fait pour d'autres espèces de petits pélagiques dans les zones d'upwelling (Brochier et al., 2013; Koné et al., 2013).

La mortalité est aussi affectée par la croissance, qui module l'âge de développement des capacités natatoires, tout en réduisant rapidement la mortalité de prédation (non prise en compte ici). La croissance dépend principalement de la disponibilité de la nourriture et de la température (Metaxas and Saunders, 2009). Il serait donc intéressant de modéliser explicitement la croissance de la larve en utilisant un modèle bioénergétique tel que le DEB (Dynamic Energy Budget ; Kooijman, 2000). Ce type de modèle bioénergétique a permis par exemple de tester l'influence de la variabilité de l'environnement sur la saisonnalité de la ponte et de la croissance de l'anchois (Pecquerie et al., 2009; Pethybridge et al., 2013).

Une autre limite de notre approche est que nous ne prenons pas en compte l'effet de l'alimentation des adultes sur la fécondité des femelles, facteurs qui peuvent aussi affecter la saisonnalité de la ponte, la qualité des œufs, et donc les taux de survie des œufs et larves (e.g. Scott et al., 2006). Prendre en compte cette source de variabilité du recrutement nécessite de modéliser de façon explicite les adultes, des travaux que nous sommes en train de développer (Brochier et al., en préparation).

5.2.3 Habitat de ponte

La limite principale de cette étude sur les habitats de sardinelle réside dans la définition même de l'habitat potentiel de ponte considéré ici, qui est une fonction uniquement des conditions de température et de salinité. Nous savons qu'au sens large, l'habitat de ponte potentiel est l'ensemble des zones où les conditions biotiques et abiotiques sont favorables à la ponte, y compris donc les conditions de nourriture (phytoplancton et zooplancton), d'oxygène, de profondeur de la couche mélangée, voire même la stratification de la colonne d'eau (Planque et al., 2007). De telles variables sont présentes dans notre modèle physique-biogéochimique et leur impact sur l'habitat pourra être testé et ainsi

fournir une méthodologie plus robuste du calcul de l'habitat de ponte potentiel. . Il serait particulièrement intéressant de voir par exemple l'impact de l'oxygène sur l'habitat de ponte. Comme les œufs et larves de sardinelle sont pélagiques, le fait de se situer près de la surface favorise l'accès à l'oxygène ce qui augmente les chances de survie. En effet, le besoin en oxygène augmente avec le développement des œufs (Hempel, 1979), ainsi une baisse en oxygène entraîne un retard dans le développement de l'embryon et par retour sur celui du développement de la larve. Cependant l'intégration de ces variables, dont les observations dans la région sénégal-mauritanienne sont assez rares, dans le calcul de l'habitat de ponte nécessitera la collecte de données sur une large gamme de conditions environnementales, y compris les zones et les saisons où la ponte ne se produit pas.

5.2.4 Habitat de présence des adultes

En définissant un habitat potentiel de ponte, nous avons fait l'hypothèse que les adultes sont présents partout, et nous ne prenons pas en compte ainsi l'habitat de présence des adultes. Bien évidemment en l'absence d'adultes matures, il ne peut y avoir de reproduction. En plus les informations sur le nouveau schéma migratoire de la sardinelle dans la zone Nord-Ouest africaine (Corten et al., 2012) suggère que le retour des adultes (à partir du mois de Novembre), depuis le Maroc jusqu'au Sénégal en passant par la Mauritanie se fait, pas au large comme longtemps pensées par les études antérieures, mais très près de la côte où les poissons sont présents en fortes concentrations. On peut donc penser que près des côtes, il existerait une relation spatiale entre l'habitat de présence des adultes migrants et l'habitat de ponte lors de cette période de migration. On pourra ainsi vérifier si l'hypothèse selon laquelle les dynamiques spatiales et temporelles des adultes sont susceptibles de modifier fortement l'indice d'habitat potentiel, notamment par des phénomènes d'agrégation de ponte (plus de poissons susceptible de pondre plus dans l'habitat) (Hernández, 2012). Néanmoins même si les données de biomasse de sardinelle fournies par le Dr Fridtjof Nansen ont été accompagnées par des données d'estimation spectre de taille, il serait difficile de vérifier cette relation entre l'habitat de présence des adultes et l'habitat de ponte du fait que ces campagnes se passent généralement loin des côtes. Par exemple les zones côtières non couvertes par les campagnes du Nansen dans la zone sénégal-mauritanienne représentent une superficie de 50 % du plateau en Mauritanie et de 27 % du plateau continental sénégalais (Taleb, 2005). L'étude de l'existence d'une telle relation ne peut se faire que par des campagnes de mesures avec une bonne occupation de la zone côtière et en évaluant de façon simultanée les observations et de distributions de larves accompagnées également des mesures des paramètres hydrologiques rencontrés.

5.2.5 Perspectives futurs

Comme rappelé dans le chapitre 1, cette thèse se place dans un contexte de manque de connaissances sur le comportement biologique de la sardinelle. La mise en place des projets AWA (Ecosystem Approach to the management of fisheries and marine environment in West Africa) et du LMI/ECLAIRS (Laboratoire mixte international Études du climat en Afrique de l'Ouest) dont le but est de documenter le fonctionnement de l'écosystème Ouest africain (donc de l'upwelling sénégal-mauritanien) dans un contexte de changement climatique global, est à n'en point douter une bonne opportunité pour combler les lacunes et accompagner la mise en place progressive d'une importante base de données notamment sur la pêche des petits poissons pélagiques comme la sardinelle. Ces projets sont à l'origine des campagnes de collectes de données effectuées au Sénégal (UPSEN 1 en mars 2012 et UPSEN2 en février) et sur l'ensemble de la région d'upwelling Nord-Ouest africain du Maroc au Sénégal (AWA en mars 2013). Ces projets arrivant à leur terme, l'analyse de ces nouvelles mesures sont d'autant plus nécessaires que les informations disponibles sur la distribution des larves, qui ont servi par exemple au calcul de l'habitat de ponte datent des années 70 (Conand et Fagetti, 1971 ; Conand, 1977). De telles informations aideraient également à étudier l'éventuel lien d'un changement de régime du climat océanique Nord-Ouest africain sur le comportement de reproduction de la sardinelle.

Enfin l'identification des habitats de ponte et de rétention est un premier pas vers une amélioration de la connaissance des mécanismes qui influencent les phases critiques du cycle de vie de ces petits pélagiques au Sénégal et en Mauritanie et donc le renouvellement des stocks très exploités. Cette connaissance peut contribuer directement à la gestion durable de l'ensemble des nombreuses espèces pélagiques qui peuplent la zone sénégal-mauritanienne par le biais de réseaux d'aires marines protégées en étudiant les échelles de connexions larvaires entre plusieurs sous-zones de ponte. Cette méthode permettra la mise en place de mesures de protection et de conservation de l'habitat de reproduction face aux activités anthropiques telles que la pêche.

Annexe A

Annexe A

Autres résultats des configurations SM1 et SM2

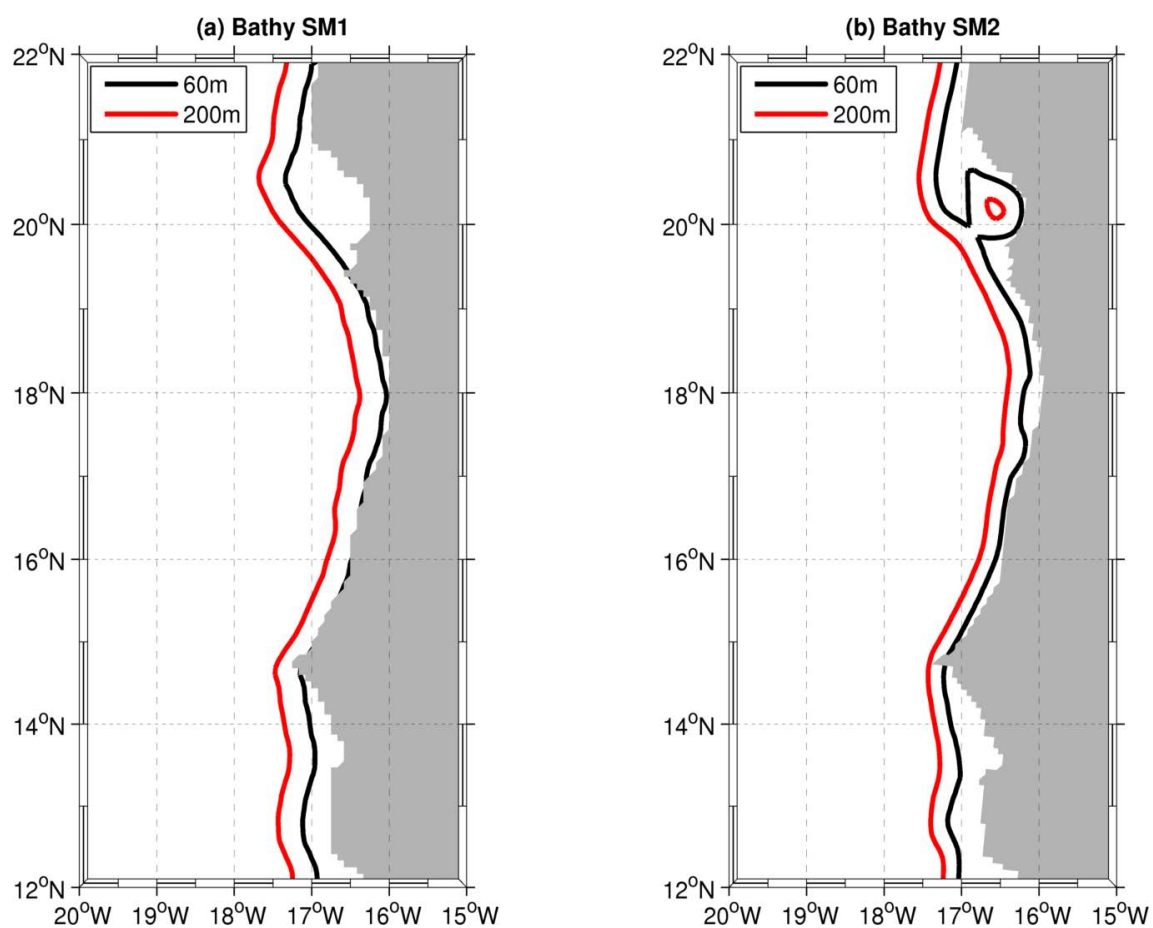


Figure A.1 – *Profil spatiale de Bathymetrie pour les configurations ROMS (a) SM1 and (b) SM2 (right). Les isobathes 60m (ligne en noire) et 200 m (rouge) sont superposées. La cavité dans SM2.*

