HAL
open science

Relations environnement et évolution spatio-temporelle des petits poissons pélagiques dans le système d'upwelling de la zone NW Africaine

Mohamed Ahmed Ahmed Jeyid

To cite this version:

Mohamed Ahmed Ahmed Jeyid. Relations environnement et évolution spatio-temporelle des petits poissons pélagiques dans le système d'upwelling de la zone NW Africaine. Océan, Atmosphère. Université du Littoral Côte d'Opale, 2016. Français. NNT : 2016DUNK0438 . tel-01551789

HAL Id: tel-01551789

https://theses.hal.science/tel-01551789v1

Submitted on 30 Jun 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Thèse de doctorat de l'Université du Littoral

École Doctorale 104 « *Science de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement* » Spécialité : Géoscience, Écologie, Paléontologie, Océanographie

Relations environnement et évolution spatio-temporelle des petits poissons pélagiques dans le système d'upwelling de la zone NW africaine

Thèse présentée par

Ahmed JEYID Mohamed Ahmed

Soutenue le 12 Décembre 2016

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université du Littoral Côte d'Opale

Jury :

Olivier LE PAPE, Professeur, Agrocampus Ouest	Rapporteur
Luis TITO-DE-MORAIS, Directeur de recherches, IRD	Rapporteur
Jacques MASSE, Chercheur Ifremer Nantes	Examinateur
Mahfoud TALEB OULD SIDI , Directeur de Recherche , Mauritanie	Examinateur
Ad CORTEN, Chercheur RIVO- Netherlands	Examinateur
Rachid AMARA, Professeur ULCO, France	Directeur de thèse
Vincent VANTREPOTTE, Chercheur CNRS, France	Co-encadrant
Mahmoud BACHA, Chercheur CNRS	Invité

Avant-propos

Cette thèse s'inscrit dans le cadre d'une convention de collaboration entre l'Université du Littoral Côte d'Opale (ULCO) et l'Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches (IMROP), Mauritanie.

Dans le cadre de cette convention, monsieur AHMED JEYID Mohamed Ahmed a bénéficié d'une bourse de mobilité financée par l'Ambassade de France en Mauritanie.

Les travaux de recherche ont été effectués au sein du laboratoire d'Océanologie et Géosciences à la Maison de la Recherche en Environnement Naturel de Wimereux sous la direction du professeur Rachid AMARA.

Liste des figures

Figure 1. Différents types de contrôles trophiques au sein d'un réseau trophique simplifié à quatre niveaux dans un écosystème marin et rôle des poissons pélagiques dans ces réseaux. Le facteur de contrôle est représenté par la ligne rouge et les réponses par les lignes bleues (d'après Cury *et al*., 2002). …….. 19

Figure 2. Les changements environnementaux peuvent affecter les populations de poissons à tous les niveaux d'organisation biologique (Rijnsdorp *et al*., 2009)…… 20

Figure 3. Évolution des captures mondiales des petits poissons pélagiques par rapport aux poissons démersaux…….. 21

Figure 4. Évolution des captures (normalisées en pourcentage) d'anchois (trait pointillé) et de sardines (trait plein) dans différents systèmes d'upwelling. (D'après Alheit *et al*., 2009)…. 24

Figure 5. Carte schématique montrant la localisation des 3 zones d'upwelling et les principaux courants (en bleu clair, les courants de surface, en bleu foncé les courants de fonds), les zones de rétention (orange) et de dispersion (vert) sur le plateau continental, la zone frontale (ligne pointillée) entre les masses d'eau (NACW, North Atlantic Central Water ; SACW: South Atlantic Central Water; AC: Azores Current; CanC: Canary Current). (Modifié d'après Arístegui *et al*., 2009 et Cropper *et al*., 2014)…… 25

Figure 6. Topographie de la zone de l'upwelling Nord-Ouest africain issu de GEBCO 30'. Les iso-contours 200 et 2000 m de profondeur sont indiqués en noir…… 26

Figure 7. Distribution saisonnière du vent ($m.s^{-1}$), de la température (SST °C) et de la Chlorophylle-*a* ($mg.m^{-3}$) au cours des différentes saisons (d'après PELEGRÍ et PEÑA-IZQUIERDO, 2015)……..28

Figure 8. Présentation des 4 espèces étudiées: (a) la sardine, *Sardina pilchardus* ; (b) sardinelle ronde, *Sardinella aurita*; (c) sardinelle plate, *Sardinella maderensis* et (d) l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (crédits photos : Braham et Corten, 2015)……..30

Figure 9. Carte synthétique représentant les zones de répartition et les aires de ponte de la sardine dans la zone nord-ouest africaine (Chlaida, 2009)……..32

Figure 10. Schéma migratoire de *Sardinella aurita* (d'après Corten, 2012 adapté de Boely and Fréon 1979)……...34

Figure 11. Capture des deux espèces de sardinelle (*S. aurita* and *S. maderensis*) au large de l'Afrique du Nord-Ouest (d'après Braham et Corten, 2015) et par pays (d'après Corten, 2012)…….35

Figure 12. Capture des petits poissons pélagiques au large de l'Afrique du Nord-Ouest par pays et par espèces (données FAO)……..37

Figure 13. Changement de la distribution des stocks de petits pélagiques. (a) : extension vers le sud de la sardine et (b) extension vers le nord de la sardinelle (d'après Fréon *et al.*, 2009)…….42

Figure 14. Évolution des captures de sardines et sardinelles dans la sous-région (données FAO)…….43

Figure I.1. Study area the NW Africa region from 10° to 35°N showing the position of stations analyzed…….. 54

Figure I.2. Space-time Hovmöller plot of the seasonal and interannual variability of the Chl *a* (mg/m^3) obtained from 1998 to 2013 with three different sensor: SeaWiFS 1998-2001; MERIS 2002-2011and Modis 2012-2013……55

Figure I.3. Seasonal and latitudinal evolution of a) SST (°C), b) CUI (m3s^{-1}100m^{-1}), c) turbulence (m^{3}s^{-3}) and d) Chl *a* concentration (mg.m^{-3}) from 2002 to 2011…… 60

Figure I.4. Annual and latitudinal evolution of a) SST (°C), b) CUI (m^{3}s^{-1} 100m^{-1}), c) turbulence (m^{3}s^{-3}) and d) Chl *a* concentration (mg.m^{-3}) from 2002 to 2011…… 63

Figure I.5. Annual evolution of a) SST (°C), b) CUI (m^{3}s^{-1}100m^{-1}), c) turbulence (m^{3}s^{-3}) and Chl *a* concentration (mg.m^{-3}) from 2002 to 2011 in the three upwelling zones as described in section 3.1: black circle : 10°-19° lat N; with square : 20°-25° lat N and black triangle: 26°-35° lat N. ……..65

Figure I.6. Map of the relative contribution of the seasonal cycle to the total variance of the Chl *a* and SST MERIS 8D time series estimated from the Census X-11 decomposition procedure and distribution of the significant monotonic trends (expressed in %/yr) in Chl *a* and SST over the MERIS time period (2002-2012). White pixels represent data for which no significant change has been evidenced from the Mann Kendall seasonal test (p>0,05)……. 68

Figure I.7. Latitudinal variation in the phenology (peak timing, duration, duration of the growth period and amplitude) of the phytoplankton bloom from 2002 to 2011…….71

Figure I.8. Annual evolution of the phenology of phytoplankton bloom from 2002 to 2011 in the three upwelling zones as described in section 3.1. (a): 25-35° lat N ; (b): 20-25° lat N and (c): 10-19° lat N……73

Figure II.1. Study area off NW Africa showing the acoustic transect prospected from 1995 to 2006. The major capes and the main geographic features and oceanographic currents are

indicated. Frontal zone between water masses (dashed line) and mesoscale eddies (cyclones and anticyclones) south of the Canary Islands. NACW: North Atlantic Central Water; SACW: South Atlantic Central Water; AC: Azores Current; CanC: Canary Current; MC: Mauritanian Current; NEC: North equatorial Current; NECC: North equatorial Countercurrent. ……84

Figure II.2. Annual and latitudinal evolution of (a) Chl *a* concentration ($mg.m^{-3}$), b) SST (°C), c) CUI (m^3s^{-1} $100m^{-1}$), d) Wind Index Mixing (m^3s^{-3}) and e) Coastal Index of Retention (CIR) from 1995 to 2006…….....…….91

Figure II.3. Anchovy, sardine and sardinella time series evolution of biomass (a), abundance (SA) and position of the centre of gravity of species abundance. The straight black line indicate the mean position of the centre of gravity of each species during the period 1995 to 2006……...95

Figure II.4. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to anchovy abundance: Depth (a), SST (b), WMI (c), CUI (d), CIR(e) and Chl *a* (f). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis…….97

Figure II.5. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to sardine abundance: Depth (a), SST (b), WMI (c), CUI (d) and Chl *a* (e). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis…….....…..98

Figure II.6. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to sardinella abundance: Depth (a), SST (b), WMI (c), CUI (d), CIR(e) and Chl *a* (f). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis……..99

Figure II.7: Anchovy/sardine biomass off Morocco and Mauritania during the summer (June-August) from 1994 to 2006 estimated by scientific acoustic cruises conducted by the Russian vessels « ATLANTIDA » and l'AtlantNIRO (Data from FAO)…….....……103

Figure: III.1. Map showing the study area off Mauritanian coast……115

Figure: III.2. Seasonal (left column) and interannual (right column) of environmental conditions (Chl a , WMI, CUI , SST and SLA) off the Mauritanian coast between 16°N and 21°N ……...120

Figure III.3. Monthly and annual average trends of sardine (a ,b) and sardinella (c, d) CPUE in the five latitudes in the Mauritanian Exclusive Economic Zone (EEZ)…….121

Figure III.4. Monthly average trends of sardine (black bar chart) and sardinella (gray bar chart) catches (tons) caught by pelagic fleets in the Mauritanian Exclusive Economic Zone (EEZ) during the period 1998-2011. Efforts (fishing days) are represented by dotted lines…..... 122

Figure III.5. Modeled effect of years (a, b) and months (c, d) on sardine and sardinella CPUE in the Mauritania waters. ……123

Figure III.6. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to CPUE of sardine and sardinella: Latitude (a, b), CUI (c, d), SST (e, f), Chl a (g, h), WMI (i) and SLA (j). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis…….126

Figure IV.1. Map of *Sardinella aurita* ● sampling areas. ▥ , observed nursery grounds (adapted from Boëly *et al*., 1982); - - - -, main frontal zone between North Atlantic Central Water (NACW) and South Atlantic Central Water (SACW) masses; , mesoscale Canary Island eddies; ---→, CanC: Canary Current; MC: Mauritanian Current; NEC: North equatorial Current; NECC: North equatorial Countercurrent……..145

Figure IV.2. Linear discriminant analysis scores for the classification of otoliths of Sardinella aurita by sampling areas (five areas; Fig. IV-1) based on pooled data of shape indices and Fourier descriptors [only barycentres (●) are shown]……..149

Figure IV.3. Proportional classification of Sardinella aurita individuals between sampling areas in the discriminant analyses. , area 1, Nador; , 2 Casablanca; , 3 north Mauritania; , 4 south Mauritania; , 5 Dakar……150

Figure IV.4. Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram on Euclidean distances among mean otoliths shape indices and Fourier descriptors for group A (Nador, Alboran Sea), group B (Casablanca, northern Morocco) and group C (Senegalese-Mauritanian) *Sardinella aurita* otoliths from the five sampling areas …… 152

Figure IV.5. Average outline of otoliths from the three groups identified based on mean Fourier descriptors within each group: group A, Nador–Alboran Sea; , group C, Casablanca; , group C, Senegalese-Mauritanian. D: dorsal; V: ventral; E: excisura major; R: rostrum; A: anti-rostrum; P, post-rostrum…….....…….153

Figure 15. Log de la densité acoustique (SA totale des petits pélagiques) jour et nuit toutes années confondues 1995-2006 (zone mauritanienne) (D'après Braham, 2013). …….159

Liste des tableaux

Table 1. Contribution des captures en 2014 et changement depuis l'année dernière (pourcentage) pour les principales espèces de petits pélagiques au large de l'Afrique du Nord-Ouest (région située entre la frontière sud du Sénégal et la frontière Atlantique nord du Maroc) …….....38

Table I.1. Results of decomposed using the Census X-11 method for Sea Surface Temperature (SST), coastal upwelling index (CUI), Wind mixing index (W^3) and Chlorophyll *a* concentration (Chl *a*) in the three identified upwelling regions. St; seasonal trend (%); T: annual trend (%) and A: the amplitude of the changes ($\%.yr^{-1}$). Bold values are significant at the 95% level (in bracket the probability of rate of change).....64

Table I.2. Correlation of bloom magnitude, peak timing, duration and growing period with SST,CUI and wind index in the three distinct upwelling zones during the period 2002-2011. The maximum chlorophyll concentration during the bloom period was used to represent bloom magnitude. Data indicated the *p* value (bold values are statistically significant).....72

Table II.1. Spatial autocorrelation in the environmental variables estimated by Moran's I statistic……..89

Table II.2. The contribution of selected variables in the GAM model: Independent (lone contribution) based on generalized additive modeling…….93

Table II.3. Backward stepwise selected GAM with deviance explained (%), GCV: generalized cross validation and p-value……..94

Table III.1. The contributions of selected environmental variables in the GAM model: independent (lone contribution) based on generalized additive modelling……123

Table III.2. Backward stepwise selected GAMs with deviance explained (%). GCV: generalized cross validation. AIC: Akaike's information criterion and Adjusted R-sq. (* : *not significant . p<0.05).* The final model considered is indicated by bold and italic type…….125

Table IV.1. Summary information of Sardinella aurita samples analysed in the study (age groups 2 and 3 years): sampling areas, localities, area code (Fig. IV.1) dates, total lengths (LT) and number (n) of otoliths analysed…… .146

Table IV.2. Jack-knifed classification matrix of the discriminant analysis of Sardinella aurita between sampling areas (Fig. IV-1). Correct classification in bold; overall classification success; 51%, Wilk's λ=0.017, P<0.001)……..149

Table IV.3. Jack-knifed classification (%) matrix of the linear discriminant analysis between the three groups (A, B and C) of *Sardinella aurita* identifier with the cluster analysis. Correct classifications are shown in bold; overall classification success 78%;Wilk's λ=0.101, P<0.001……..... 149

Sommaire

1. Introduction générale : **18**

1.1. Fluctuations des ressources halieutiques: cas des petits pélagiques 18

1.1.1. Les petits poissons pélagiques: une ressource importante ...mais instable 20

1.1.2. Les petits pélagiques: espèces dominantes des écosystèmes d'upwelling 22

1.2. Les petits pélagiques de la sous-région NW africaine : 24

1.2.1. L'upwelling des Canaries 24

1.2.2. Les petits poissons pélagiques du système d'upwelling Nord-Ouest africain 29

1.2.3. La pêcherie de la zone Nord-Ouest Africaine 36

1.2.4. État des connaissances sur l'influence de l'environnement sur les petits pélagiques 40

1.3. Objectifs et organisation de la thèse 44

2. Changements récents de l'environnement côtier du système d'upwelling des Canaries à partir de l'étude des observations satellitaires: variations saisonnières et interannuelles **47**

Introduction du chapitre 48

Recent coastal environmental changes in the Canaries upwelling system as revealed by satellite observations: seasonal and interannual variations 51

2.1. Abstract: 51

2.2. Introduction 52

2.3. Data and methods 53

2.3.1. Sea surface temperature 56

2.3.2. Wind mixing and upwelling indices 56

2.3.3. Chlorophyll *a* concentration and phytoplankton phenology 57

2.3.4. Time series decomposition and trend analysis 58

2.4. Results and discussion: 59

2.4.1. Seasonal and latitudinal variation patterns in SST, upwelling index, turbulence and Chl *a* 59

2.4.2. Latitudinal and temporal trends in SST, upwelling index, turbulence and Chl *a*. 62

2.4.3. Impacts of physical environmental parameters on phytoplankton bloom trends and phenology 69

2.5. Conclusions 74

2.6. Acknowledgments 75

3. Relation entre l'abondance des petits poissons pélagiques et les facteurs environnementaux dans le système d'upwelling des Canaries (NW Afrique): une analyse basée sur des données hydroacoustiques et satellitaire **76**

Introduction du chapitre: 77

Relationship between abundance of small pelagic fishes and environmental factors in the Canary Current upwelling ecosystem (North West Africa): an analysis based on hydroacoustic and satellite data 79

3.1. Abstract: 79

3.2. Introduction: 81

3.3. Materials and methods: 83

3.3.1. Study area 83

3.3.2. Data sources 85

3.3.2.1. Acoustic data: 85

3.3.2.2. Environmental data 86

3.3.3. Statistical modelling 88

3.4. Results 90

3.4.1. Environmental conditions off NW Africa 90

3.4.2. Anchovy, sardine and sardinella spatial and inter-annual abundance patterns ... 92

3.4.3. Influence of environmental conditions on fish spatial and inter-annual abundance patterns 92

3.5. Discussion 100

3.6. Acknowledgements 107

4. Effets environnementaux sur les patterns spatio-temporels d'abondances et de distributions de la sardine, *Sardina pilchardus* et des sardinelles au large de la côte mauritanienne (NW Afrique) **108**

Introduction du chapitre 109

Environmental effects on spatio-temporal patterns of abundance and distribution of *Sardina pilchardus* and sardinella off the Mauritanian coast (North-West Africa) 111

4.1. Abstract: 111

4.2. Introduction: 112

4.3. Materials and methods: 114

4.3.1. Catch and effort data 114

4.3.2. Environmental data 115

4.3.3. Generalized additive model fitting procedures 117

4.4. Results: 119

4.4.1. Environmental conditions along the Mauritanian coast 119

4.4.2. Sardine and sardinella seasonal and inter-annual CPUE pattern 121

4.4.3. Relationship with environmental variables 121

4.5. Discussion: 127

4.5.1. Environnemental effects on sardinella spatio-temporal abondance 128

4.5.2. Environnemental effects on sardine spatio-temporal abondances 131

4.5.3. Sardine/sardinella interactions 133

4.6. Acknowledgements: 135

5. Étude de la structuration des populations de la sardinelle ronde *Sardinella aurita* dans le système d'upwelling des Canaries (NW Afrique) à partir de l'analyse de la forme des otolithes ……..136

Introduction du chapitre 137

Insights on stock structure of round sardinella *Sardinella aurita* off north-west Africa based on otolith shape analysis 141

5.1. Abstract: 141

5.2. Introduction: 142

5.3. Materials and methods: 144

5.3.1. Sampling and age determination: 144

5.3.2. Image acquisition and shape measure: 144

5.3.3. Size correction and multivariate analyses: 146

5.4. Results: 147

5.5. Discussion 149

6. Discussion générale et perspectives **155**

6.1. Analyse critique et limites des données 156

6.2. Principaux résultats obtenus dans le cadre de la thèse 164

6.3. Perspectives : 173

Bibliographie générale : 176

REMERCIEMENTS :

Je tiens à remercier les membres du jury qui ont accepté de juger ce travail. Je commencerai tout d'abord par remercier mon directeur de thèse Rachid AMARA, dont les conseils avisés et amicaux ont véritablement permis à ce travail d'être mené à terme. Sans lui, j'aurais sans doute continué à errer dans mes analyses et mes interprétations : il aura été mon guide, exigeant et enthousiaste, tout en mettant à ma disposition sa vaste expérience, conseils et interprétations pour m'aider à accomplir ce travail, qui n'aurait pu être mené à bien sans son entière implication, sa patience et gentillesse. Ma gratitude envers lui dépasse largement le cadre de l'encadrement doctoral et j'espère garder sa confiance future en développant plus de collaborations.

Je remercie ensuite Mrs Olivier LE PAPE et Luis TITO-DE-MORAIS qui ont eu la gentillesse de rapporter ce travail avec beaucoup d'implication et d'attention. Qu'ils soient assurés de toute ma gratitude et de mon profond respect. La richesse des questions et des remarques soulevées constituent une motivation supplémentaire pour la suite de ce travail.

Mes remerciements vont également à Mr Jacques MASSE pour sa présence et accepter de présider le jury. Ce n'aura pas été la première fois dans ce travail que sa relecture et ses remarques auront été bénéfiques.

Un grand merci à Mr Ad CORTEN, sa connaissance de la zone a été précieuse depuis le début de cette thèse, de même que ses conseils amicaux. Ma gratitude et mon amitié lui sont acquises depuis longtemps et je suis heureux de l'en assurer ici une nouvelle fois

Je tiens à remercier chaleureusement Mr Mahfoudh TALEB SIDI de s'être déplacer pour juger ce travail et être parmi les honorables membres du jury malgré ses charges de recherches et de responsabilités. Ii est un peu à l'origine de cette thèse, et maintenant qu'elle s'achève, je ne peux que lui en être reconnaissant. Sa confiance et son amitié auront toujours été constants, même à des moments difficiles. En espérant que cela continue dans le futur.

Je remercie Mr Vincent VANTREPOTTE d'avoir accepté de co-encadrer ce travail et pour son aide dans l'analyse et l'interprétation de mes résultats, pour sa bienveillance et sa disponibilité.

Ce travail n'aurait jamais pu voir le jour sans l'accord et le soutien du Mr M'Bareck Ould Soueilim, Directeur Général de l'IMROP. Je lui en suis très reconnaissant, qu'il trouve ici le témoignage de ma profonde considération.

Je tiens à remercier particulièrement Mr Mahmoud BACHA, de sa forte implication dans mon travail depuis le début jusqu'à la fin. Il a également toujours consacré beaucoup de son temps pour discuter les résultats des analyses et d'apporter ses suggestions et critiques. Je le remercie beaucoup, ses conseils pertinents m'ont été d'une grande efficacité pour l'amélioration de la qualité de ce manuscrit, tant en terme de rédaction que de présentation. Je le remercie aussi de m'avoir permis de changer les idées et de me soutenir dans les moments difficiles. C'est un grand honneur pour moi qu'il soit parmi les membres du jury de ma thèse. Qu'il soit assuré de toute ma gratitude et de mon profond respect.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à l'ambassade de France à Nouakchott en particulier l'équipe de SCAC pour son soutien financier pour la réalisation de cette thèse. Qu'elle soit assurée de mes plus vifs remerciements et de l'expression de toute mon estime.

Je suis redevable à l'ULCO, en particulier à mon Laboratoire d'accueil, le LOG, ainsi qu'à toute l'équipe pour m'avoir accueillie pendant mes années de thèse. Ils m'ont offert un cadre de travail très enrichissant. Effectivement, ce travail est le fruit d'énorme efforts d'une équipe dévouée pour ne citer que : Mahmoud Bacha, David Dessailly et Anne-Hélène Rêve. Qu'ils trouvent ici ma reconnaissance et mon estime.

J'arrive bientôt au terme de ces remerciements mais auparavant je tiens à remercier tous mes collègues de l'IMROP pour tous leurs gestes d'encouragements et d'appui qu'ils ont toujours exprimés à mon égard, leur bonne humeur m'a permis de travailler dans une ambiance agréable, je pense plus particulièrement à ceux du Laboratoire d'Evaluation de ressources Vivantes et Aquatiques (LERVA).

Mes remerciements vont également à tous ceux qui d'une manière ou d'une autre ont contribué à la réalisation de ce travail.

A ma famille pour avoir supporter mon absence, qui s'inquiète régulièrement de ce que je fais et se demande comment on peut être étudiant aussi longtemps.

Et bien sûr, je terminerai par mes parents en particulier ma Mère, mon grand frère Aly Dartige, mes sœurs et mes frères.

Résumé :

Le système d'upwelling nord-ouest africain au large du Maroc, de la Mauritanie, de la Gambie et du Sénégal est le système le plus productif au monde en termes de productivité primaire. Cette productivité se traduit par une importante biomasse de poissons principalement dominée par les petits poissons pélagiques qui sont les principales ressources vivantes exploitées de la région. Dans un contexte de gestion partagée par plusieurs pays des ressources halieutiques de la région, comprendre les facteurs qui contrôlent la répartition spatiale des populations des petits pélagiques et l'évolution de leurs abondances est un enjeu crucial pour les pêcheries et le développement socio-économique de la région.

Le but principal de cette thèse est d'une part de décrire les variations saisonnières et interannuelles de l'environnement marin de l'upwelling des Canaries le long de la côte nord-ouest de l'Afrique, et d'autre part de relier ces variations avec les dynamiques spatio-temporelles des principales espèces de petits pélagiques d'importance commerciale de cette zone. Nous avons utilisé différents jeux de données disponibles et développé différentes approches afin d'avoir une vision la plus complète possible du fonctionnement de cet écosystème. Ainsi, nous avons combiné des données satellitaires, des données de campagnes scientifiques acoustiques, des statistiques de pêche et des analyses de formes d'otolithes.

Le long des côtes NW africaines (10°-35°N), nos données nous ont permis d'identifier trois régions avec une saisonnalité et une intensité de l'upwelling bien différencié. La région présente une forte variabilité latitudinale et temporelle des conditions environnementales. La partie sud de la zone (~ entre 10° et 24°N) se caractérise par des eaux plus chaudes et plus riches en Chlorophylle-a que la partie nord. La majeure partie de la variabilité des paramètres environnementaux étudiés est due à la saisonnalité (>60%). Au cours de la période d'étude (2002-2012), nous avons noté une tendance significative au réchauffement allant de 0,01 °C à 0,04 °C.an^{-1} et un renforcement général de l'upwelling, mais une tendance à la baisse de la concentration en Chl *a* dans l'ensemble de la zone étudiée. Il existe un gradient latitudinal sud-nord de la phénologie du bloom de phytoplancton (période, durée et l'ampleur du bloom). Cependant, il n'y a pas de tendances interannuelles significatives de la phénologie du bloom phytoplanctonique ni de corrélations ou tendances avec les paramètres physiques de l'environnement étudiés (SST, indice d'upwelling, vent).

L'écosystème du courant des Canaries se caractérise par le couple sardines/sardinelles. L'anchois, bien que présent dans cet écosystème, ne joue pas un rôle aussi important que dans

les autres systèmes d'upwelling. Les relations entre les abondances d'anchois, de sardines et de sardinelles avec les paramètres environnementaux ont été étudiées à différentes échelles à l'aide de modèles additifs généralisés (GAM). Les résultats de notre étude indiquent que les variations spatio-temporelles de l'abondance de l'anchois et de la sardinelle sont davantage contrôlées par le gradient thermique que par la productivité biologique. La sardine semble être plus contrôlée par une fenêtre environnementale optimale d'intensité d'upwelling et de température “optimal upwelling and temperature windows". Nous avons pu pour la première fois mettre en évidence l'existence d'une alternance temporelle d'abondance entre l'anchois et la sardine comme cela est connu dans d'autres systèmes d'upwelling.

Enfin, pour contribuer à la connaissance sur la structuration des populations de la sardinelle ronde qui préoccupent les scientifiques et les gestionnaires des pêches, nous avons mené une étude sur l'analyse de la forme des otolithes. L'existence possible de plusieurs stocks de sardinelle en lien avec des structures océanographiques ne confortent pas la politique de gestion actuelle qui considère un stock unique au large de la côte NW africaine.

Abstract

The North West African upwelling system off Morocco, Mauritania, Gambia and Senegal is the most productive system in the world in terms of primary productivity. This productivity results in a large fish biomass dominated by small pelagic fish which are the main living resources exploited in the region. In a context of shared management of fisheries resources by several countries in the region, understanding the factors that control the spatial distribution of populations of small pelagic fish and the evolution of their abundances is a crucial issue for fisheries and the socio-economic development of the region.

The main objective of this thesis is to describe the seasonal and interannual variations of the marine environment of the Canary upwelling along the northwest coast of Africa and to link these variations with the spatio-temporal dynamics of the main small pelagic species of commercial importance of this zone. We have used different sets of data available and developed different approaches in order to have a complete view of the functioning of this ecosystem. Thus, we have combined satellite data, acoustic scientific survey data, fishing statistics and analysis of otolith shapes.