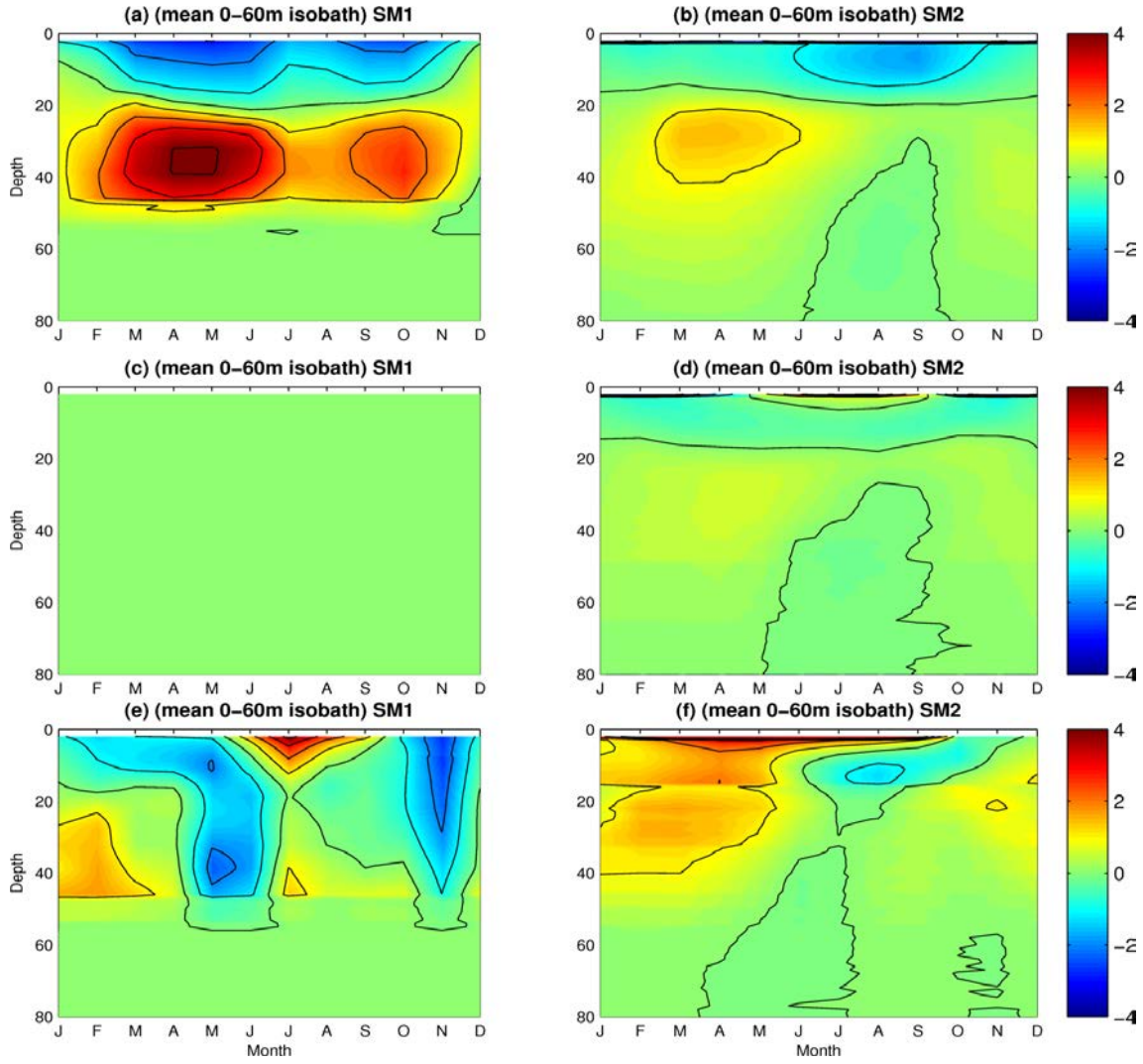


Figure A.2 – Variation saisonnière du courant perpendiculaire à la côte (cm.s^{-1}) moyenné dans la bande côtière (0-60m isobathe) dans les zones Nord (a,b), Central (c,d) et Sud (e,f) pour SM1 (gauche) et SM2. Le courant vers les valeurs positives (négatives) représentent le courant vers la côte (vers le large).

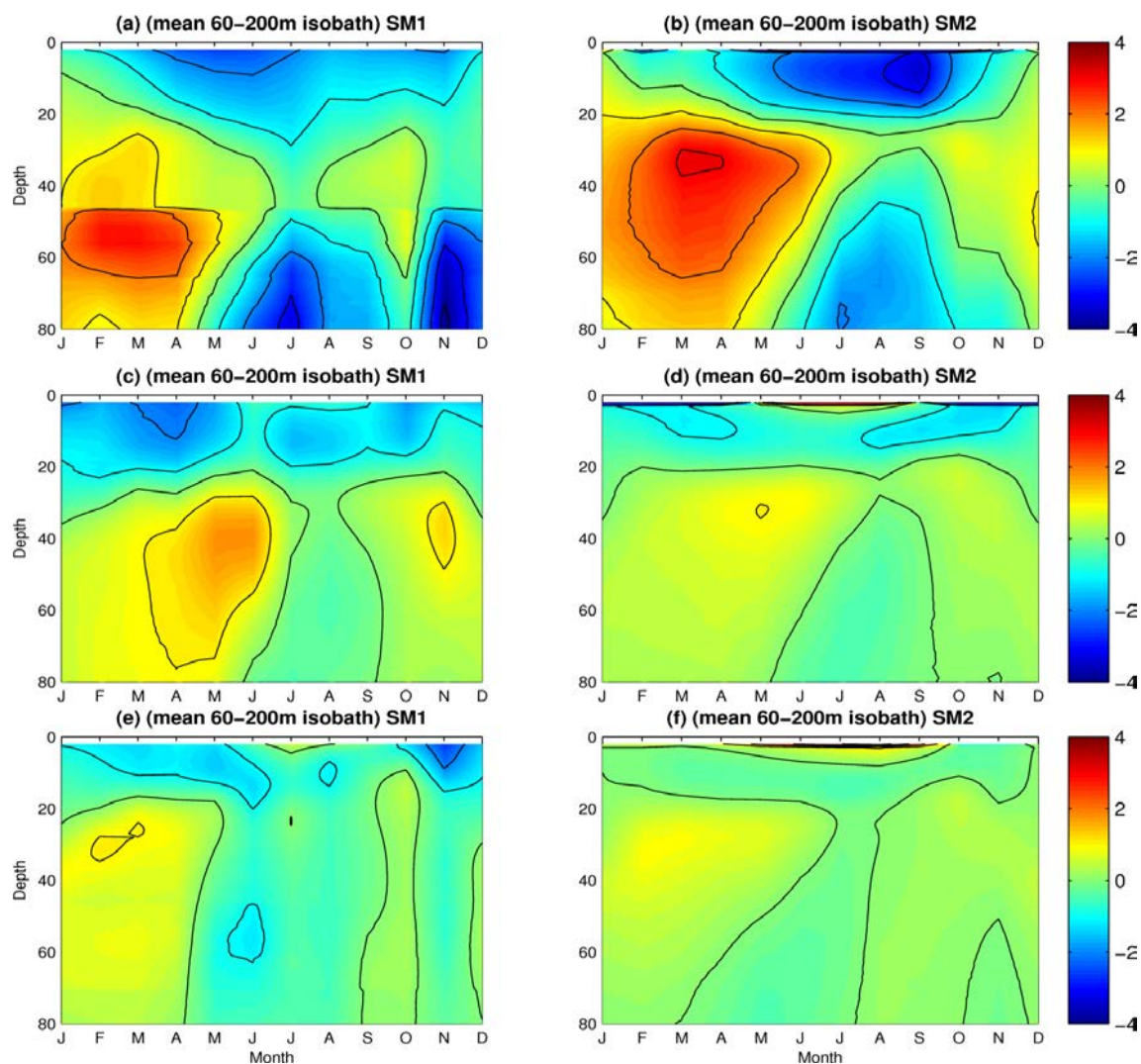


Figure A.3 – Variation saisonnière du courant perpendiculaire à la côte (cm.s^{-1}) moyenné sur le plateau (60-200m isobathe) dans les zones Nord (a,b), Central (c,d) et Sud (e,f) pour SM1 (gauche) et SM2. Le courant vers les valeurs positives (négatives) représentent le courant vers la côte (vers le large).