Along the NW African coasts (10 ° - 35 ° N), our data allowed us to identify three regions with a well-differentiated seasonality and intensity of upwelling. The region has a high latitudinal and temporal variability of environmental conditions. The southern part of the zone (~ between 10 ° and 24 ° N) is characterized by warmer and richer Chlorophyll-a waters than the northern part. The majority of the variability of the environmental parameters studied is due to seasonality (> 60%). During the study period (2002-2012), we noted a significant warming trend ranging from 0.01 ° C to 0.04 °C. yr^{-1} and a general reinforcement of upwelling, but a downward trend in Chl a concentration in the whole study area. There is a south-north latitudinal gradient of the phenology of the phytoplankton bloom (period, duration and magnitude of the bloom). However, there are no significant interannual trends in phytoplankton bloom phenology or correlations or trends with the physical parameters of the environment studied (SST, upwelling index, wind).

The Canary Current ecosystem is characterized by the sardine / sardinella pair. Anchovy, although present in this ecosystem, plays no more important role than in other upwelling systems. The relationships between the abundances of anchovies, sardines and sardinella with environmental parameters have been studied at different scales using generalized additive models (GAM). The results of our study indicate that the spatial and temporal variations of the abundance of anchovy and sardinella are controlled more by the thermal gradient than by

the biological productivity. The sardine seems to be more controlled by an "optimal upwelling and temperature windows." We were able for the first time to demonstrate the existence of a temporal alternation of abundance between anchovy and sardine as is known in other upwelling systems.

Finally, in order to contribute to the knowledge of population structure of the round sardinella that concern scientists and fisheries managers, we conducted a study of the shape of otoliths. The possible existence of several stocks of sardinella in connection with oceanographic structures do not support the current management policy which considers a single stock off the African NW coast.

Chapitre 1

Introduction générale

1. Introduction générale :

1.1. Fluctuations des ressources halieutiques: cas des petits pélagiques

Les effets des changements environnementaux sur la répartition et l'abondance des populations de poissons sont une source de préoccupation majeure pour les scientifiques et les gestionnaires des pêches. C'est le cas pour les petits poissons pélagiques qui sont des éléments essentiels des écosystèmes marins en raison de leur position intermédiaire dans le réseau trophique et de leurs importantes biomasses. Dans les écosystèmes d'upwelling, la biomasse totale de poissons est généralement dominée par les petits pélagiques, souvent une espèce d'anchois et/ou une espèce de sardine ou de sardinelle. On parle d'écosystèmes structurés en « taille de guêpe » (« wasp-waist», *sensu* Rice, 1995 et Bakun, 2006, Figure 1), en raison du faible nombre d'espèces de petits pélagiques qui constituent ce niveau trophique intermédiaire. Dans ce cas, le contrôle de la chaîne trophique serait réalisé par le maillon intermédiaire, les petits pélagiques. 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 (Cury *et al.*, 2000). Les fluctuations d'abondance des stocks de poissons pélagiques traduisent des changements importants de structure et de fonctionnement dans les écosystèmes d'upwelling. Des mortalités importantes ont été observées à des niveaux trophiques supérieurs (oiseaux, mammifères marins, grands poissons prédateurs) en réponse à la diminution d'abondance de leurs proies.

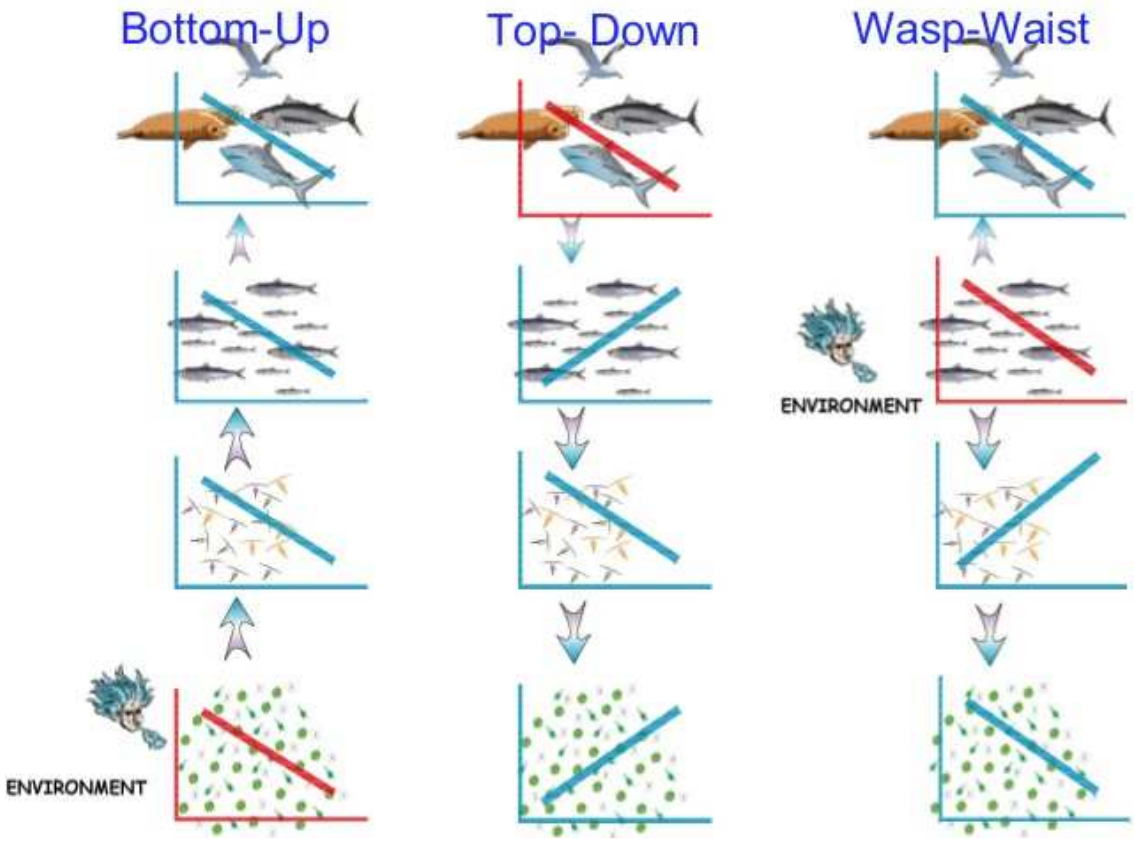


Figure 1. Différents types de contrôles trophiques au sein d'un réseau trophique simplifié à quatre niveaux dans un écosystème marin et rôle des poissons pélagiques dans ces réseaux. Le facteur de contrôle est représenté par la ligne rouge et les réponses par les lignes bleues (d'après Cury *et al.*, 2002).

Étudier les effets du changement de l'environnement sur les populations de poissons est compliqué, parce que les facteurs environnementaux peuvent affecter divers processus à différents niveaux d'organisation biologique (Harley *et al.*, 2006; Lehodey *et al.*, 2006; Tasker, 2008; Rijnsdorp *et al.*, 2009). Les poissons ont des cycles de vie complexes, comprenant plusieurs stades de vie distincts (œuf, larve, juvénile et adulte), chacun pouvant être affecté de différentes façons par les changements environnementaux (Figure 2).

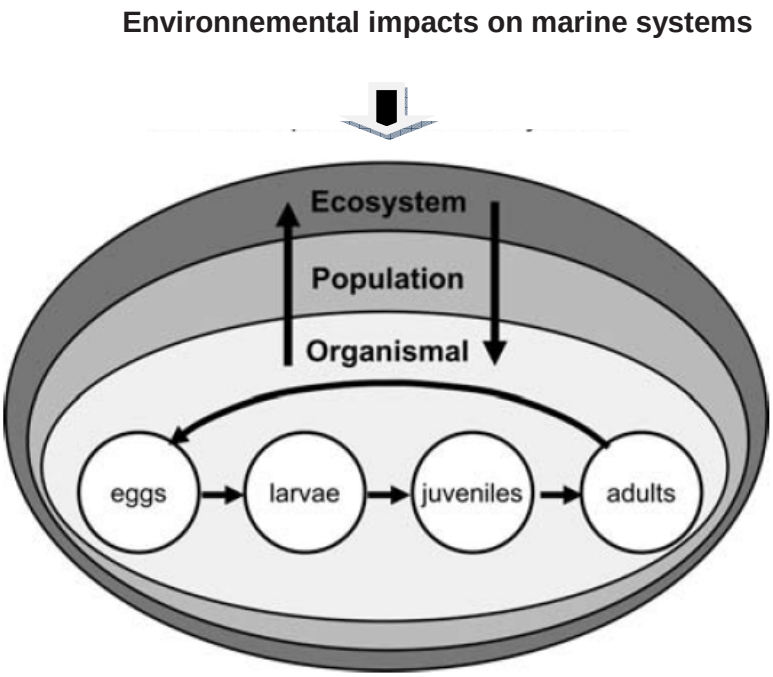


Figure 2. Les changements environnementaux peuvent affecter les populations de poissons à tous les niveaux d'organisation biologique (Rijnsdorp *et al*., 2009).

Chez les populations de poissons, les changements induits par les modifications de l'environnement peuvent résulter de quatre mécanismes, souvent liés entre eux: (i) une réponse physiologique à des changements de paramètres environnementaux, tel que la température, (ii) une réponse comportementale, par exemple en évitant des conditions défavorables et le déplacement vers des habitats nouveaux plus propices, (iii) la dynamique des populations, résultant des changements dans l'équilibre entre les taux de mortalité, de croissance et de la reproduction, (iv) des changements de productivité et/ou des interactions trophiques dans l'écosystème. De plus, (v) l'exploitation commerciale affecte grandement l'abondance et la distribution des poissons et peut interagir avec les effets des changements environnementaux.

1.1.1. Les petits poissons pélagiques: une ressource importante ...mais instable

La production mondiale de petits pélagiques (espèces de poissons vivants en surface ou entre les deux eaux comme la sardine, le maquereau, le chinchard, l'anchois et les sardinelles) représente environ 39 millions de tonnes, soit plus d’un tiers des captures totales, faisant des

petits pélagiques le groupe d'espèces les plus pêchés au monde (FAO) (Figure 3). Au cours des 60 dernières années, les captures ont largement évolué au gré des variations de la ressource. Les petits pélagiques constituent le plus grand groupe d'espèces ciblé par la « pêche minotière » dont les captures sont destinées à la fabrication de farines et d'huiles de poisson, majoritairement consommées par le secteur de l'aquaculture. Avec le développement de l'aquaculture intensive pour satisfaire les besoins toujours plus grands, les petits pélagiques sont détournés de leur vocation première à savoir nourrir directement les populations les plus pauvres. Dans beaucoup de pays du monde, et en particulier dans les pays en voie de développement, les petits pélagiques constituent une source importante de protéines et de nutriments à prix abordables. Ces petits poissons pélagiques occupent ainsi un poids important dans l'alimentation et l'économie mondiale.

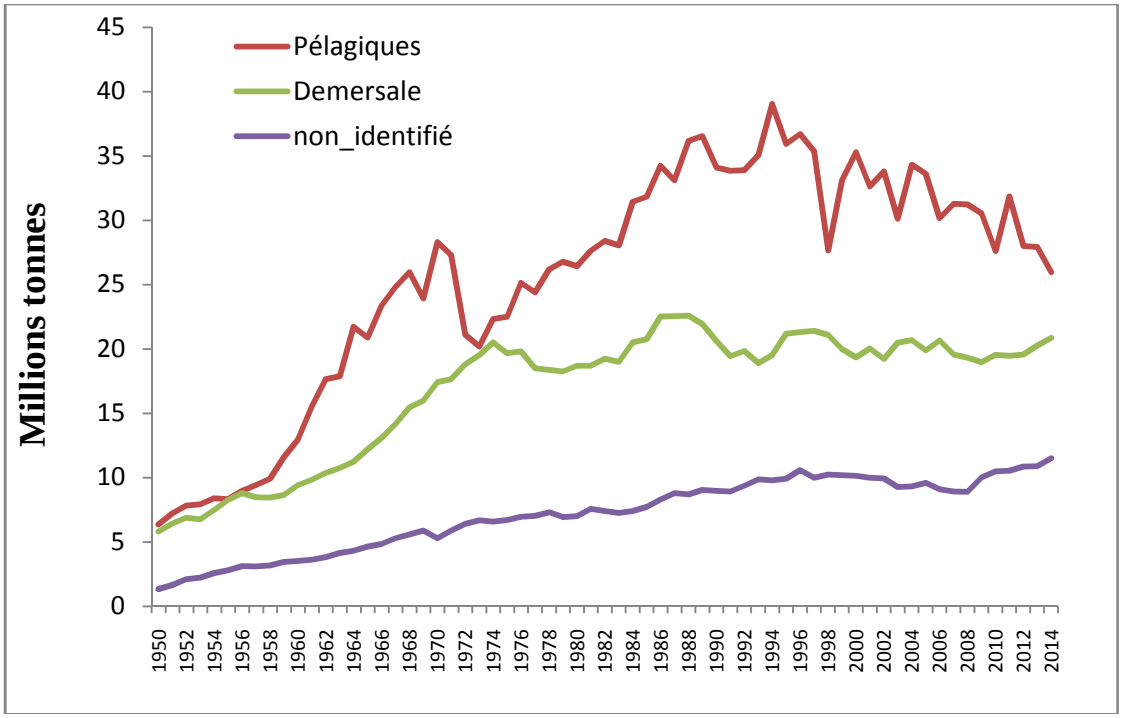


Figure 3. Évolution des captures mondiales des petits poissons pélagiques par rapport aux poissons démersaux.