Annexe B

Annexe B

Liste des communications

B.1 Article

Mbaye B. C., Brochier T., Echevin V., Lazar A., Levy M., Mason E., Gaye A. T., Machu E. Do *Sardinella aurita* spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese-Mauritanian upwelling region ? Fisheries Oceanography xxx-xxx

B.2 Communications

- Mbaye B.C., Levy M., Gaye, A.T. (poster) Modélisation de la variabilité annuelle de l'écosystème pélagique sénégal-mauritanien : Impact de l'environnement biophysique sur la survie des larves de sardinelle aurita. Doctoriales 2011 PDI/MSC, 15 décembre 2011, IRD-Bondy, France.
- Mbaye, B.C., Machu,E., Lazar, A. (présentation orale). Modeling the annual variability of the pelagic ecosystem of Senegal-Mauritania : The impact of the biophysical environment on larvae survival of *Sardinella aurita*. AWA Workshop, Dakar, june 2011.
- Mbaye B. C., Diop F. N., (présentation orale). Modélisation de l'impact de l'environnement sur la migration de sardinella aurita le long de la côte sénégal-mauritanien : outil de suivi et de prévision du stock pour la pêche . Ecole MIMSCOP Modélisation Informatique et mathématique des systèmes complexes de pêcheries. AIMS IRD, Mbour, Senegal, 21 juillet 2012.
- Mbaye B. C., Bame N. (présentation orale). Modelisation de la niche ecologique de la sardinella aurita dans l'écosystème pélagique sénégal-mauritanien. Commisco

2012, conference sur la Modélisation Mathématique et Informatique des Systèmes Complexes, Bondy, France, 25 octobre 2012.

- Mbaye, B.C., Echevin, V., Machu, E., Brochier, T. (presentation orale) Modelisation des premiers stades de vie de sardinella aurita dans la région senegalo-mauritanienne. 4ème Conference de Société Francophone de Biologie Théorique (SFBT), 4, 5 et 6 juin 2013, Dakar Sénégal. Prix René Thom de la meilleure présentation.
- Mbaye, B. C., Machu, E., Lazar, A. (présentation orale). Modelling Sardinella aurita early-life stages in Senegalese-Mauritanian upwelling region : Inception Meeting of the AWA project, 24-26 September 2013, Dakar, Senegal.
- Mbaye, B.C., Machu, E., Brochier, T. and Echevin, V. (présentation orale) Modeling spawning habitat and larvae dynamic in the senegalese-mauritanian upwelling. 1st International Conference ‘AWA’. 11th December 2014. Dakar, Senegal.

Références

- Amenzoui, K., Ferhan-Tachinante, F., Yahyaoui, A., Kifani, S., and Mesfioui, K. (2006). Analysis of the cycle of reproduction of sardina pilchardus (walbaum, 1972) off the moroccan atlantic coast. *C. R. Biol.*, 329 :892–901.
- Arakawa, A. (1972). Design of the ucla general circulation model. in *Tech.Report No.7, Department of Meteorology, University of California at Los Angeles*, p. 116.
- Arhan, M., Colin de Verdière, A., and Mémery, L. (1994). The eastern boundary of the subtropical north atlantic. *J. Phys. Oceanogr.*, 24(6) :1295–1316.
- Arnault, S. (1987). Tropical atlantic geostrophic currents and ship drifts. *J. Phys.Oceanogr.*, 18 :1050–1060.
- Arístegui, J., Barton, E., Álvarez Salgado, X., Santos, A., Figueiras, F., Kifani, S., and et al. (2009). Subregional ecosystem variability in the canary current upwelling. *Prog Oceanogr*, 83 :33–48.
- Arístegui, J., Álvarez Salgado, X., Barton, E., Figueiras, F., Hernández-León, S., Roy, C., and Santos, A. (2006). *Oceanography and fisheries of the Canary Current Iberian region of the Eastern North Atlantic*. In : Robinson, A. and Brink, K.H. (Eds.), The Global Coastal Ocean : Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses, The Sea : Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas, vol. 14. Harvard University Press.
- Auger, P., Machu, E., Gorgues, T., Grima, N., and Waeles, M. (2015). Comparative study of potential transfer of natural and anthropogenic cadmium to plankton communities in the north-west african upwelling. *Science of the Total Environment*, 505 :870–888.
- Aumont, O. and Bopp, L. (2006). Globalizing results from ocean in situ iron fertilization studies. *Global Biogeochemical Cycles*, 20 :15.
- Bainbridge, V. (1960). Occurrence of calanaides carina/us in the plankton of the gulf of guinea. *Nature*, 188(4754) :932–933.

- Bakun, A. (1996). Patterns in the ocean : Ocean processes and marine population dynamics. *University of California Sea Grant, San Diego, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico.*
- Bakun, A. (2006). Fronts and eddies as key structures in the habitat of marine fish larvae : opportunity adaptive response and competitive advantage. *Sci Mar*, 70(1) :105–122.
- Bakun, A. and Cury, P. (1999). The “school trap” : a mechanism promoting large-amplitude out-of-phase population oscillations of small pelagic fish species. *Ecology Letters*, 2 :349–351.
- Barnier, B., Siefridt, L., and Marchesiello, P. (1995). Thermal forcing for a global ocean circulation model using a three-year climatology of ecmwf analyses. *J. Mar. Syst.*, 6 :363–380.
- Barton, E. (1998). Eastern boundary of the north atlantic : Northwest africa and iberia. in the sea, volume 11. john wiley and sons, inc.
- Barton, E., Aristegui, J., Tett, P., Canton, M., and et al. (1998). The transition zone of the canary current upwelling region. *Prg. Oceanog.*, 41 :455–504.
- Bécognée, P., Almeida, C., Barrera, A., Hernandez-Guerra, A., and Hernandez-Leon, S. (2006). Annual cycle of clupeiform larvae around gran canaria island, canary islands. *Fish. Oceanogr.*, 15 :293–300.
- Ben-Tuvia, A. (1960). Synopsis of biological data on sardinella aurita of the mediterranean sea and other waters. *FAO Fisheries Biology Synopsis.*, pages 287–312.
- Benazzouz, A., Mordane, S., Orbi, A., Chagdali, M., Hilmi, K., Atillah, A., Pelegri, L., and Demarcq, H. (2014). An improved coastal upwelling index from sea surface temperature using satellite-based approach – the case of the canary current upwelling system. *Continental ShelfResearch*, 81 :38–54.
- Beverton, R. and Holt, S. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. II, XIX HMSO, London*, pages 1–533.
- Binet, D. (1983). Zooplankton des régions cotières à upwellings saisonniers du golfe de guinée. *Oceanogr. Trop*, 18(2) :357–380.
- Binet, D. (1991). Dynamique du plancton dans les eaux côtières ouest-africaines : écosystèmes équilibrés et déséquilibrés. in : Pêcheries ouest-africaines, variabilité, instabilité et changement (cury p. & c. roy, eds). *Paris : ORSTOM.*, pages 117–136.

- Binet, D. (1998). 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.
- Binet, D., Gobert, B., and Maloueki, L. (2001). El nino-like warm events in the eastern atlantic (6°n, 20°s) and fish availability from congo to angola (1964–1999). *Aquat. Living Resour.*, 14 :99–113.
- Binet, J. and Servain, J. (1993). Have the recent hydrological changes in the northern gulf of guinea induced the sardinella aurita outburst ? *Oceanologica Acta.*, 16 :247–258.
- Blackburn, M. (1978). Zooplankton in an upwelling area off northwest africa : composition, distribution and ecology. *Deep. Sea. Research.*, 26 :41–56.
- Boëly, T. (1979). *Biologie de deux espèces de sardinelles (Sardinella aurita, Valenciennes, 1847 et Sardinella maderensis, Lowe, 1841) des côtes Sénégalaises*. PhD thesis, Univ. Paris VI.
- Boëly, T., Chabane, J., Fréon, P., and B., S. (1978). Cycle sexuel et migrations de sardinella aurita sur le plateau ouest-africain des îles bissagos à la mauritanie. document présenté au ciem. coi. fao. symposium cineca sur le courant des canaries : Upwelling et ressources vivantes, las palmas, espagne, 11-14 avril 1978. commun. 92. 12.
- Boëly, T., Chabane, J., Fréon, P., and B., S. (1982). Cycle sexuel et migrations de sardinella aurita sur le plateau ouest-africain des îles bissagos à la mauritanie document présenté au ciem. coi. fao. symposium cineca sur le courant des canaries : Upwelling et ressources vivantes, las palmas, espagne, 11-14 avril 1978. commun. 92. 12 p. *Science*.
- Bradbury, I. R. and Snelgrove, P. V. R. (2001). Contrasting larval transport in demersal fish and benthic invertebrates : the roles of behaviour and advective processes in determining spatial pattern. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(4) :811–823.
- Bradbury, I. R., Snelgrove, P. V. R., and Pepin, P. (2003). Passive and active behavioural contributions to patchiness and spatial pattern during the early life history of marine fishes. *Marine Ecology-Progress Series*, 257 :233–245.
- Braham, C. (2010). Évaluation et cartographie de l'abondance du stock de la sardinelle ronde en zone nord ouest africaine. éditions universitaires européennes. page 64p.
- Brochier, T. (2009). *Stratégie de reproduction des petits poissons pélagiques dans les zones d'upwelling : Une approche par modélisation individu-centrée appliquée aux systèmes de courants de Humboldt et des Canaries*. PhD thesis, Univ. Paris VI.