L'instabilité est l'une des caractéristiques majeures des ressources de petits pélagiques. Des changements importants (d'un facteur 1000) de l'abondance sur quelques décennies sont caractéristiques chez les petits pélagiques. Des alternances à long terme d'espèces dominantes sont observées dans la plupart des écosystèmes d'upwelling, telle que l'alternance entre

sardine et anchois dans les courants de Humbolt, du Benguela et du Kuroshio au large du Japon (Fréon *et al.*, 2009). 1l est largement admis par la communauté scientifique que cette forte variabilité est provoquée par une combinaison de différents facteurs dont essentiellement la surpêche et les conditions environnementales. Les caractéristiques biologiques des petits pélagiques (durée de vie courte, grande fécondité, taux de mortalité naturel élevé, dépendance du plancton pour leur alimentation) font qu'ils sont très sensibles aux forçages environnementaux (Cury & Roy, 1989; Hunter & Alheit, 1995). De plus, parce qu'ils sont très mobiles et de bons nageurs, les poissons pélagiques peuvent réagir rapidement aux changements de leur environnement. Les petits pélagiques ont une stratégie de reproduction dite « r » (favorisant un fort taux de croissance) et peuvent potentiellement doubler leurs populations en l'espace de quelques mois, l'âge de la première reproduction étant généralement situé entre 6 et 18 mois (Kawasaki, 1980). Enfin, leur comportement grégaire facilite leur détection et leurs captures contribuent à leurs variabilités d'abondance. Aussi, plusieurs stocks de petits pélagiques ont subi des effondrements historiques, comme l'anchois au Pérou en 1972, la sardine en Afrique du Sud entre 1965 - 1966 (Roy, 1992) et en Namibie entre 1970 - 1971 (Crawford & Shannon, 1988).

1.1.2. Les petits pélagiques: espèces dominantes des écosystèmes d'upwelling

Quatre grands écosystèmes d'upwelling bordent les façades Ouest des grands continents : deux dans l'hémisphère Sud : (les côtes du Pérou et du Chili - courant de Humboldt, les côtes de l'Afrique du Sud - courant du Benguela) et les deux autres dans l'hémisphère nord : (la côte californienne - courant de Californie et le courant des Canaries la zone nord-ouest africaine). Ces écosystèmes sont caractérisés par des remontées d'eau profonde qui favorisent l'enrichissement en sels nutritifs de la bande côtière qui font de ces écosystèmes des zones très productives qui soutiennent les pêcheries les plus abondantes au monde. En effet, malgré une superficie relativement modeste de moins de 3 % de la surface des océans, ces régions concentrent une part importante du volume de pêche, représentant 40% des captures mondiales d'espèces marines (Cury *et al.*, 2000; Fréon *et al.*, 2009). Ces écosystèmes d'upwelling sont cependant très dynamiques et montrent une forte variabilité à toutes les échelles spatiales et temporelles. Dans ces écosystèmes, les petits poissons pélagiques y sont dominants en biomasse, principalement des espèces de sardines et d'anchois, dont la dynamique des populations est souvent liée à la très forte variabilité physique de l'upwelling. La compréhension des mécanismes liant les fluctuations environnementales au recrutement de

ces espèces est un des défis majeurs de l'halieutique dans ces régions. Un exemple frappant est les fluctuations à grande échelle de la sardine et de l'anchois observées dans les principales zones d'upwelling du monde (Chavez *et al*., 2003; Takasuka *et al*, 2008; Lindegren *et al*., 2013). Quand une espèce présente une forte biomasse, l'autre espèce présente une biomasse relativement faible et vice versa. Les changements de biomasses d'espèces sont généralement accompagnés d'une expansion et/ou contraction de leurs zones de distribution (Rykaczewski & Checkley, 2008; Alheit *et al*., 2009). Bien qu'il n'existe pas encore de théorie générale, les changements de régime des écosystèmes ' ecosystem regime shifts' (Lluch-Belda *et al.*, 1992) survenus en réaction aux changements climatiques ont été suggérés comme cause principale des fluctuations de la sardine et de l'anchois (Fréon *et al.*, 2005; MacCall, 2009). De nombreuses études ont suggéré que ces changements de régime sont associés à des changements structurels dans l'écosystème (la température, le vent, l'upwelling mais aussi la taille des particules du plancton) conduisant à des conditions environnementales favorables à une espèce plutôt qu'une autre (Chavez *et al.*, 2003; Rykaczewski & Checkley, 2008; Lindegren *et al*, 2013; Canales & Law, 2015). C'est le cas pour l'anchois du Pérou (*Engraulis ringens*) caractérisé dans les années 60 par de très forts débarquements atteignant 13 millions de tonnes en 1970, qui se sont écroulés pendant les années 70 et 80. Depuis le début des années 90, les débarquements d'anchois du Pérou ont repris et oscillent autour de 7 millions de tonnes avec une baisse observée ces dernières années. En parallèle, les captures de sardinops du Chili (*Sardinops sagax*) ont explosé en 15 ans (1978-1992), pour atteindre 10 millions de tonnes par an. Depuis 1992, les débarquements ont quasiment disparu (Swartzman *et al.*, 2008).

Les causes des variations importantes de la biomasse des petits poissons pélagiques, quelles soient principalement dues à la variabilité naturelle (due aux changements environnementaux et/ou les interactions entre espèces), l'exploitation, ou les deux à la fois sont encore longuement débattues (Fréon *et al*., 2009; Alheit *et al.*, 2009).

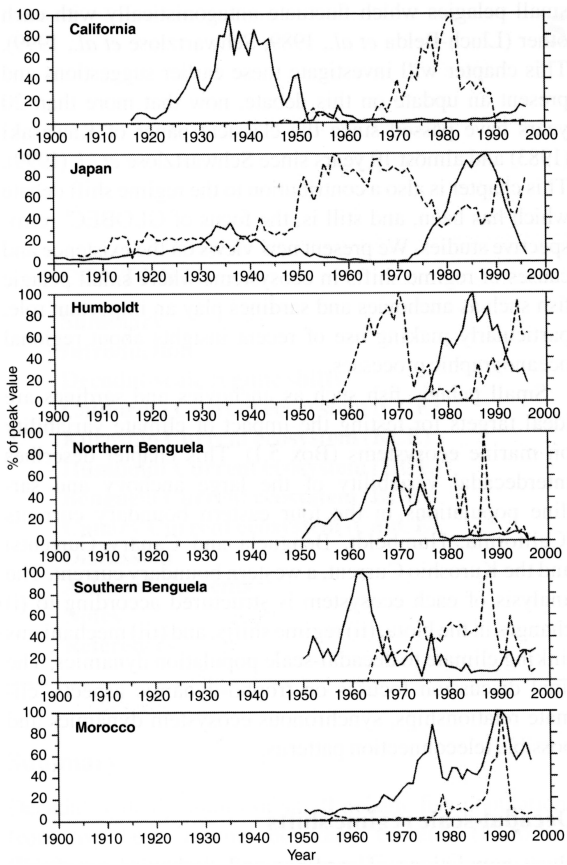


Figure 4. Évolution des captures (normalisées en pourcentage) d'anchois (trait pointillé) et de sardines (trait plein) dans différents systèmes d'upwelling. (D'après Alheit *et al.*, 2009).

1.2. Les petits pélagiques de la sous-région NW africaine :

1.2.1. L'upwelling des Canaries

L'upwelling des Canaries se situe le long de la côte Nord-Ouest de l'Afrique, depuis Gibraltar (36°N) jusqu'au sud du Sénégal (10°N) et longe les côtes du Maroc, de la Mauritanie, de la Gambie et du Sénégal. Il se traduit par un courant général de surface longeant la côte du nord au sud. Dans cette région trois zones d'upwelling ont été décrites (Cropper *et al.*, 2014; Benazzouz *et al.*, 2014) (Figure 5). L'upwelling présente une forte saisonnalité entre 11°N et 21°N et entre 26°N et 35°N, et reste intense toute l'année entre 20°N et 26°N. Aux latitudes élevées (26°N-35°N), l'intensité de l'upwelling est faible et s'intensifie en été et en automne et s'affaiblit en hiver et au printemps. Aux basses latitudes (11°N-21°N), il disparaît complètement pendant les mois d'été.

La répartition des masses d'eau dans la région a été résumée par Barton (1998). D'un point de vue biogéographique, la zone peut être divisée en deux grands

domaines: au nord la limite sud-est du gyre subtropical de l'Atlantique Nord (NACW) et au sud, le nord du gyre Atlantique tropical nord-est (SACW) (Figure 5). La zone englobe une partie du bord Est du gyre subtropical avec la présence du Courant des Açores (AC, pour Azores Current) dont la branche sud alimente le Courant des Canaries (CC, pour Canary Current) qui s'écoule le long des côtes africaines. Arrivé au niveau Cap Blanc (21°N), le CC bifurque vers l'est pour former le Courant Nord Equatorial (NEC, pour North Equatorial Current). Au sud du Cap Blanc, on trouve le Contre-Courant Nord Equatorial (NECC, pour North Equatorial Counter Current) (Mittelstaedt, 1991; Arístegui *et al*., 2009).

Les deux systèmes de courants de la région transportent des eaux de températures très différentes. Ils sont à leur point de rencontre séparé par une zone frontale à fort gradient thermique (Chavance *et al.*, 1991). Ce front se situe au niveau du Cap Blanc en saison chaude et au niveau du Cap Roxo en saison froide.

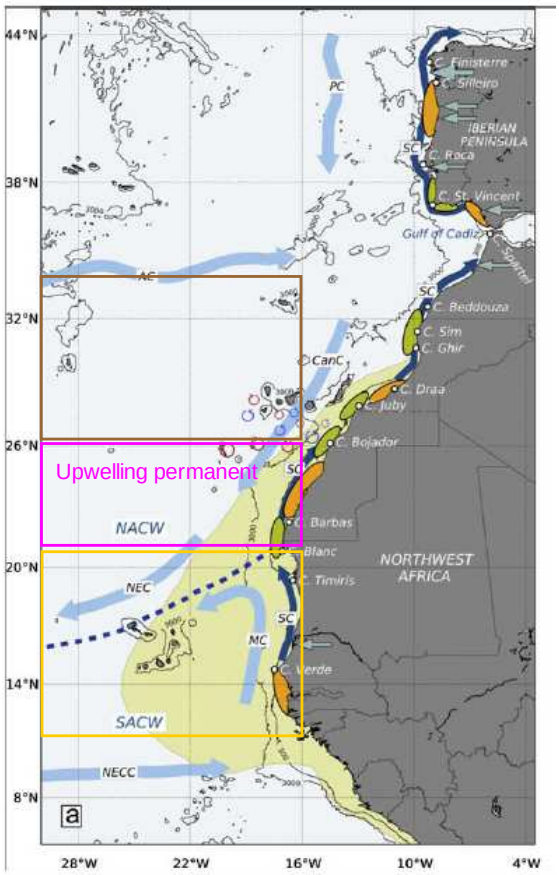


Figure 5. Carte schématique montrant la localisation des 3 zones d'upwelling et les principaux courants (en bleu clair, les courants de surface, en bleu foncé les courants de fonds), les zones de rétention (orange) et de dispersion (vert) sur le plateau continental, la zone frontale (ligne pointillée) entre les masses d'eau (NACW, North Atlantic Central Water ; SACW: South Atlantic Central Water; AC: Azores Current; CanC: Canary Current). (Modifié d'après Arístegui *et al*., 2009 et Cropper *et al*., 2014).

Le littoral du système Nord-Ouest africain est caractérisé par une succession de caps (le Cap Ghir (31°N), Cap Yubi (28°N), le Cap Bojador (26°N), Cap Blanc (21°N) et le Cap-Vert (15°N) et de baies (Figure 6). Le plateau continental est généralement large (50 km) comparé aux autres grands systèmes d'upwelling, atteignant 150 km dans la partie centrale, vers 25°N au large du Sahara Occidental (Arístegui *et al*., 2006). Deux groupes d'îles se trouvent au large des côtes, les Îles Canaries à 27°- 29°N et les îles du Cap Vert à 14 °- 18 °N.

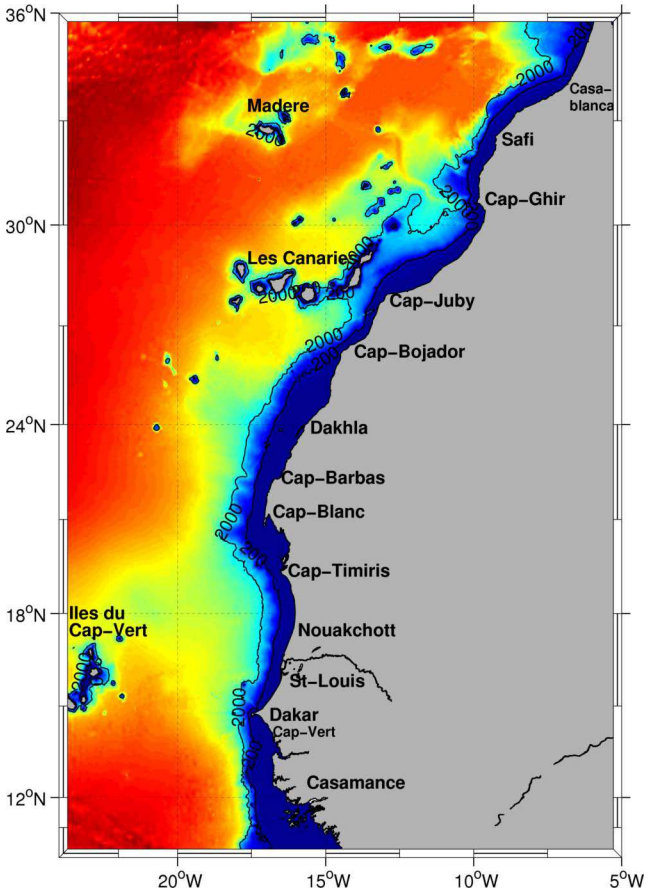


Figure 6. Topographie de la zone de l'upwelling Nord-Ouest africain issu de GEBCO 30'. Les iso-contours 200 et 2000 m de profondeur sont indiqués en noir.

Les côtes sénégalo-mauritaniennes sont sensiblement orientées suivant la direction méridienne, le transport d'Ekman vers le large y est produit par les alizés de nord, nord-est et de nord-ouest ayant une composante parallèle à la côte. Ces vents prédominent dans la région en hiver et au printemps et sont responsables d'un apport vertical d'eaux riches en nutriments en vertu du principe de conservation de la masse (Pickett & Paduan 2003).

Le mouvement de la Zone de Convergence Intertropicale (ZCIT) entraîne une alternance nette entre une saison sèche qui s'étend généralement de novembre à mai et une saison humide de juin à octobre. Pendant la saison sèche, correspondant à l'hiver dans l'hémisphère nord, la ZCIT atteint sa position la plus méridionale, alors qu'elle oscille vers le nord pendant la saison humide - été boréal.

Cette zone est caractérisée par une forte variabilité spatiale et saisonnière des températures de surface de la mer (SST) et de la productivité primaire (Figure 7). La partie sud de la zone se caractérise par des eaux plus chaudes et plus riches en Chlorophylle-*a* que la partie nord. Les variations saisonnières sont également très marquées. La température peut varier de 16-18°C aux mois de février-mars (saison froide) à 30°C aux mois de juillet- octobre (saison chaude). De forts gradients latitudinaux de température existent dans la région avec un changement de température plus important et plus resserré entre 20°-22°N. Ces variations latitudinales de température dépendent d'abord des échanges de chaleur avec l'atmosphère, mais aussi de l'intensité de l'upwelling lui-même.

La distribution des nutriments dans l'écosystème NW 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. Les mécanismes de fertilisation du milieu marin changent selon la saison et la région en fonction de la situation des centres d'action climatiques et de la morphologie du littoral sous-marin (Binet, 1983). Les deux principales masses d'eau (NACW et SACW) ont des teneurs en nutriments différentes. Un gradient méridional nord-sud important est observé avec des eaux nettement plus riches en nutriments au sud (Mbye, 2015).

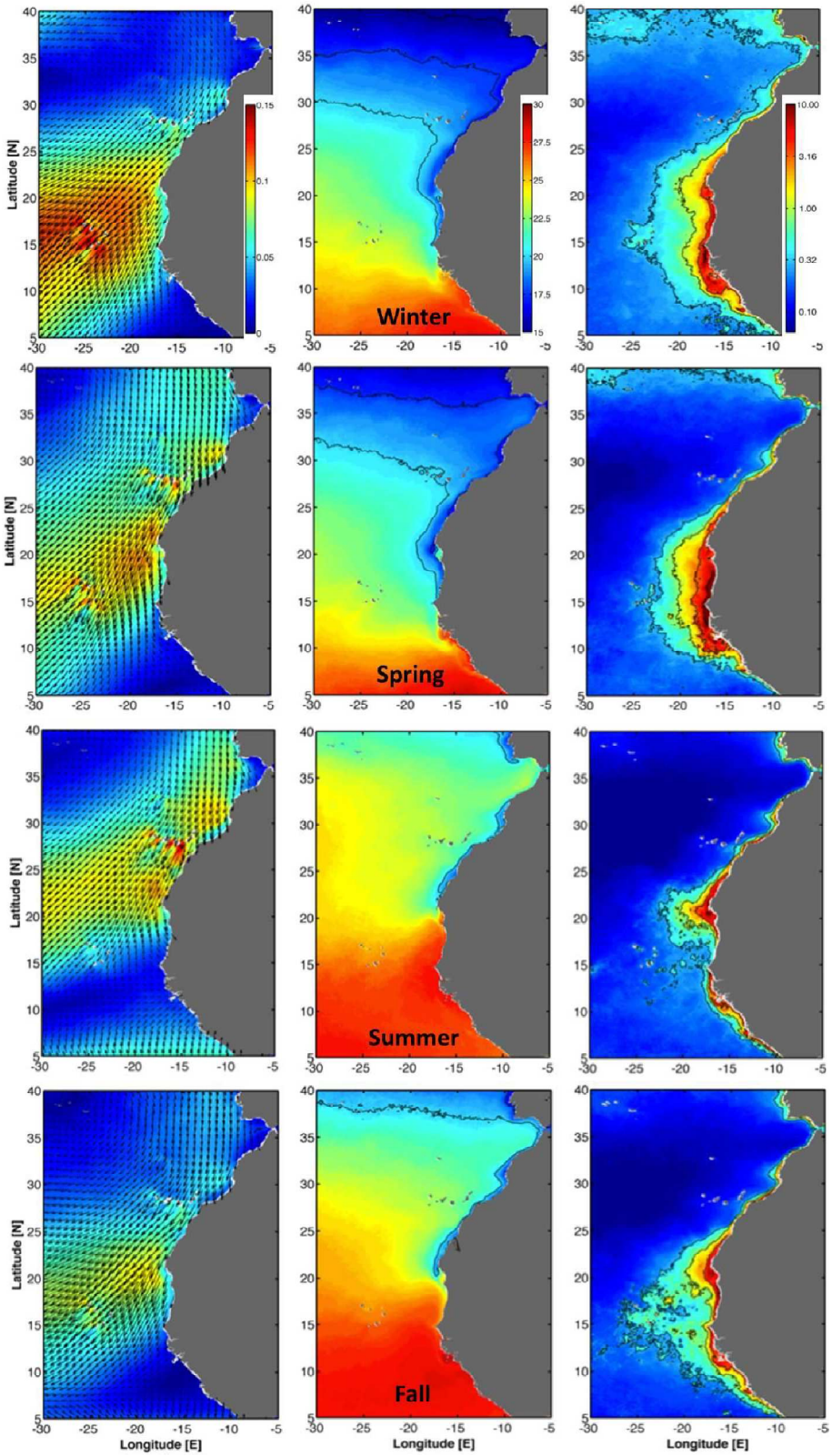


Figure 7. Distribution saisonnière du vent (m.s^{-1}), de la température (SST °C) et de la Chlorophylle-*a* (mg.m^{-3}) au cours des différentes saisons (d'après Pelegri & Pena-Izquierdo, 2015).

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 - au phyto) (Binet, 1991) et cela a 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 1'upwelling et celui du zooplancton qui est maximum en automne ou en hiver (Furnestin, 1957).

Le système d'upwelling NW africain est le plus productif en terme de production primaire des quatre EBUS (> 5 gC m^2 j^{-1} et > 10 mg m^{-3} de Chl-*a*) (Lathuilière *et al*., 2008; Arístegui *et al*., 2009). Cette forte productivité soutient une grande variété d'espèces de poissons pélagiques.

1.2.2. Les petits poissons pélagiques du système d'upwelling Nord-Ouest africain

Dans la région NW Africaine, les principales espèces de petits pélagiques rencontrées et d'intérêt commercial peuvent se classer en deux catégories:

- les espèces à affinité tropicale représentées par : les deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *S. maderensis*), l'Ethmalose (*Ethmalosa fimbriat*), les chinchards jaunes et noirs (*Caranchus ronchus* et *Trachurus trecae*) et le maquereau espagnol (*Scomber japonicus*).

- les espèces à affinité tempérée telle que la sardine (*Sardina pilchardus*), l'anchois (*Engraulis encrasicolus*), le chinchard blanc (*Trachurus trachurus*) et le sabre argenté (*Trachurus lepteurus*).

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à 4 espèces (Figure 8): la sardine (*S. pilchardus*), les deux sardinelles (*S. aurita* ou S. ronde, *S. maderensis* ou S. plate) et l'anchois (*E. encrasicolus*). Sardine et anchois sont prédominants dans la zone du gyre subtropical de l'Atlantique Nord (NACW), le long des côtes marocaines et du Sahara, alors

que les sardinelles se retrouvent majoritairement dans la zone du gyre Atlantique tropical nord-est (SACW) le long des côtes de la Mauritanie et du Sénégal.

Figure 8. Présentation des 4 espèces étudiées: (a) la sardine, *Sardina pilchardus*; (b) sardinelle ronde, *Sardinella aurita*; (c) sardinelle plate, *Sardinella maderensis* et (d) l'anchois, *Engraulis encrasicolus* (crédits photos : Braham & Corten, 2015).

La sardine européenne, *Sardina pilchardus*

La sardine est rencontrée le long des côtes atlantiques et méditerranéennes d'Europe et d'Afrique. Dans l'Océan Atlantique la sardine se répartit depuis le Dogger Banc en mer du Nord jusqu'au sud du Cap Blanc en Mauritanie et au Sénégal (Fréon & Stequert, 1978). C'est une espèce pélagique et grégaire à affinité biogéographique tempérée chaude dont la distribution est conditionnée par la température de l'eau. L'isotherme 10°C marque, plus ou moins, la limite nord des populations de sardines et l'isotherme 20°C la limite sud (Furnestin, 1952).

Elle est plutôt dispersée pendant la nuit entre la surface et 35 m et, le jour, elle forme des bancs très denses entre le fond et la surface. Les sardines ont une croissance rapide en particulier au cours de la première année de vie. La longévité est faible et ne dépasse pas 6 ans en Atlantique (Amenzoui, 2010).

Les sardines sont planctophages, mais le type d'aliments ingérés varie en fonction de l'âge. Les larves se nourrissent essentiellement de phytoplancton (diatomées), tandis que les juvéniles et les adultes ont un régime alimentaire plus varié. Pendant les saisons d'upwelling, les sardines peuvent se nourrir presque exclusivement de phytoplancton et de zooplancton (Binet, 1988). En Atlantique, la saison de reproduction s'étale sur toute l'année. Les travaux

réalisés au niveau des côtes atlantiques marocaines ont montré que la sardine se reproduit principalement en hiver et secondairement au printemps et en été (Ettahiri, 1996; Berraho, 2007; Amenzoui *et al.*, 2006). La durée de la ponte augmente du Nord (1 à 2 mois) au sud (6 mois) (Riveiro *et al*., 2000 Stratoudakis *et al.*, 2007). La température constitue le facteur extérieur le plus important pour la reproduction de la sardine et c'est à ses variations que l'on doit attribuer les différences saisonnières et géographiques constatées. Les températures d'émission des œufs de la sardine se localisent dans la fenêtre thermique entre 16° et 19°C en hiver et entre 18° et 20°C en été (Ettahiri, 2003).

Le suivi des œufs et larves par les différentes campagnes de prospections effectuées sur le plateau continental de la région nord-ouest africaine (Barkova & Domanevsky, 1976; Belvèze, 1984 ; Ettahiri *et al* ; 2003, Berraho *et al*., 2007) montre que les œufs sont retrouvés sur l'ensemble du plateau avec des discontinuités souvent au niveau de certains caps où le plateau se rétrécit. Des concentrations sont rencontrées dans les secteurs allant de Rabat à Larache (~35°-34°N), du Cap Cantin au Cap Sim (~32°30'-31°30'N), du Cap Ghir à Sidi Ifni (~30°30'-29°30'N), du Cap Draa au Cap Juby et parfois jusqu'au Cap Bojador (~29°-28°N/27°N), du Cap Bojador à la baie de Cintra (~26°30'- 22°30'N) et du Cap Barbas au Cap Blanc (~22° -21°N) (Figure 9).

La sardine effectue des déplacements saisonniers de faible amplitude, commandés par l'alimentation, la reproduction et les conditions thermiques.

Le stock nord-ouest africain fournirait environ 700 000 t par an avec une biomasse estimée entre 1 et 5 millions de tonnes (FAO, 2012).

Le groupe de travail du COPACE FAO considère l'existence de trois stocks de sardines dans la zone nord-ouest africaine (Figure 9), il s'agit des:

- Stock Nord (35°N 45'-32°N)
- Stock Central (32°N-26°N) (Zone A+B)
- Stock Sud (26°N- jusqu'à l'extension sud de l'espèce) (Zone C)

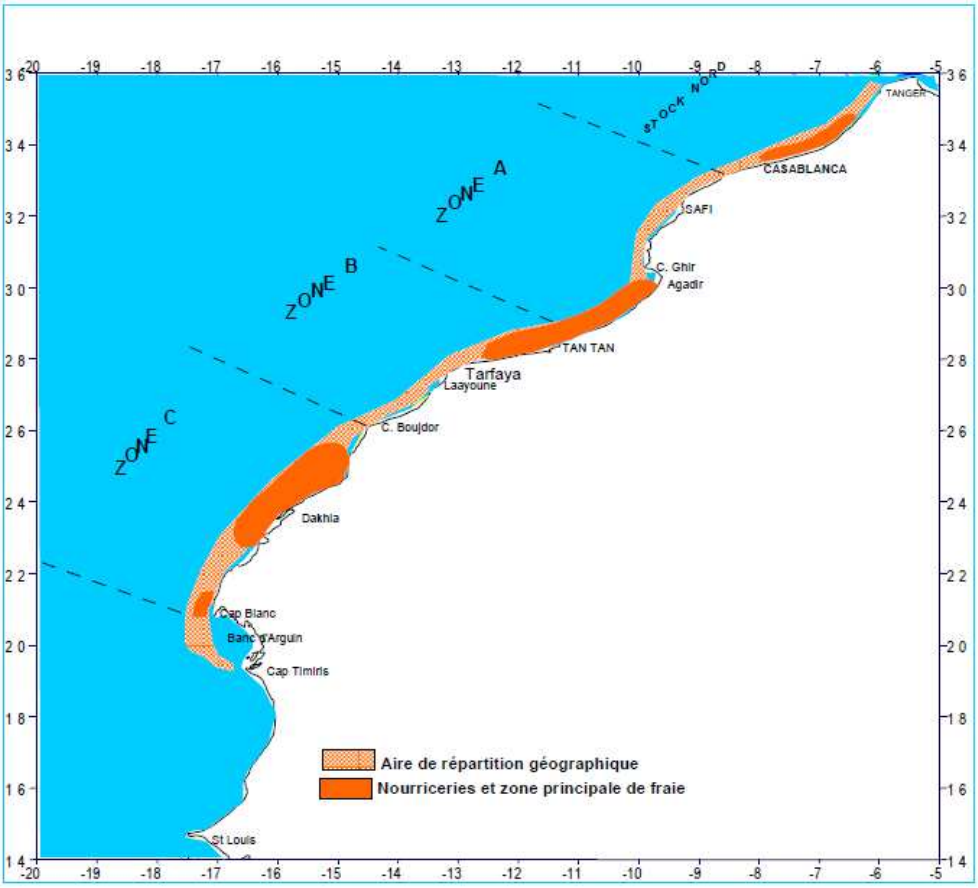


Figure 9. Carte synthétique représentant les zones de répartition et les aires de ponte de la sardine dans la zone nord-ouest africaine (Chlaida, 2009).