- Brochier, T., Colas, F., Lett, C., Echevin, V., Cubillos, L., Tam, J., and et al. (2009). Small pelagic fish reproductive strategies in upwelling systems : a natal homing evolutionary model to study environmental constraints. *Prog. Oceanogr.*, 83(1-4) :261–269.
- Brochier, T., Echevin, V., Tam, J., Chaigneau, A., Goubanova, K., and Bertrand, A. (2013). Climate change scenarios experiments predict a future reduction in small pelagic fish recruitment in the humboldt current system. *Global Change Biology*, 19 :1841–1853.
- Brochier, T., Lett, C., Tam, J., fréon, P., and Colas, F. (2008). Modelling the biophysical dynamics of sardine and anchovy ichthyoplankton in the canary upwelling system. *Journal of Plankton Research*, 30(10) :1133–1146.
- Brochier, T., Mason, E., Moyano, M., Berraho, A., and etal (2011). Ichthyoplankton transport from the african coast to the canary islands. *Journal of Marine Systems*, 87 :109–122.
- Camarena-Luhrs, T. (1986). *Les principales espèces de poissons pélagiques côtiers au Sénégal :biologie et évaluation des ressources*. PhD thesis, Université de Bretagne Occidentale.
- Chavance, P., Bâ, M., Gascuel, D., Vakily, J., and Pauly, D. (2004). Pêcheries maritimes, écosystèmes & sociétés en afrique de l’ouest : Un demi-siècle de changement, [marine fisheries, ecosystems and societies in west africa : Half a century of change], actes du symposium international, dakar (sénégal), 24-28 juin 2002, bruxelles, office des publications officielles des communautés européennes, xxxvi- 532-xiv p., 6 pl. h.-t. coul., coll. *Rapports de recherche halieutique A.C.P.-U.E.*, (15).
- Chavance, P., Ba, I., and Krivospichenko, S. (1991). Les ressources pélagiques de la zee mauritanienne. *Bull. cent. Nat. Rech. Océanogr. Et des pêches, Nouadhibou.*, 23 :28–72.
- Chavez, F. P. and Messié, M. (2009). A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83 :80–96.
- Chavez, F. P., Ryan, J., Lluch-Cota, S., and Niquen, M. (2003). From anchovies to sardines and back : multidecadal change in the pacific ocean. *Science*, 299(5604) :217–221.
- Checkley Jr, D., Ayón, P., Baumgartner, T., Bernal, B., Coetzee, J., Emmett, R., Guevara-Carrasco, R., Hutching, L., Ibaibarriaga, L., and Nakata, H. (2009). Habitats. in : D.m. checkley jr., j. alheit, y. oozeki and c. roy, editors, climate change and small pelagic fish. *Cambridge University Press, Cambridge*, 3 :12–44.
- Colas, F., McWilliams, J., and Capet, X. e. a. (2011). Heat balance and eddies in the peru-chile current system. *Clim. Dyn.*, 39(C4) :509–529.

- Colin, C. (1988). Coastal upwelling events in front of the ivory coast during the focal program. *Oceanol. Acta*, 11 :125–138.
- Conand, F. (1977). Oeufs et larves de la sardinelle ronde (*sardinella aurita*) au sénégâl : distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. *Cahiers ORSTOM, Série océanographique*, XV(3) :201–214.
- Conand, F. and Fagetti, E. (1971). Description et distribution saisonnière des larves de sardinelles des côtes du sénégâl et de la gambie en 1968 et 1969. *Cah. ORSTOM Sér. Océanogr.*, 9 :293–318.
- Conkright, M., Locarnini, and R.A., Garcia, H. e. a. (2002). World ocean atlas 2001 : Objectives, analyses, data statistics and figures [cd-rom]. *Silver Spring, MD : NOAA Atlas NESDIS*, 42(C9).
- Coombs, S., Smyth, T., and Conway, D. e. a. (2006). Spawning season and temperature relationships for sardine (*sardina pilchardus*) in the eastern north atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 86 :1245–1252.
- Corten, A., Mendy, A., and Diop, H. (2012). The sardinella of northwest africa : fisheries, stock assessment and management. doc. tech. sub-regional fisheries commission.
- Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J., Jarre, A., and Quinones, R. A. (2000). Small pelagics in upwelling systems : patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. *Journal of Climate*, 57 :603–618.
- Cury, P. and Fontana, A. (1988). Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (*sardinella aurita* et *sardinella maderensis*) des côtes ouest africaines. *Aquat. Living Resour.*, 1 :165–180.
- Cury, P. and Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences (CAN)*, 46 :670–680.
- Cury, P. and Shannon, L. (2004). Regime shifts in upwelling ecosystems : observed changes and possible mechanisms in the northern and southern benguela. *Progress in Oceanography*, 60 :223–243.
- Cury, P., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N., Travers, M., and Grimm, V. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 23 :338–346.
- Cushing, D. H. (1975). Marine ecology and fisheries. *Cambridge University Press*.

- Da Silva, A., Young, C., and Levitus, S. (1994). Atlas of surface marine data 1994, vol. 4 : Anomalies of fresh water fluxes. *Noaa Atlas Nesdis*. 9p, 308.
- de Boyer Montegut, C., Madec, G., Fischer, A. S., Lazar, A., and Iudicone, D. (2004). Mixed layer depth over the global ocean : An examination of profile data and a profile-based climatology. *Journal of Geophysical Research : Oceans (1978–2012)*, 109(C12).
- Debreu, L., Marchesiello, P., Penven, P., and Cambon, G. (2012). Two-way nesting in split-explicit ocean models : algorithms, implementation and validation. *Ocean Model.*, 49(50) :1–21.
- Demarcq, H. (1998). Spatial and temporal dynamic of the upwelling off senegal and mauritania : local change and trend, in : Durand m.h., cury p., mendelssohn r., roy c., bakun a., pauly d. global versus local changes in upwelling systems. eds. *ORSTOM. Paris*. pp. 149–166, pages 149–166.
- Demarcq, H. and Faure, V. (2000). Coastal upwelling and associated retention indices derived from satellite sst. application to octopus vulgaris recruitment. *Ocean. Acta.*, 23 :391–408.
- Deme, M., Thiao, D., Fambaye, N., Sarre, A., and Diadhiou., H. (2012). Dynamique des populations de sardinelles en afrique du nord-ouest : Contraintes environnementales, biologiques et socio economiques. *USAID/COMFISH project, Senegal, University of Rhode Island, Narragansett, RI*, page 125.
- Dia, A. (1983). Biomasse et biologie du phytoplancton de la petite côte sénégalaise. relation avec l'hydrologie. in : Etude de l'environnement côtier au sud du cap ven (sénégal). *Rapp. Provo CRODT*, p. 84-149.
- Dias, D., Pezzi, L.P., Gherardi, D.F.M., and Camargo, R. (2014). Modeling the spawning strategies and larval survival of the brazilian sardine (*sardinella brasiliensis*). *Progress in Oceanography*, 123 :38–53.
- Diouf, K., Samb, B., and Sylla, M. (2010). Contribution à la connaissance de la biologie des sardinelles (*sardinella aurita* et *sardinella maderensis*) du littoral sénégalais. dans s. garcia, m. tandstad & a.m. caramelo (eds.). science et aménagement des petits pélagiques. symposium sur la science et le défi de l'aménagement des pêcheries de petits pélagiques sur les stocks partagés en afrique nord-occidentale. 11-14 mars 2008, casa-blanca, maroc. fao comptes rendus des pêches et de l'aquaculture. no. 18. rome, fao. pp. 39–56."
- Diouf, P. (1991). Le zooplancton au sénégal. in : Pêcheries ouest africaines : variabilité, instabilité et changement. paris, cury p. et roy c. ed. pages 103–116.