Les sardinelles, *sardinella* sp

Les pêcheries de sardinelles dans la sous-région exploitent deux espèces différentes : la sardinelle ronde (*S. aurita*) et la sardinelle plate (*S. maderensis*). Ce sont des espèces à affinité biogéographique tropicale. Les deux espèces sont similaires en taille et en apparence. *S. aurita* effectue de grandes migrations saisonnières nord-sud, alors que *S. maderensis* est supposée être plus stationnaire. Les deux espèces présentent des régimes alimentaires très similaires au cours de leur développement (Medina & Gaterner, 1985). La sardinelle ronde est généralement distribuée plus au large que la sardinelle plate, mais elle peut aussi se concentrer le long de la côte quand la production alimentaire dans la zone offshore diminue.

Dans la zone sénégalo-mauritanienne, la période de reproduction la plus importante de *S. aurita* débute en mai au sud de Dakar avec les adultes (LF>25 cm) et les jeunes reproducteurs

(18 cm < LF > 25 cm). Elle 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. La reproduction de la sardinelle ronde est très irrégulière, la durée et l'importance des pontes pouvant varier dans une même zone et d'une zone à une autre.

Un stock unique de *S. aurita* a été identifié dans la région sénégalo-mauritanienne entre 10° N et 25° N. La sardinelle ronde du stock de la zone NW africaine se caractérise par la présence de juvéniles le long des zones côtières aussi bien en saison froide qu'en saison chaude. Ces observations confirment l'existence de deux importantes nurseries, l'une à l'ouest du Banc d'Arguin et au sud du Cap Timiris et l'autre qui s'étend du sud de Dakar aux Iles Bissagos (Boëly & Fréon, 1979). Le lien entre ces deux nurseries se fait par le biais des adultes qui effectuent des migrations saisonnières sur l'ensemble de l'aire de répartition du stock (Boëly *et al*, 1979). Le schéma migratoire de *S. aurita* a été décrit par de nombreux auteurs en se basant sur les mouvements des bateaux de pêche ciblant la sardinelle (Boely & Fréon, 1979; Boely *et al.*,1982; Garcia, 1982). Récemment, Corten (2012) a complété ce schéma migratoire en se basant sur les données de campagnes acoustiques récentes et de débarquements de la pêche artisanale en Mauritanie (Figure 10).

Au début de l'année, la plupart du stock est concentrée au Sénégal et en Gambie, et peut-être même plus au sud. Dans ce secteur, le stock est exploité par la flottille artisanale sénégalaise. A partir d'avril le stock migre vers la Mauritanie où il est exploité par la flotte industrielle étrangère. Cette flotte réalise ses principales captures de mai à août. En septembre-octobre, les poissons migrent plus au nord au Maroc, où ils sont exploités par les chalutiers pélagiques et senneurs côtiers. A partir d'octobre, la sardinelle retourne au Sénégal en passant à nouveau dans les eaux mauritaniennes. D'après Corten (2012), la descente des sardinelles vers le Sénégal se fait très près de la côte. Toutefois, la migration de retour du Maroc vers le Sénégal selon le schéma de Boëly (1982) n'a pas été démontrée malgré une étude fine (données acoustiques, VMS, captures) de la distribution et de l'abondance de la sardinelle le long des côtes mauritaniennes (Braham, 2013). Du fait de la présence des sardinelles adultes toute l'année dans la zone nord de la Mauritanie et du sud du Maroc, Braham (2013) suggère l'existence d'un stock sédentaire dans cette région.

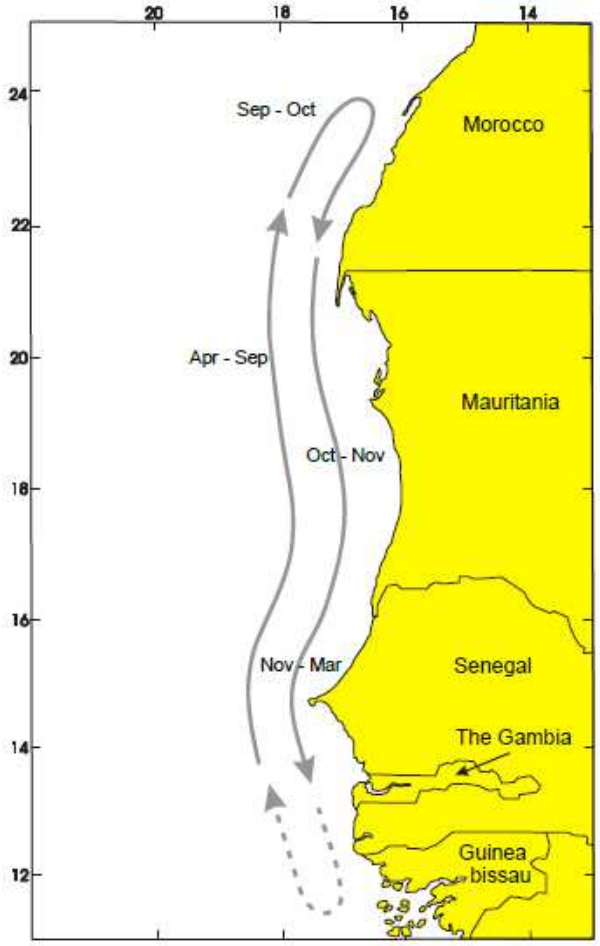


Figure 10. Schéma migratoire de *Sardinella aurita* (d'après Corten, 2012 adapté de Boely & Fréon 1979).

Au niveau de la zone nord-ouest africaine, l'existence de deux stocks a souvent été évoquée: (a) le stock sédentaire saharien (30°- 22° lat. N) et (b) le stock sénégalo-mauritanienne 22°-12° lat. N) (Maxime & Maxim, 1988; Garcia, 1982; Chavance *et al.*, 1991). Le groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique du Nord-Ouest considère l'existence d'un seul stock pour les deux espèces de sardinelles (FAO / COPACE, 1994).

Le stock total, dans la sous-région pour les deux espèces, a connu une forte fluctuation. Sa biomasse est estimée en 2015 autour de 1,5 million de tonnes avec une capture totale de l'ordre de 800 000 tonnes (FAO, 2016).

Les deux espèces de sardinelles sont presque toujours capturées ensemble, mais le pourcentage de *S. aurita* dans les captures est plus important et diminue du nord au sud

(Corten et *al*., 2012). Les captures totales de sardinelles dans la sous-région au cours de la période 1990 - 2011 ont été composées pour 72% de *S. aurita* et 28% de *S. maderensis*. Il y a une tendance à la hausse du pourcentage de *S. aurita* dans toute la sous-région, et au cours des dernières années, ce pourcentage a été autour de 80% (Corten, 2012). De nombreux changements dans la flottille ciblant les sardinelles a eu lieu au cours des dernières années, y compris le temps de pêche et la couverture de la zone, en particulier en Mauritanie (FAO, 2015). Les chalutiers pélagiques d'un certain nombre de pays européens, travaillant sous les accords de pêche entre la Mauritanie et l'UE, ont commencé à cibler la sardinelle ronde à partir de 1996, ce qui a entraîné une forte augmentation des captures régionales. De 1998-2006, les captures ont diminué, apparemment en raison de la surpêche.

Les captures de la sardinelle ronde ont montré une tendance à la hausse générale de 2006 à 2012, mais ont diminué de 611 000 tonnes en 2012 à 458 000 tonnes en 2013, soit une diminution de 25 pour cent (Figure 11). Cependant en 2014, les captures ont augmenté à environ 598 000 tonnes, soit une augmentation de 31 pour cent, et ainsi les captures de 2014 – ont été du niveau de celles de 2012 (FAO, 2015). La moyenne des captures au cours des cinq dernières années de la sardinelle ronde était d'environ 570 000 tonnes comparé à la période 1990-2014 où les captures étaient de 379 000 tonnes.

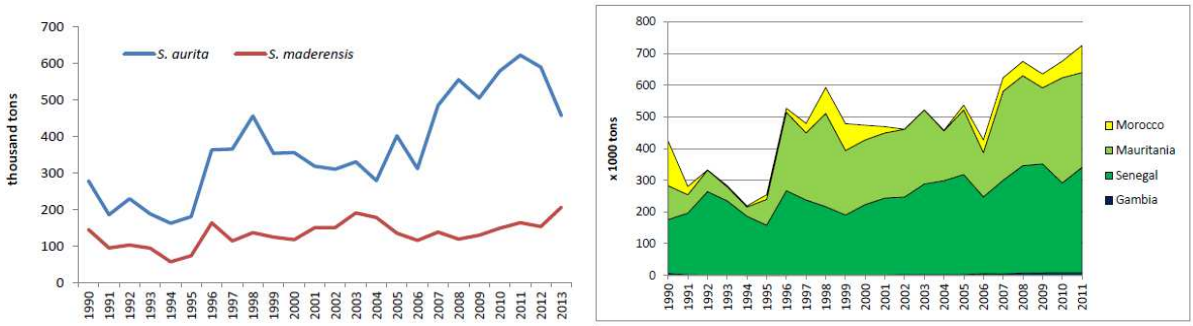


Figure 11. Capture des deux espèces de sardinelles (*S. aurita* et *S. maderensis*) au large de l'Afrique du Nord-Ouest (d'après Braham & Corten, 2015) et par pays (d'après Corten, 2012).

L'anchois européen, *Engraulis encrasicolus*

L'anchois européen est l'unique représentant de la famille des Engraulidae dans la zone nord-ouest africaine. C'est une espèce pélagique côtière qui peut former des bancs très importants. C'est un poisson planctophage qui effectue des migrations saisonnières de faible amplitude. Ses déplacements seraient surtout conditionnés par la température de l'eau. Les conditions trophiques, thermiques et de reproduction influent sur les migrations saisonnières des anchois.

Très commun dans l'Atlantique nord-est, de la mer du Nord jusqu'en Afrique du Sud et aussi en Méditerranée-, il vit dans les eaux côtières jusqu'à 150 m de profondeur voire 400 m (Ba, 1988), évoluant entre la surface et le fond.
Sur les côtes ouest-africaines, sa biologie et sa dynamique des populations sont mal connues.
Le Groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques du NW de l'Afrique considère l'existence d'un seul stock pour cette espèce dans la zone d'étude du Maroc au Sénégal (FAO / COPACE, 1994). Cependant, à partir de campagnes menées dans la sous-région, il a été noté l'existence de deux concentrations remarquablement distincte : la première se situe à la latitude 27°N, et la seconde se trouve entre le 22° et 20°N. Tout porte à croire qu'il y a deux stocks bien séparés (Mahfoudh, *et al*., 2010). Récemment, l'analyse de la forme des otolithes d'anchois a montrée l'existence de deux stocks distincts : un autour du Cap Blanc (21°N), l'autre au sud de Casablanca (32°N) (Jemaa *et al.*, 2015).

Le total des captures d'anchois en 2014 était d'environ 19 000 tonnes, représentant une baisse continue depuis 2011 (150 000 tonnes en 2011, diminuant à 115 000 tonnes en 2012 et 37 000 tonnes en 2013). Les captures de cette espèce ont fluctué avec une moyenne d'environ 94 000 tonnes d'anchois pour les cinq dernières années (2010-2014) (FAO, 2015).

1.2.3. La pêcherie de la zone Nord-Ouest Africaine

Dans la région nord-ouest africaine, les petits pélagiques représentent les principales ressources vivantes exploitées. Les débarquements annuels varient entre 600 000 à 1 400 000 tonnes, jouant ainsi un rôle social et économique majeur en dépit de leur faible valeur commerciale. Ces espèces constituent plus de 80% des captures globales et représentent 23% de la valeur des exportations de produits halieutiques des pays membres de la CSRP (Commission Sous-Régionale des Pêches).

Les captures totales de petits poissons pélagiques de cette région ont fluctué avec une moyenne de près de 1,9 million de tonnes au cours de la période 1990-2014, alors que la moyenne pour les cinq dernières années est de 2,4 millions de tonnes (Tableau 1, Figure 12). Les flottes de pêche qui exploitent les petits pélagiques dans la zone NW africaine comprennent des flottes de pêche industrielle battant pavillon étranger et des flottes de pêche artisanales sous contrôle des États côtiers de la région. Les flottes industrielles étrangères sont composées de grands chalutiers pélagiques ayant accédé au cours des dix dernières années aux zones de pêche sous juridiction des États côtiers par des arrangements privés (licences libres) ou dans le cadre d'accords de pêche. Les navires de l'Union Européenne ont ainsi bénéficié de possibilités de pêche dans la zone par le biais des accords de partenariat dans le domaine de la pêche conclus avec le Maroc et la Mauritanie.

Dans la région, les captures d'espèces pélagiques sont dominées par la sardine et les sardinelles (la sardinelle ronde étant la plus importante des deux espèces) dont les captures représentaient respectivement 37% et 32% des captures totales de poissons pélagiques au cours de 2014 (FAO, 2015). L'anchois, bien que présent dans cet écosystème, ne joue pas un rôle aussi important que dans les autres systèmes d'upwelling. Les captures d'anchois représentaient moins de 1% des captures totales de poissons pélagiques au cours de 2014 (FAO, 2015).