- Ditty, J., Houde, E., and Shaw, R. (1994). Egg and larval development of spanish sardine, *sardinella aurita* (family clupeidae), with a synopsis of characters to identify clupeid larvae from the northern gulf of mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 54 :367–380.
- Dème-Gningue, I., Roy, C., and Touré, D. (1990). Variabilité spatio-temporelle de la température, des nitrates et de la chlorophylle devant les côtes du sénégal. *Docums scient. Cent. Rech. Océanogr., Dakar- Thiaroye*, 122(5-6) :21.
- Domain, F. (1980). Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégal-mauritanien. les ressources démersales dans thèse d'état univ. paris vi. vol.1. 342p.
- Duce, R. and Tindale, N. (1991). Atmospheric transport of iron and its deposition in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 36(8) :1715–1726.
- Dufois, F., Penven, P., and Whittle, C. P. e. a. (2012). On the warm nearshore bias in pathfinder monthly sst products over eastern boundary upwelling systems. *Ocean Model.*, 47 :113–118.
- Ekman, V. W. (1905). *On the influence of the earth's rotation on ocean currents*. volume 2 de Ark. f. Mat. Astr. och Fysik. k. Sv. Vet. Ak. Mat. Astr. och Fysik., Stockholm, Stockholm.
- Enright, J. and Hamner, W. (1967). Vertical diurnal migration and endogenous rhythmicity. *Science*, 157(3791) :937–941.
- Erasmi, W., Siedler, G., and Onken, R. (1998). Energy conversion in the cape verde frontal zone. *J. Geophys. Res.*, 103(C10) :21469–21479.
- Estrade, P. (2006). *Mécanisme de décollement de l'upwelling sur les plateaux continentaux larges et peu profonds d'Afrique du Nord-Ouest*. PhD thesis, Université de Bretagne Occidentale.
- Estrade, P., Marchesiello, P., and Colin De Verdière, A. e. a. (2008). Cross-shelf structure of coastal upwelling : A two dimensional extension of ekman's theory and a mechanism for inner shelf upwelling shut down. *J. Mar. Res.*, 66 :589–616.
- Ettahiri, O., Berraho, A., and Vidy, G. e. a. (2003). Observations on the spawning of sardina and sardinella off the south moroccan atlantic coast (21-26°n). *Fish. Res.*, 60 :207–222.
- FAO (2006). Report of the fao working group on the assessment of small pelagic fish off northwest africa. nouadhibou, mauritania, 26 april–5 may 2005. fao fisheries report 785. report 723 (2003).

- FAO (2008). Report of the working group on the assessment of small-pelagic fish off northwest africa. fao fisheries and aquaculture n ° report, 882, 117-118pp.
- FAO (2012). Fao working group on the assessment of small pelagic fish off northwest africa. fao fisheries and aquaculture n ° report, 1036, 256p.
- Fisher, W., Bianchi, G., and Scott, W. (1981). (eds).1981. fiches fao d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. atlantique centre-est ; zone de pêche 34,47 (en partie). canada fonds de dépôt. ottawa, ministère des pêcheries et océans, en accord avec l'organisation des nations-unies pour l'alimentation et l'agriculture,vols.1-7 : pages variables. *Journal of climate*.
- Fortier, L. and Leggett, W. (1983). Vertical migrations and transport of larval fish in a partially mixed estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 67 :1755–1767.
- Fraga, F. (1974). Distribution des masses d'eau dans l'upwelling de mauritanie. *Tethys*, 6(1-2) :5–10.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Mavor, R., and Wanless, S. (2007). Regional and annual variation in black-legged kittiwake breeding productivity is related to sea surface temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 350 :299–312.
- Fréon, P. (1988). *Réponses et adaptations des stocks de clupéidés d'Afrique de l'ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation : Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal*. PhD thesis, Université d'Aix-Marseille.
- Fréon, P., Alheit, J., and Barton, E. e. a. (2006). Modelling, forecasting and scenarios in comparable upwelling ecosystems : California, canary and humboldt. in : Hempel, g., moloney, c., rizzoli, p., woods, j. (Eds.). *The Benguela : Predicting a Large Marine Ecosystem. Elsevier Series, Large Marine Ecosystems. Vol, 14* :185–220.
- Fréon, P., Cury, P., Shannon, L., and Roy, C. (2005). Sustainable exploitation of small pelagic fish stocks challenged by environmental and ecosystem changes : a review. bulletin of marine science. *Review of Financial Studies*, 76(2) :385–462.
- Fréon, P., El Khattabi, M., Mendoza, J., and Guzman, R. (1997). Unexpected reproductive strategy of sardinella aurita off the coast of venezuela. *Mar. Biol.* 128 :363–372., 128 :363–372.
- Fuiman, L. and Werner, R. (2002). Fishery science, the unique contribution of early life stages. *Blackwell Publishing*,, page 325.
- Furnestin, M. (1957). Chaetognathes et zooplankton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav.Inst. Pêches marit.*, 2J, 2J(1-2) :356p.

- Gabric, A., Garcia, L., Van Camp, L., Nykjaer, L., Eifler, W., and Schrimpf, W. (1993). Offshore export of shelf production in the cape blanc (mauritania) giant filament as derived from coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 98(C3) :4697–4712.
- Garcia, S. (1982). Distribution, migration and spannin pf the main fish ressources in the northern cecaf ana fao c.e.s. (en) : 9p. 11carte hors format.
- Garland, E., Zimmer, C., and Lentz, S. (2002). Larval distributions in inner-shelf waters : The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migration. *Limnology and Oceanography*, 47 :803–817.
- Gauthier, S. and Rose, G. (2002). Acoustic observation of diel vertical migration and shoaling behaviour in atlantic redfishes. *J. Fish Biol.*, 61 :1135–1153.
- Ghénon, Y. and Fontana, A. (1981). Les stokes de petits pélagiques côtiers de sardinelles. in : Mileu marin et ressources halieutiques de la république populaire de congo. A. *Document. ORSTOM, Paris.*, 138 :213–257.
- Grimm, V. and Railsback, S. (2005). Individual-based modeling and ecology. *Princeton University Press, Princeton, NJ*.
- Hagen, E. (2001). Northwest african upwelling scenario. *Oceanol Acta 24 Suppl*, 1 :113–128.
- Haldorson, L., Prichett, M., Paul, A., and Ziemann, D. (1993). Vertical distribution and migration of fish larvae in a northeast pacific bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 101 :67–80.
- Hays, G. (2003). A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503(1) :163–170.
- Hempel, G. (1979). Early life history of marine fish. the egg stage. *Washington Sea Grant Publication*, 70 p.
- Hernández, O. (2012). *Modélisation eulérienne de l'habitat de ponte et de la dynamique des larves des anchois et sardines dans le système d'upwelling du Pérou*. PhD thesis, Université de Toulouse.
- Hoar, W. (1969). Reproduction. chapter 1. in : Ws hoar, randall dj (eds) fish physiology. vol. 3. *Academic Press, New York*, pp 1-485.
- Huggett, J., fréon, P., Mullon, C., and Penven, P. (2003). Modelling the transport success of anchovy eggs and larvae in the southern benguela : the effect of spatio-temporal spawning patterns. *Marine Ecol. Prog. Ser.*, 250 :247–262.

- Hunt, G. and McKinnell, S. (2006). Interplay between top-down, bottom-up, and wasp-waist control in marine ecosystems. *Progress in Oceanography*, 68 :115–124.
- Hunter, J. R. and Alheit, J. (1997). Globec small pelagic fishes and climate change programme. implementation plan. *GLOBEC Rep.*, 11 :36 pp.
- Huret, M., Petitgas, P., and Woillez, M. (2010). Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices : a case study on anchovy (*engraulis encrasicolus*) early life stages in the bay of biscay. *Prog. Oceanogr.*, 87 :6–17.
- IMROP (2010). Septième groupe de travail sur l'évaluation des ressources et l'aménagement des pêcheries mauritaniennes et la gestion de leur environnement. nouadhibou 5 au 11 décembre 2010. *Rapport de synthèse*. 29p.
- IMROP (2012). Etat des lieux de la répartition spatio-temporelle de l'évolution des structures démographiques et des biomasses en mauritanie de la sardinelle ronde et du chinchard noir africain suivant les résultats des campagnes scientifiques. sub regional fisheries commission, dakar.
- Ito, S., Megrey, B., Kishi, M., Mukai, D., Kurita, Y., Ueno, Y., and Yamanaka, Y. (2007). On the interannual variability of the growth of pacific saury (*cololabis saira*) : a simple 3-box model using nemuro. fish. *Ecological modelling*, 202(1-2) :174–183.
- Jacques, G. and Tréguer, P. (1986a). Composition et distribution du zooplancton sur les côtes de mauritaniei. *Bull. Centr. Rech. Océanogr. et des Pêches.*, 7-8 :65–86.
- Jacques, G. and Tréguer, P. (1986b). Ecosystème pélagique marins. *Masson*. 243p.
- Kilpatrick, K., Podesta, G., and Evans, R. (2001). Overview of the noaa/nasa advanced very high resolution radiometer pathfinder algorithm for sea surface temperature and associated matchup database. *J. Geophys. Res.*, 106 :9179–9197.
- Koné, V. (2006). *Modélisation de la production primaire et secondaire de l'écosystème du Benguela sud. Influence des conditions trophiques sur le recrutement des larves d'anchois*. PhD thesis, Université Pierre et Marie Curie - Paris VI.
- Koné, V., Lett, C., and Fréon, P. (2013). Modelling the effect of food availability on recruitment success of cape anchovy ichthyoplankton in the southern benguela upwelling system. *African Journal of Marine Science*.
- Kooijman, S. (2000). Dynamic energy and mass budgets in biological systems. *Second Edition*. Cambridge University Press.
- Koranteng, A. and McGlade, J. (2001). Climatic trends in continental shelf waters off ghana and in the gulf of guinea, 1963–1992. *Ocean. Acta 24, 187–197.*, 24 :187–197.