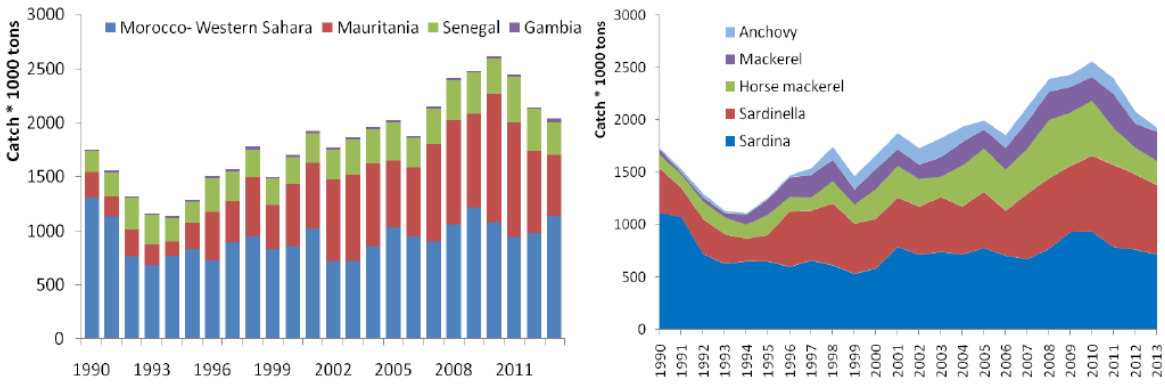


Figure 12. Capture des petits poissons pélagiques au large de l'Afrique du Nord-Ouest par pays et par espèces (données FAO).

Tableau 1. Contribution des captures en 2014 et changement depuis l'année dernière (pourcentage) pour les principales espèces de petits pélagiques au large de l'Afrique du Nord-Ouest (région située entre la frontière sud du Sénégal et la frontière Atlantique nord du Maroc) (FAO, 2015).

Espèces	Contribution des captures en 2014 (%)	Captures 2013 (tonnes)	Captures 2014 (tonnes)	Changement (%)
Sardina pilchardus	37%	714 000	929 000	+30%
S.aurita	24%	458 000	598 000	+31%
Scomber colias	14%	278 000	344 000	+24%
Trachurus trecae	9%	135 000	222 000	+65%
S.maderensis	8%	206 000	203 000	-2%
Ethmalosa fimbriata	3%	115 000	83 000	-27%
Trachurus trachurus	4%	86 000	104 000	+21%
Engraulis encrasicolus	1%	37 000	19 000	-48%
Caranx rhonchus	1%	12 000	17 000	+53%
TOTAL		2 041 000	2 521 000	+17%

Les développements les plus importants dans la pêche des petits poissons pélagiques dans la région au cours des dernières décennies sont celles liées à l'exploitation de la sardinelle ronde. L'augmentation des captures de sardinelles est due principalement au développement d'une pêche industrielle en Mauritanie. Le développement spectaculaire de l'industrie de farine de poisson au cours des dernières années constitue, sans nul doute, l'un des événements marquants de l'histoire récente du secteur des pêches en Mauritanie. On dénombre aujourd'hui 29 usines minotières pour une capacité de traitement théorique avoisinant le million de tonnes, alors que 11 autres unités ont obtenu un agrément, mais n'ont pas encore été construites. Le volume annuel de petits pélagiques traités par l'industrie de farine dépasse actuellement 300 000 tonnes (MPEM, 2015). Une étude détaillée des captures et de l'évolution de la pêcherie de sardinelles est présentée par Corten (2012).

Le développement incontrôlé de ces usines minotières pose des problèmes d'ordre environnemental et de conflits d'occupation du domaine public maritime. En prenant en compte le fait que les usines existantes ne tournent qu'au quart de leurs capacités de transformation et les futurs besoins des 11 usines qui ne sont pas encore en opération, la demande en approvisionnement de l'industrie de la farine est susceptible d'augmenter de manière très importante dans un futur proche. En 2014, l'augmentation du nombre d'usines de farine et de produits élaborés (350 000 tonnes en poids frais réservées par les autorités mauritaniennes pour ce segment d'une part, et les investissements des sociétés étrangères à

terre (chinoises et marocaines : avec un total de 200 000 tonnes) d'autre part, entraîneront un accroissement des captures de la pêche artisanale et côtière. Les deux groupes industriels, chinois et marocains, se sont engagés à viser d'autres espèces (anchois, sardine, sabre, courbine, thons côtiers et sardinelle plate..) que les sardinelles rondes.

En 2015, une nouvelle stratégie sectorielle de pêche 2015-2019 a été adoptée en Mauritanie, mettant en avant l'application du système de quotas à partir de l'année 2016. Et une nouvelle loi portant sur le code des pêches maritimes a aussi été adoptée fixant les conditions optimales de l'exploitation des différentes pêcheries y compris la pêcherie pélagique (tailles réglementaires, zonage, engins de pêche, etc.), (MPEM, 2015).

Au cours des dernières années, le groupe de travail de la FAO (COPACE, 2016) a conclu que la plupart des espèces de petits pélagiques dans la sous-région sont pleinement exploitées ou surexploitées, y compris la sardinelle, le chinchard et le maquereau. La seule exception est la sardine dont les stocks sont toujours classés comme non pleinement exploités, mais le groupe de travail est conscient que cette situation peut changer rapidement en fonction du recrutement et des fluctuations naturelles.

Un certain nombre de mesures de gestion au niveau national telles que les tailles minimales, les fermetures de zones et les restrictions d'engins de pêche ont été adoptées. Toutefois, au niveau régional, les actions de gestion concertée font encore défaut. Il n'y a pas d'accord sur la limitation des captures totales entre les États, ni sur la répartition en quotas nationaux des totaux admissibles des captures (TAC) conseillées par le groupe de travail de la FAO pour la sous-région.

Néanmoins, à l'échelle régionale, face au rôle croissant de la pêche artisanale pour la sécurité alimentaire et l'éradication de la pauvreté, des Directives volontaires visant à assurer une pêche artisanale durable dans le contexte de la sécurité alimentaire et de l'éradication de la pauvreté (Directives sur la pêche artisanale) ont été développées dans le cadre d'un processus consultatif et approuvées par le Comité des pêches (COFI) en 2014 (FAO, 2015).

Le Sous-Comité propose que l'impact environnemental sur les ressources des petits pélagiques puisse faire l'objet de recherches supplémentaires, également en relation avec le changement climatique.

1.2.4. État des connaissances sur l'influence de l'environnement sur les petits pélagiques

En termes de dynamique des populations des petits pélagiques, le système d'upwelling Nord-Ouest africain est le moins étudié des systèmes d'upwelling (Californie, Benguela et Humboldt). Les fluctuations d'abondance des espèces de petits poissons pélagiques au large de l'Afrique du Nord-Ouest ont des impacts socio-économiques importants pour les pays de la région (Lam *et al*., 2012; De Graaf *et al.,* 2014). La pression croissante sur les ressources halieutiques causée par les flottilles de pêche étrangères et de la pêche artisanale en expansion a contribué à l'état de surexploitation actuel des stocks.

Des fluctuations décennales dans les captures annuelles des espèces de petits poissons pélagiques du système d'upwelling NW africain ont été observées au cours du siècle dernier (Cury & Roy, 1991; Aristegui *et al.,* 2004). Bien que des changements importants aient eu lieu dans l'exploitation des ressources, ces fluctuations semblent être largement contrôlées par l'environnement, principalement la variabilité de l'upwelling et les changements de régime thermique (Roy & Reason, 2001; Borges *et al*., 2003; Zeeberg *et al.,* 2008). Dans cette région, les conditions environnementales (par exemple l'hydrologie et la productivité biologique) sont très hétérogènes à la fois aux échelles spatiales (latitudinales) et temporelles (saisonnière et interannuelle) (Lathuilière *et al*., 2008; Arístegui *et al.,* 2009; Cropper *et al*., 2014; Benazzouz *et al*., 2014; Sambe *et al*., 2016).

Zeeberg *et al.* (2008) décrit un changement de régime dans la région en 1995, qui a eu des effets considérables sur la répartition de certaines espèces pélagiques, et en particulier sur l'abondance de la sardinelle. Au Sénégal par exemple, l'abondance du stock de sardinelles semble être liée aux variations interannuelles de l'upwelling. Au Maroc, la variabilité de l'upwelling a également un impact significatif sur la capturabilité de la sardine dans la région nord (Fréon *et al*, 1988; 1993).

En raison du manque de données fiables sur le recrutement dans cette région, la variabilité du recrutement est peu documentée et reste mal comprise en relation avec les changements de l'environnement (Arístegui *et al*., 2004). Une analyse comparative des patterns de reproduction des principales espèces de petits pélagiques dans le courant des Canaries montre qu'il n'y a pas de correspondance entre les saisons de ponte de la sardine et de la sardinelle (*S. aurita* et *S. maderensis*) et l'apparition d'upwelling (Roy *et al.,* 1989; 1992). Dans certaines régions, la reproduction a lieu pendant la saison d'upwelling (Sénégal) et dans d'autres zones

en dehors de la saison d'upwelling (Maroc) ou lorsque l'activité de l'upwelling atteint un minimum saisonnier (Sahara).

Des études antérieures ont mis en évidence des changements d'abondance et des limites de distribution d'un certain nombre d'espèces de poissons en relation avec les changements environnementaux tels que le refroidissement ou le réchauffement des eaux (Binet *et al*., 1998; Kifani, 1998; Ter Hofstede *et al*., 2007; Zeeberg *et al*., 2008; Houssa *et al.,* 2013; Braham *et al*., 2014). Cependant, au lieu de changements de régime comme observés dans d'autres écosystèmes d'upwelling, le système d'upwelling NW africain semble être régi par des changements de limites de distribution des petits pélagiques déplaçant les centres de gravité des populations (Binet *et al.,* 1998; Zeeberg *et al.*, 2008). Le cas le mieux documenté de la variabilité à long terme est le déplacement des limites de distribution sud et nord de la sardine et de la sardinelle (Holzlohner, 1975; Belvèze & Erzini, 1983; Gulland & Garcia, 1984). Dans les années 1920, le nord du Maroc était considéré comme la limite sud de la distribution des sardines dans l'Atlantique Nord. Cependant, dans les années 1950, les sardines étaient devenues abondantes jusqu'au sud de la Mauritanie (Belvese & Erzini, 1983), et vers le milieu des années 1970, les sardines étaient assez communes, même au Sénégal (Conand, 1975; Fréon, 1988). Plus tard, la répartition de la sardine s'est de nouveau contractée vers le nord, les sardines ayant presque entièrement disparu des eaux mauritaniennes en 1982-1984. Par la suite, leur distribution s'est de nouveau étendue vers le sud avec des sardines capturées au Sénégal au cours des années 1990 (Binet *et al*., 1988). Ces mouvements latitudinaux des limites sud de la sardine correspondent à des mouvements similaires des limites septentrionales de la sardinelle. Lorsque la sardine a étendu son aire de distribution vers le sud, la zone de distribution de la sardinelle s'est décalée vers le sud (Kifani, 1998). Cependant, au début des années 1990, lorsque l'abondance des sardines au large de la région subsaharienne a diminué, la sardinelle à étendu sa distribution vers le nord (Fréon *et al*., 2006) (Figure 13).

Ces mouvements pourraient être attribués simplement aux variations interdécennales de la température de la mer, avec chaque espèce ayant tendance à occuper des zones caractérisées par des températures proches de son optimum. En effet, certains aspects des mouvements multi-décennaux de la sardine ont correspondu à des changements de la température, notamment une tendance à la baisse de la température dans la région depuis les années 1950 jusqu'au milieu des années 1970, qui coïncide avec une tendance croissante des vents favorables à l'upwelling. Cependant, la dernière extension vers le sud de la sardine semble

s'être produite dans la situation inverse avec une tendance à l'augmentation de la température et une diminution des vents favorables à l'upwelling (Binet *et al.*, 1998; Demarcq, 1998; Kifani, 1998). Concernant les sardinelles, les captures dans la ZEE mauritanienne sont faibles à la fois au cours des périodes extrêmement froides et des périodes extrêmement chaudes. Durant les périodes froides, comme en 1990-1995, l'abondance des sardinelles est faible dans la région du Nord, soit parce que l'espèce évite les eaux froides et / ou parce que le succès du recrutement est négativement influencé par le processus d'upwelling prolongé (Zeeberg *et al.*, 2008).