- Kristan, W. (2003). The role of habitat selection behaviour in population dynamics : source-sink systems and ecological traps. *Oikos*, 103 :457–468.
- Kuipers, B., Witte, H., and Gonzalez, S. (1993). Zooplankton distribution in the coastal upwelling system along the banc d'arguin. in : Ecological studies in the coastal waters of mauritania, leiden, the netherlands, ed. par w.j. wolff, j. van der land, p.h. nieuhaus, et p.a.w.j. de wilde, hydrobiologica. *Hydrobiologica*, 258 :113–150.
- Laevastu, T. (1993). Marine climate, weather and fisheries : the effect of weather and climate changes on fisheries and ocean resources. *Fishing News Books, Oxford ; Blackwell* : 188 pp.
- Large, W., McWilliams, J., and Doney, S. (1994). A review and a model with a nonlocal boundary layer parameterization. *Rev. Geophys.*, 32(4) :363–403.
- Lasker, R. (1975). Field criteria for survival of anchovy larvae- relation between in-shore chlorophyll maximum layers and successful 1st feeding. *Fish. Bull.* 73 :453–462., 73 :453–462.
- Lasker, R. (1978). The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the california current : identification of factors contributing to recruitment failure. *Rapport du procès verbal de la Réunion du conseil international pour l'exploration de la mer.*, 173 :212–230.
- Lathuilière, C. (2005). Variabilité du front du cap vert dans le système d'upwelling des canaries. master's thesis, univ. p. et m. curie, paris. *J Geophys Res.*
- Lathuilière, C., Echevin, V., and Lévy, M. (2008). Seasonal and intraseasonal surface chlorophyll-a variability along the northwest african coast. *J Geophys Res*, 113.
- Lecchini, D., Planes, S., and Galzin, R. (2007). The influence of habitat characteristics and conspecifics on attraction and survival of coral reef fish juveniles. *Marine Biology and Ecology*, 341(22) :85–90.
- Lett, C., Ayata, S.-D., Huret, M., and Irisson, J.-O. (2010). Biophysical modelling to investigate the effects of climate change on marine population dispersal and connectivity. *Progress in Oceanography*, 87 :106–113.
- Lett, C., Penven, P., Ayón, P., and Fréon, P. (2007). Enrichment, concentration and retention processes in relation to anchovy (*engraulis ringens*) eggs and larvae distributions in the northern humboldt upwelling ecosystem. *Journal of Marine Systems*, 64(1-4) :189–200.

- Lett, C., Roy, C., and Levasseur, A. e. a. (2006). Simulation and quantification of enrichment and retention processes in the southern benguela upwelling ecosystem. *Fish Oceanogr.*, 15 :363–372.
- Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., and Blanke, B. (2008). A lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling and Software*, 23 :1210–1214.
- Liu, W., Tang, W., and Polito, P. (1998). Nasa scatterometer provides global ocean-surface wind fields with more structures than numerical weather prediction. *Geophys. Res. Lett.* 25 :761–764., 25 :761–764.
- Lluch-Belda, D., Crawford, R., Kawasaki, T., MacCall, A., Parrish, R., Schwartzlose, R., and P.E., S. (1989). World-wide fluctuations of sardine and anchovy stocks : the regime problem. *South African Journal of marine Science*, 8 :195–205.
- Lumpkin, R. and Johnson, G. (2013). Global ocean surface velocities from drifters : mean, variance, el niño-southern oscillation response, and seasonal cycle : global ocean surface velocities. *J Geophys Res Oceans.*, 118 :2992–3006.
- Lévênez, J. (1993). Synthèse bibliographique des connaissances sur la biologie de quelques espèces de poissons concernant le symposium. in : M. barry-gérard, t. diouf & a. fontenau (eds.). l'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise. pp 121-141.
- MacCall, A. (1990). Dynamic geography of marine fish populations.washington sea grant program seattle, wa.
- Machu, E., Ettahiri, O., Kifani, S., Benazzouz, A., Makaoui, A., and Demarcq, H. (2009). Environmental control of the recruitment of sardines (*sardina pilchardus*) over the western saharan shelf between 1995 and 2002 : a coupled physical/biogeochemical modelling experiment. *Fish Oceanogr*, 18 :287–300.
- Madsen, O. S. (1977). A realistic model of the wind-induced ekman boundary layer. *Journal of Physical Oceanography*, 7 :248–255.
- Magnússon, K., Sigurdsson, S., Babak, P., Gudmundsson, S., and Dereksdottir, E. (2004). A continuous density kolmogorov type model for a migrating fish stock. *Discrete and Continuous Dynamical Systems Series*, B(4) :695–704.
- Maigret, J. (1972). Campagne expérimentale de pêche des sardinelles et autres espèces pélagiques (juillet, 1970-octobre 1971). *Journal of Geophysical Research : Oceans (1978–2012)*, 94(C4) :143. Tome I. Observation concernant l'océanographie et la biologie des espèces.

- Makaoui, A., Orbi, A., Hilmi, K., Zizah, S., Larissi, J., and Talbi, M. (2005). L'upwelling de la côte atlantique du maroc entre 1994 et 1998. *Comptes Rendus Geosci*, 337 :1518–1524.
- Mann, K. and Lazier, J. (1991). *Dynamics of marine ecosystems : biological-physical interactions in the oceans*. John Wiley & Sons.
- Marchal, E. (1991). Un essai de caractérisation des populations de poissons pélagiques côtiers : Cas de sardinella aurita des côtes ouest africaines. pêcheries ouest-africaines. variabilité, instabilité et changement. p. cury et c. roy. *editors. ORSTOM, Paris*, pages 192–200.
- Marchal, E. (1993). Biologie et Écologie des poissons pélagiques côtiers du littoral ivoirien. le loeuff pierre (ed.), marchal emile (ed.), amon kothias j.b. (ed.) environnement et ressources aquatiques de côte d'ivoire : Le milieu marin. *Paris, ORSTOM*, pages 237–270.
- Marchesiello, P. and Estrade, P. (2009). Eddy activity and mixing in upwelling systems : a comparative study of northwest africa and california regions. *Int J Earth Sci*, 98 :299–308.
- Marta-Almeida, M., Dubert, J., Peliz, A., and Queiroga, H. (2006). Influence of vertical migration pattern on retention of crab larvae in a seasonal upwelling system. *Marine Ecology-Progress Series*, 307 :1–19.
- Mascarenhas, A. S. J., Miranda, L. M., and Rock, N. J. (1971). *A study of the oceanographic conditions in the region of Cabo Frio, in : Fertility of the sea*.
- Mason, E. (2009). *High resolution modelling of the Canary Basin oceanic circulation*. PhD thesis, Univ. de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, Spain.
- Mason, E., Colas, F., Molemaker, J., Shchepetkin, A., Troupin, C., and McWilliams, J. e. a. (2011). Seasonal variability of the canary current : a numerical study. *J Geophys Res*, 116.
- Mason, E., Molemaker, J., Colas, F., Shchepetkin, A., McWilliams, J., and Sangrà, P. (2010). Procedures for offline grid nesting in regional ocean models,. *Ocean Modell.*, 35(1-2) :1–15.
- Matsuura, Y. (1971). Study of the life history of brazilian sardines, sardinella aurita. i. distribution and abundance of sardine eggs in the region of ilha grande, rio de janeiro. *Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo* 20 :33–60., 20 :33–60.

- Matsuura, Y. (1975). A study of the life history of brazilian sardine, *sardinella brasiliensis* : Iii. development of sardine larvae. *Boletim Do Instituto Oceanográfico* 24 :17–29., 24 :17–29.
- Maxim, C. and Maxim, C. (1988). Evaluation du stock de sardinelle ronde (*sardinella aurita*, valenciennes 1874) sénégal-mauritanienne. *Cercetari marine IRDM Constata*, 20/21 :313–344.
- McFarlane, G., Smith, P., Baumgartner, T., and Hunter, J. (2002). Climate variability and pacific sardine population and fisheries. *Geophysical Research Letters*, 32 :195–214.
- Medina-Gaertner, M. (1985). *Etude du oplanton côtière de la baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture*. PhD thesis, Université de Bretagne occidentale.
- Megrey, B., Rose, K., Klumb, R., Hay, D., and Werner, F. (2007). A bioenergeticsbased population dynamics model of pacific herring (*clupea harengus pallasii*) coupled to a lower trophic level nutrient-phytoplankton-zooplankton model : description, calibration, and sensitivity analysis. *Ecological Modelling*, 202(1-2) :144–164.
- Metaxas, A. (2001). Behaviour in flow : perspectives on the distribution and dispersion of meroplanktonic larvae in the water column. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(2) :86–98.
- Metaxas, A. and Saunders, M. (2009). Quantifying the “ bio- ” components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates : Advances and pitfalls. *The Biological Bulletin*, 216 :257–272.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., Rice, J. A., and Marshall, E. (1998). Larval size and recruitment mechanisms in fishes : toward a conceptual framework. *Canadian journal Fisheries and aquatic sciences*, 45 :1657–1670.
- Mittelstaedt, E. (1991). The ocean boundary along the northwest african coast : circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Progress in Oceanography*, 26(4) :307–355.
- Montevecchi, W. and Myers, R. (1997). Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north west atlantic : implications for climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 54 :608–614.
- Morote, E., Olivar, M., Villate, F., and Uriarte, I. (2008). Diet of round sardinella, *sardinella aurita*, larvae in relation to plankton availability in the nw mediterranean. *JOURNAL OF PLANKTON RESEARCH*, 30(7) :807–816.

- Mullon, C., Cury, P., and Penven, P. (2002). Evolutionary individual-based model for the recruitment of anchovy (*engraulis capensis*) in the southern benguela. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(5) :910–922.
- Mullon, C., Fréon, P., Cury, P., Shannon, L., and Roy, C. (2008). A minimal model of the variability of marine ecosystems. *Fish and Fisheries*, 9 :1–17.
- Myers, R. A., MacKenzie, B. R., and Bowen, K. G. (2001). What is the carrying capacity for fish in the ocean? a meta-analysis of population dynamics of north atlantic cod. *Climate Dynamics*, 58 :1464–1476.
- Ndiaye, I. (2013). Etudes de la biologie de la sardinelle ronde *sardinella aurita* valenciennes, 1847 de la zone côtière sénégalaise : Reproduction et croissance. *Mémoire de DEA , IUPA/UCAD*, page 70p.
- Ndoye, S., Capet, X., Estrade, P., Sow, B., Dagorne, D., Lazar, L., Gaye, A., and Brehmer, P. (2014). Sst patterns and dynamics of the southern senegal-gambia upwelling center. *J. Geophys. Res. Oceans*, 119.
- Nelson, D. M. and Goering, J. (1978). Assimilation of silicic acid by phytoplankton in the baja california and the northwest africa upwelling systems. *Limnol. Oceanogr.* 23 : 508-5 17., 23 :508–517.
- Nicolle, A., Garreau, P., and Liorzou, B. (2009). Modelling for anchovy recruitment studies in the gulf of lions (western mediterranean sea). *Ocean Dynamics*, 59(6) :953–968.
- Niquen, N. and Bouchon, M. (2004). Impact of el nino events on pelagic fisheries in peruvian waters. *Deep-Sea Research II*, 51(6) :563–574.
- Nykjaer, L. and Van Camp, L. (1994). Seasonal and interannual variability of coastal upwelling along northwest africa and portugal from 1981 to 1991. *J. Geophys. Res.*, 99(C7) :14197–14207.
- Okuda, T. (1962). Physical and chemical oceanography over continental shelf between cabo frio and vitoria (central brazil). *J. Oceanogr. Soc. Jpn*, 20th anniv.
- Okunishi, T., Yamanaka, Y., and Ito, S. (2009). A simulation model for japanese sardine (*sardinops melanostictus*) migrations in the western north pacific. *Ecological Modelling*, 220(4).
- Onken, R. and Klein, B. (1991). A model of baroclinic instability and waves between the ventilated gyre and the shadow zone of the north atlantic ocean. *J. Phys. Oceanogr.*, 21 :53–67.

- Orbi, A. (1998). Hydrologie et hydrodynamique des côtes marocaines : milieux paraliques et zones côtières. *Commissariat Général, Expo'98*, page 68.
- Ospina-Alvarez, A., Parada, C., and Palomera, I. (2012). Vertical migration effects on the dispersion and recruitment of european anchovy larvae : From spawning to nursery areas. *Ecological Modelling*, 231 :65–79.
- Ould sidina, E., Samb, B., and Corten, A. (2006). Croissance de la sardinelle ronde (*sardinella aurita*) dans la région nord-ouest africaine, estimée à partir des fréquences de tailles, atelier du 28 au 31 août à nouakchott (mauritania). 14 p. A.
- Parada, C., Mullon, C., Roy, C., Fréon, P., Hutchings, L., and van der Lingen, C. (2008). Does vertical migratory behaviour retain fish larvae onshore in upwelling ecosystems ? a modelling study of anchovy in the southern benguela. *Afr. J. Mar. Sci.*, 30(3) :437–452.
- Parrish, R., Bakun, A., Husby, D., and Nelson, C. (1983). Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. in : Proc. expert consultation to examine changes in abundance and species composition of neritic fish resources (sharp g.d. & j. csirke, eds). *FAO Fish. Rep*, 291 :731–778.
- Pascual-Alayón, P., Santamaría, M., and Hernández, E. (2008). Spanish report on the activity of european pelagic trawlers fishing in mauritania and landing in the port of las palmas de gran canaria, spain. nine meeting of the fao working group on the assessment of small pelagic fish off northwest africa nouakchott, mauritania, 20 – 30 april 2009. 23 p.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., and Kooijman, S. (2009). Modeling fish growth and reproduction in the context of the dynamic energy budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research*, 62 :93–105.
- Pelegri, J., Aristegui, J., Cana, L., Gonzalez-Davila, M., Hernandez-Guerra, A., Hernandez-Leon, S., Marrero-Diaz, A., Montero, M., Sangra, P., and Santana-Casiano, M. (2005). Coupling between the open ocean and the coastal upwelling region off northwest africa : water recirculation and offshore pumping of organic matter. *Journal of Marine Systems*, 84(1-4) :3–37.
- Peliz, A., Marchesiello, P., Dubert, J., Marta-Almeida, M. an Roy, C., and Queiroga, H. (2007). A study of crab larvae dispersal on the western iberian shelf : Physical processes. *Journal of Marine Systems*, 68 :215–236.
- Penven, P., Echevin, V., Pasapera, J., Colas, F., and Tam, J. (2005). Average circulation, seasonal cycle, and mesoscale dynamics of the peru current system : A modeling approach. *Geophys. Res.*, 110(C10021).

- Penven, P., Marchesiello, P., Debreu, L., and Lefevre, J. (2008). Software tools for pre- and post-processing of oceanic regional simulations. *Model. Software*, 23(5) :660–662.
- Penven, P., Marchesiello, P., Debreu, L., and McWilliams, J. (2006). Evaluation and application of roms 1-way embedding procedure to the central california upwelling system. *Ocean Modeling*, 12 :157–187.
- Penven, P., Roy, C., and COLIN de VERDIÈRE, A. e. a. (2000). Simulation of a coastal jet retention process using a barotropic model. *Oceanologica Acta* 23 :615–634., 23 :615–634.
- Perry, R., Cury, P., and Brander, K. e. a. (2010). Sensitivity of marine systems to climate and fishing : concepts, issues and management responses. *J. Mar. Syst.*, 79 :427–435.
- Pethybridge, H., Roos, D., Loizeau, V., Pecquerie, L., and Bacher, C. (2013). Responses of european anchovy vital rates and population growth to environmental fluctuations : an individual-based modeling approach. *Ecological Modelling*, 250, 370–383., 250 :370–383.
- Pham-Thuoc and Szypula, J. (1973). Biological characteristic of gilt sardine *sardinella aurita* cuv. et val. 1847 from northwest african. *Coast. Acta Ichthyol. Piscat.*, 3(2) :19–37.
- Pineda, J., Hare, J., and Sponaugle, S. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3) :22–39.
- Planque, B., Bellier, E., and Lazure, P. (2007). Modelling potential spawning habitat of sardine (*sardina pilchardus*) and anchovy (*engraulis encrasicolus*) in the bay of biscay. *Fish. Oceanogr.* 16 :16–30, 16 :16–30.
- Postel, L. (1985). The pelagic cross-shelf and alongshore boundaries of the north west african upwelling region and their annual variability in terms of zooplankton biomass. *Int. Symp. Upw. W Afr., Inst. Inv. Pesq. Barcelona*, 1 :479–487.
- Potts, G. and Wootton, R. (1984). Fish reproduction : strategies and tactics. *Academic Press, London*.
- Radovich, J. (1982). The collapse of the california sardine fishery : what have we learned. *CalCOFI Reports*, 23 :3785–3801.
- Rébert, J. (1983). Hydrologie et dynamique des eaux du plateau continental sénégalais. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanog. Dakar-Thiaroye*, pages 93–186.

- Rebert, J. and Prive, M. (1974). Observation de courant sur le plateau continental sénégalais du cap vert au cap roxo, mars 1974. *Cent. Rech. océanogr. Dakar, Arch. No 4*. 25pp.
- Refk, R. (1985). Synthèse des résultats des travaux océanographiques effectués dans les eaux atlantiques marocaines durant la période 1947-1980. *Trav. & Doc. ISPM*, 53 :21.
- Reyssac, J. (1977). Hydrologie, phytoplancton et production primaire de la baie du lévrier et du banc d'arguin. *Bull. Inst. franç. d'Afrique noire (Dakar), Sér. A*, 39 :487–550.
- Reyssac, J. (1980). Chlorophylle a et production de primaire dans les eaux de la baie du lévrier et du parc national du banc d'arguin. *Bull. Centr. Rech. Océanogr. et des Pêches. Vol 9 fasc. 1*.
- Richardson, P. and Walsh, D. (1986). Mapping climatological seasonal variations of surface currents in the tropical atlantic using ship drifts. *J. Geophys. Res.*, 91(C9) :10537–10550.
- Risien, C. and Chelton, D. (2008). A global climatology of surface wind and wind stress fields from eight years of quikscat scatterometer data. *J. Phys. Oceanogr.*, 38 :2379–2413.
- Rodrigues, R. F. (1973). *Upwelling at Cabo Frio (Brazil)*. PhD thesis, naval post-graduate School. Monterey.
- Rose, K., F. Werner, F., B. Megrey, B., M. Aita, M., Yamanaka, Y., Hay, D., Schweigert, J., and Foster, M. (2007). Simulated herring growth responses in the northeastern pacific to historic temperature and zooplankton conditions generated by the 3-dimensional nemuro nutrient-phytoplanktonzooplankton model. *Ecological modelling*, 202(1-2) :184–195.
- Rothschild, B. J. (2000). "fish stocks and recruitment" : the past thirty years. *Ices Journal of Marine Science*, 57(2) :191–201.
- Roy, C. (1989). Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du sénégal. *Oceanologica Acta*, 1989, 12(4) :361–369.
- Roy, C. (1992). *Réponses des stocks de poissons pélagiques a la dynamique des upwellings en Afrique de l'Ouest : analyse et modélisation*. PhD thesis, Université de Bretagne Occidentale.
- Roy, C. (1998). An upwelling-induced retention area off senegal : A mechanism to link upwelling and retention processes. *South African Journal of Marine Science*, 19 :89–98.

- Rykaczewski, R. R. and Checkley, D. (2008). Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(6) :1965–1970.
- Sabatès, A., Martin, P., Lloret, P., and Raya, V. (2006). Sea warming and fish distribution : the case of the small pelagic fish, sardinella aurita, in the western mediterranean. *Global Change Biology*, 12 :2209–2219.
- Saha, S., Moorthi, S., Pan, H.-L., Wu, X., Wang, J., and Nadiga, S. e. a. (2010). The ncep climate forecast system reanalysis. *Bull Am Meteorol Soc*, page 91.
- Salat, J. and Cruzado, A. (1981). Masses d’eau dans la mediterrannée occidentale : Mer catalane et eaux adjacentes. *Rapports et Proces-Verbaux Des Reunions-Commission Internationale Pour l’Exploration Scientifique de La Mer Mediterranée (CIESM)*. V. 27 (6).
- Samba, O. (2011). Nouvelle évaluation des caractéristiques biologiques de sardinella aurita (valenciennes, 1847) et sardinella maderensis (lowe, 1841). *Mémoire de DEA , IUPA/UCAD*, page 45p.
- Santos, A., Miguel, P., Alexander, S., and et al. (2005). Decadal changes in the canary upwelling system as revealed by satellite observations : their impact on productivity. *J. Mar. Res.*, 63 :359–379.
- Santos, A. M. P., Peliz, A., Dubert, J., Oliveira, P. B., Angélico, M. M., and Ré, P. (2004). Impact of a winter upwelling event on the distribution and transport of sardine (sardina pilchardus) eggs and larvae off western iberia : a retention mechanism. *Continental Shelf Research*, 24(2) :149–165.
- Sanyo (2002). Etude pour le plan d’aménagement des ressources halieutique en république islamique mauritanie. techno marine, inc. sanyo overseas agro-fisheries consultants co. ltd. chapitre 1-9 : pages variables.
- Schemainda, R., Nehring, D., and Schulz, S. (1975). Ozeanologische untersuchungen zum produktionspotential der nordwestafrikanischen wasserauftriebsregionen 1970–1973. *Geodatische und Geophysikalische Veroffentlichungen Reihe*, IV :1–88.
- Schmidt, W. (1972). Results of the undp (sf) / fao regional fisheries survey in west africa. *Report N°. 1. Deep-scattering Sardinella aurita off Mauritania. Marine Biology*, 16 :91–101.
- SCOR (1975). Coastal upwelling processes. *CUEA Newsletter*, 4 :12–20.

- Scott, B. E., Marteinsdottir, G., Begg, G. A., Wright, P. J., and Kjesbu, O. S. (2006). Effects of population size/age structure, condition and temporal dynamics of spawning on reproductive output in atlantic cod (*gadus morhua*). *Ecological Modelling*, 191(3-4) :383–415.
- Shchepetkin, A. and McWilliams, J. (2005). The regional ocean model system (roms) : a split explicit, free-surface, topography following coordinate oceanic model. *Ocean Modelling*, 9 :347–404.
- Smith, W. and Sandwell, D. (1997). Global sea floor topography from satellite altimetry and ship depth sounding. *Science* 277 :1956–1962., 277 :1956–1962.
- Soto-Mendoza, S., Parada, C., Castro, L., Colas, F., and Schneider, W. (2012). Modeling transport and survival of anchoveta eggs and yolk-sac larvae in the coastal zone off central-southern chile : Assessing spatial and temporal spawning parameters. *Progress in Oceanography*, 92-95 :178–191.
- Sow, B. (2014). *Etat Moyen et Variabilité Saisonnière de l’upwelling Sénégal-Mauritanien : Approche Modélisation*. PhD thesis, Université Cheikh Anta Diop de Dakar.
- Spall, M. (1992). Rossby wave radiation in the cape verde frontal zone. *J. Phys. Oceanogr.*, 22 :796–807.
- Stenevik, E., Sundby, S., and Cloete, R. (2007). Diel vertical migration of anchovy engraulis encrasicolus larvae in the northern benguela. *Afr. J. Mar. Sci.*, 29(1) :127–136.
- Stramma, L. (1984). Geostrophic transport in the warm water sphere of the eastern subtropical north atlantic. *J. Mar. Res.*, 42 :537–558.
- Stramma, L., Huttel, S., and Schafstal, J. (2005). Water masses and currents in the upper tropical northeast atlantic off northwest africa. *J. Geophys. Res.*, 110(C12006).
- Sundby, S. (1991). Factors affecting the vertical distribution of eggs. *ICES Marine Science Symposia*, 192 :33–38.
- Tacon, A. G. J. (2004). Use of fish meal and fish oil in aquaculture : a global perspective. *Aquatic Resources, Culture and Development*, 1 :3–14.
- Taleb, O. (2005). *Les ressources de petits pélagiques en Mauritanie et dans la zone nord ouest africaine : variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic*. PhD thesis, Agrocampus Rennes Pôle Halieutique, Rennes.
- Thiao, D. (2012). Bioécologie et exploitation des petits pélagiques au sénégal. *Sub-Regional Fisheries Commission, Dakar*.

- Tomczak, M. (1981). An analysis of mixing in the frontal zone of south and north atlantic central water off north-west africa. *Prg. Oceanogr.*, 10 :173–192.
- Touré, D. (1983). 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 :186p.
- Trathan, P., Murphy, E., Forcada, J., Croxall, J., K., R., and S.E., T. (2006). Physical forcing in the southwest atlantic : ecosystem control. in : Top predators in marine ecosystems (eds i.l. boyd, s. wanless, c.j. camphuysen) (symposium of the zoological society london). *Cambridge University Press, Cambridge*.
- Troupin, C., Machin, F., and Ouberdous, M. e. a. (2010). High-resolution climatology of the northeast atlantic using data-interpolating variational analysis (diva). *J. Geophys. Res.*, 115(C005512).
- Twatwa, N., van der Lingen, C., Moloney, C., and Field, J. (2005). Characterising and comparing the spawning habitats of anchovy engraulis encrasicolus and sardine sardinops sagax in the southern benguela upwelling ecosystem. *Journal of climate*, 27(2) :487–499.
- Van Camp, L., Nykjaer, L., Mittelstaedt, E., and Schlittenhardt, P. (1991). Upwelling and boundary circulation off northwest africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Prog Oceanogr*, 26 :357–402.
- Wague, A. and M'Bodj, O. B. (2002). Etude de quelques aspects de la reproduction chez la sardinelle ronde sardinella aurita (valenciennes, 1847) pêchée le long des cotes mauritaniennes. *Bulletin Scientifique de l'Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches*, 29 :13–18.
- Ware, D. M., Rojas de Mendiola, B., and Newhouse, D. S. (1980). Behaviour of first-feeding peruvian anchovy larvae, engraulis ringens j. in sherman, k. et hempel, g., éditeurs : Symposium on early life history of fish, volume 178, pages 80–87. *Conseil International pour l'Exploitation de la Mer, Rapport et procès-verbaux des réunions*.
- Werner, F. E., Quinlan, J. A., Lough, R. G., and Lynch, D. R. (2001). Werner, f. e., quinlan, j. a., lough, r. g. et lynch, d. r. (2001). spatially-explicit individual based modeling of marine populations : a review of the advances in the 1990s. *Sarsia*, 86(6) :411–421.
- Woodhead, A. (1960). Nutrition and reproductive capacity in fish. *Proceedings of the Nutrition Society*, 19 :23–28.
- Wooster, W., Bakun, A., and McLain, D. (1976). The seasonal upwelling cycle along the eastern boundary of the north atlantic. *Journal of Marine Research*, 34 :131–140.

- Wootton, R. (1992). Ecology of teleost fishes. *2nd edn. Chapman & Hall, London.*
- Worley, S. J., Woodruff, S., Reynolds, R., Lubker, S., and Lott, N. (2005). Icoads release 2.1 data and products. *Int. J. Climatol.*, 25(7) :823–842.
- Xi, Y. (2009). *Modeling the seasonal and interannual variability of Peruvian anchovy (Engraulis ringens) population dynamics : linking environmental conditions with fish.* PhD thesis, The University of Maine.
- Young, B., Harris, R., Alheit, J., Beaugrand, G., Mantua, N., and Shannon, L. (2004). Detecting regime shifts in the ocean : data considerations. *Elsevier Ltd. All rights reserved.*, pages 144–164.
- Zeeberg, J., Corten, A., Tjoe-Awie, P., Coca, J., and Hamady, B. (2008). Climate modulates the effects of sardinella aurita fisheries off northwest africa. *Journal of climate*, 89 :65–75.
- Zenk, W., Klein, B., and Schroder, M. (1991). Cape verde frontal zone. *Deep-Sea Research*, 38(I) :S505–S530.
- Zwolinski, J., Stradoudakis, Y., and Soares, E. (2001). Intraannual variation in the batch fecundity of sardine off portugal. *J. Fish Biol.*, 58(C7) :1633–1645.