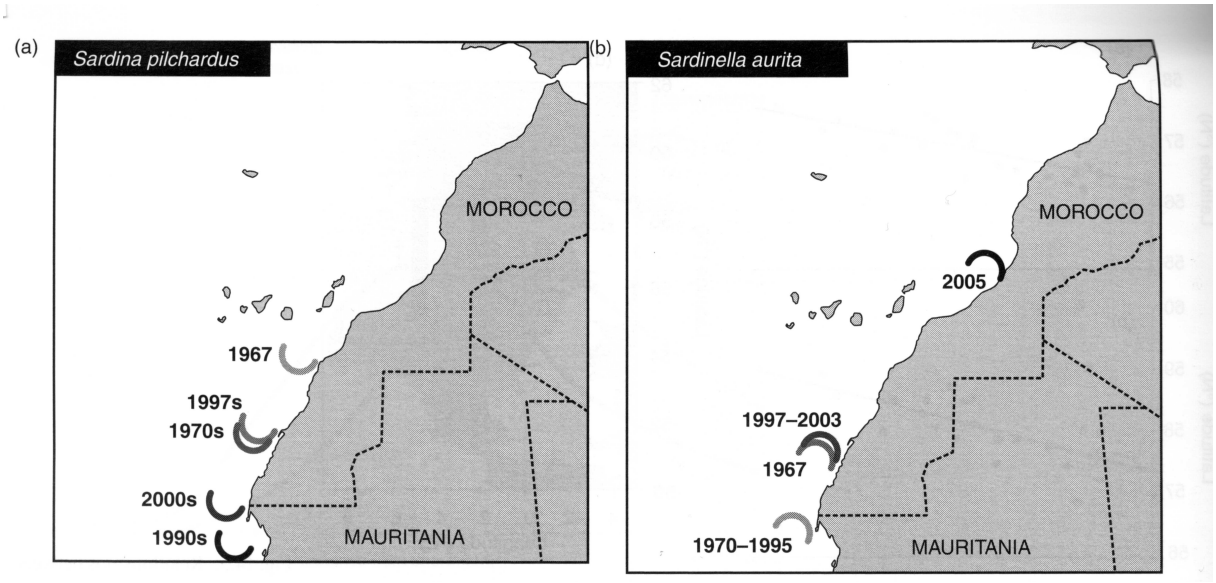


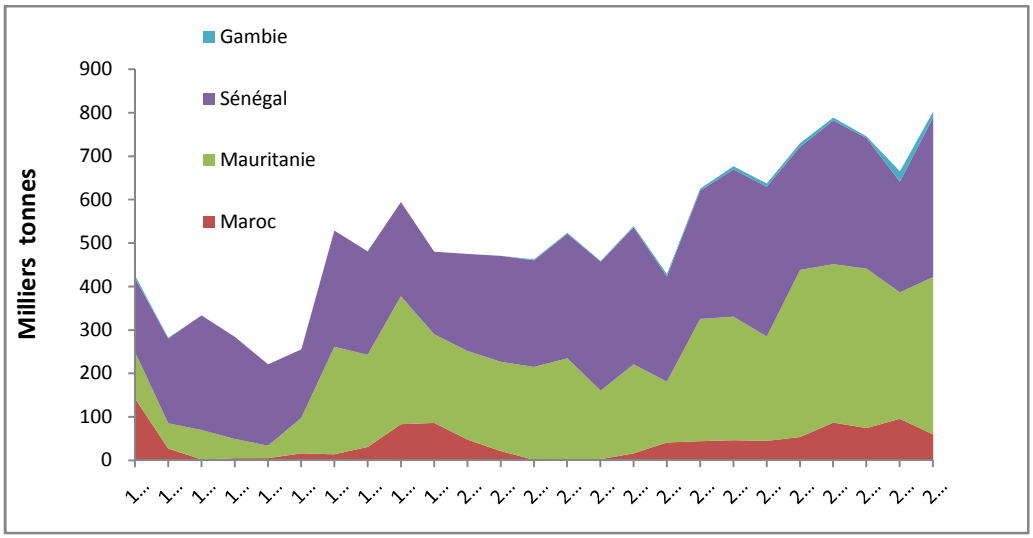
Figure 13. Changement de la distribution des stocks de petits pélagiques. (a) : extension vers le sud de la sardine et (b) extension vers le nord de la sardinelle (d'après Fréon *et al*., 2009).

De nombreux auteurs suggèrent que des facteurs autres que la température influent aussi sur les variations spatio-temporelles d'abondance des petits pélagiques dans la région (Binet *et al.*, 2008; Backum, 2005). Des changements de la ressource trophique (plancton) influencés par l'upwelling ont été suggérés comme facteur pouvant modifier le succès ou l'abondance des espèces pélagiques de la région (Binet *et al*., 1998).

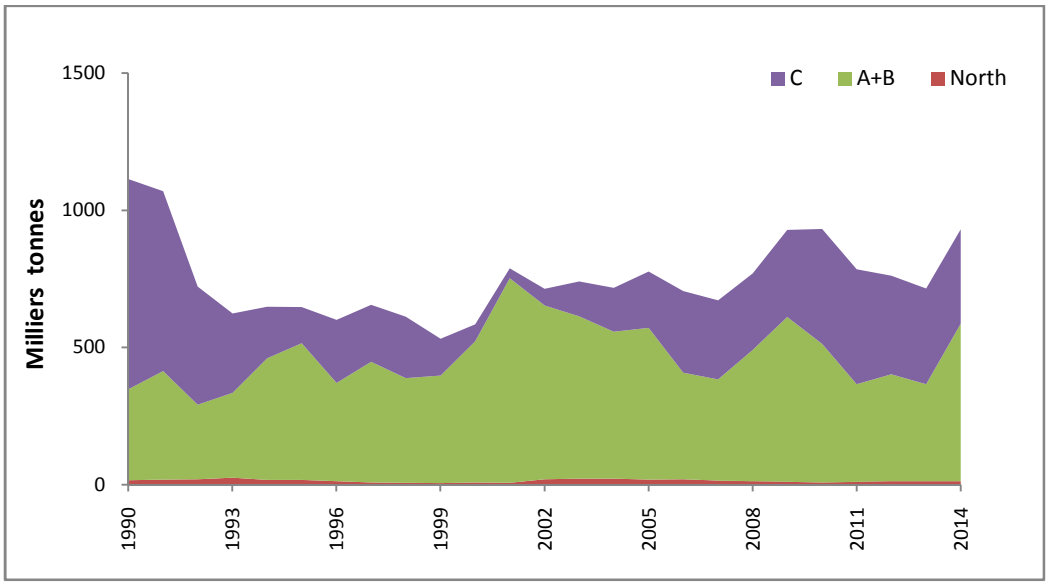
Les variations spatio-temporelles des captures observées chez les petits pélagiques exploités dans la zone NW africaine pourraient être aussi le résultat de la forte variabilité de l'effort de pêche exercé sur ces espèces ainsi qu'à leur capturabilité (accessibilité et vulnérabilité) (Braham *et al.*, 2015).

Contrairement aux autres systèmes d'upwelling, il n'a pas été observé d'alternances temporelles ou de shift dans les abondances des petits pélagiques du système d'upwelling NW africain.

Des observations récentes indiquent que le système d'upwelling NW africain dans son ensemble a connu un réchauffement progressif et une diminution de la productivité au cours des dernières décennies (Benazzouz *et al*., 2014).



(a)



(b)

Figure 14. Évolution des captures de sardinelles (a) et sardines (b) dans la sous-région (données FAO, 2015).

1.3. Objectifs et organisation de la thèse

Le système d'upwelling NW africain au large du Maroc, de la Mauritanie, de la Gambie et du Sénégal est le système le plus productif au monde en termes de biomasse planctonique. Cette productivité se traduit par une importante biomasse de poissons principalement dominée par les petits poissons pélagiques. Cette zone est caractérisée par une forte variabilité spatiale, saisonnière et interannuelle des conditions environnementales. Les effets de ces variations sur la dynamique des populations de poissons de la région sont encore mal connus. En plus de l'influence de l'environnement, la pression croissante sur les ressources halieutiques causées par les flottilles de pêche étrangères et de la pêche artisanale en expansion ont contribué à l'état de surexploitation actuel des stocks. Dans un contexte de gestion partagée par plusieurs pays des ressources halieutiques du système d'upwelling NW africain, comprendre les facteurs qui contrôlent la répartition spatiale des populations des petits pélagiques et l'évolution de leurs abondances est un enjeu crucial pour les pêcheries de cette région. Une meilleure connaissance des variations spatio-temporelles de l'abondance des populations permettrait de soutenir les efforts des gouvernements visant la gestion durable des petits pélagiques et d'en tirer de meilleurs profits (contribution à la sécurité alimentaire, équilibre de la balance des paiements).

Cette thèse a été réalisée suite à une collaboration entre le laboratoire d'océanologie et géosciences (LOG UMR 8187) et l'IMROP (Institut Mauritanien de Recherches Océanographiques et des Pêches) dans le cadre du projet ANR GLOBCOAST (http://www.foresea.fr/globcoast/). Ce projet a pour objectif l'estimation et l'analyse de la variabilité biogéochimique aux échelles saisonnières, interannuelles et décennales des eaux côtières globales par télédétection spatiale et leurs impacts sur les niveaux trophiques supérieurs. Dans ce projet, la thèse s'est focalisée sur les côtes NW africaines. L'objectif est d'utiliser les données satellitaires pour comprendre l'influence de l'environnement sur les populations de poissons aux différentes échelles spatiales et temporelles.

Dans ce contexte, ce travail de thèse a pour objectif (i) d'affiner les connaissances sur les variations spatio-temporelles récentes des conditions environnementales du système d'upwelling des Canaries, (ii) d'analyser l'influence des variations des conditions environnementales sur l'évolution spatio-temporelle de l'abondance de trois espèces de petits pélagiques (sardine, sardinelles et anchois) et (iii) d'étudier la structure de la population de la

sardinelle ronde dans cette zone. Pour cela, une analyse fine fondée sur les données satellitaires (résolution de 4 km, et pas de temps de 8 jours), les données acoustiques des campagnes scientifiques et des données de captures a été faite, ainsi que des analyses basées sur la forme des otolithes pour analyser la structuration des populations.

Cette thèse est structurée en quatre chapitres encadrés par une introduction générale (Chapitre I) et une discussion générale et perspectives (Chapitre VI). **Le chapitre II** : décrit les variations spatio-temporelles (saisonnières et interannuelles) des conditions environnementales de la zone NW africaine (10°N-35°N), en se basant sur les données satellitaires qui sont aujourd'hui largement utilisés dans le domaine de l'environnement. L'avantage de ces données résulte de leur couverture spatiale très étendue couplée à une échelle spatiale très fine (4 Km) et un pas de temps resserré de 8 jours. Les variables étudiées dans cette étude ont été choisies du fait de leur influence connue sur les populations de poissons. Il s'agit de la température de surface (SST), de l'indice d'upwelling, de la turbulence et de la chlorophylle-*a* (Chl-*a*). Les résultats de ce chapitre serviront pour la suite de cette thèse en les couplant avec les données des abondances des poissons issus des campagnes scientifiques acoustiques et des données de captures.

Les chapitre III et **IV** s'intéressent aux relations entre les abondances des principales espèces de petits pélagiques et les paramètres environnementaux dans la zone NW africaine en utilisant les modèles généraux additifs GAMs.

Le chapitre III s'intéresse à la totalité de la sous-région (10°-35°N), en utilisant les données acoustiques issues des campagnes scientifiques menées par le N.O. F. Nansen entre 1995 et 2006 durant la saison automnale. Les énergies acoustiques (SA) ont été considérées comme proxy des indices d'abondances des petits pélagiques. Trois espèces ont été étudiées au cours de cette étude : la sardine, les sardinelles et l'anchois.

Dans le chapitre IV, nous nous sommes intéressés aux évolutions spatio-temporelles de la sardine et des sardinelles dans la ZEE mauritanienne (16°N-21°N) en utilisant les données de captures par carré statistique (30'x 30') mensuellement pour la période 1998-2011. On s'est limité aux deux espèces, la sardine et la sardinelle, car pour l'anchois il n'y a pas de pêcherie qui la cible en Mauritanie. Cette espèce est considérée comme une prise accessoire et les captures sont peu ou mal renseignées.

L'exploitation et la conservation des ressources marines nécessitent une bonne connaissance de la structure des populations et l'identification des stocks (Cadrin *et al*., 2013). Cela est important pour pouvoir estimer les paramètres clés de la dynamique des populations nécessaire aux modèles de gestion. **Le chapitre V**, est consacré à la question de la structuration de la population de sardinelle ronde, *sardinella aurita* le long des côtes NW africaines. Actuellement, un stock unique de *S. aurita* a été identifié dans la région sénégalo-mauritanienne entre 10°N et 25°N. La seule étude génétique menée le long de NW de l'Afrique a montré une population homogène entre le Ghana et la Mauritanie (Chikhi *et al*., 1997). Cependant, certaines études basées sur la distribution de la sardinelle ronde suggèrent l'existence d'un stock sédentaire dans la zone nord de la Mauritanie et du sud du Maroc (Braham , 2013). Pour la sardine et l'anchois, le problème de structuration des stocks est plus ou moins bien connu. Les stocks de sardines sont bien connus et il y a un consensus de la majorité des scientifiques et des organismes de gestion de cette espèce. L'anchois est une espèce moins bien étudiée du fait de sa faible abondance dans la sous-région. Dans ce chapitre, nous avons analysé les variations de la forme des otolithes (sagittae) de sardinelles rondes provenant de 5 sites localisés depuis le sud du Sénégal jusqu'au nord du Maroc.

Enfin, ce manuscrit s'achèvera par une discussion générale (**chapitre VI**) et une mise en perspective de ces travaux de recherche. Nous discuterons de la pertinence et de la qualité des données et des méthodes utilisées au cours de cette thèse en discutant des limites qui peuvent biaiser les analyses et les résultats obtenus. Les divergences ainsi que les convergences entre nos résultats et ceux obtenus dans des études antérieures dans le système d'upwelling des Canaries mais aussi dans d'autres systèmes d'upwelling sont comparées et discutées.

Chapitre 2 :

2. Changements récents de l'environnement côtier du système d'upwelling des Canaries à partir de l'étude des observations satellitaires: variations saisonnières et interannuelles

,

Introduction du chapitre

Les écosystèmes d'upwelling sont caractérisés par des remontées d'eau profonde qui favorisent l'enrichissement en sels nutritifs de la bande côtière qui font de ces écosystèmes des zones très productives qui soutiennent les pêches les plus abondantes au monde. Ces écosystèmes d'upwelling sont cependant très dynamiques et montrent une forte variabilité à toutes les échelles spatiales et temporelles. L'étude des variations des conditions environnementales de ces écosystèmes est non seulement essentielle pour comprendre leur fonctionnement, mais est également importante pour comprendre ce qui contrôle la production biologique et la productivité des pêcheries au sein de ces régions. Le système d'upwelling des Canaries est connu pour être le plus spatialement et saisonnièrement variables en termes de production primaire (Carr & Kearns, 2003; Lachkar & Gruber, 2011). Des observations récentes indiquent que cette région dans son ensemble a connu un réchauffement progressif et une diminution de la productivité primaire au cours des dernières décennies (Arístegui *et al*., 2009; Demarcq, 2009; Benazzouz *et al.*, 2014). Les effets de cette variabilité et de ses évolutions sur la productivité marine sont cependant encore mal documentés.

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est de décrire et d'analyser les variations spatio-temporelles (saisonnières et interannuelles) des conditions environnementales récentes de la zone NW africaine (10°N-35°N) en se basant sur les données satellitaires. La télédétection offre l'avantage de permettre une vision synoptique de vastes régions qu'il est impossible d'obtenir par les moyens traditionnels (bateaux). L'avantage de ces données résulte de leur couverture spatiale très étendue couplée à une échelle spatiale très fine (4 Km) et un pas de temps resserré (jour/semaine). Cette approche permet ainsi d'examiner les tendances des paramètres (SST, turbidité, vent, Chlorophylle *a*) qui peuvent affecter directement ou indirectement la productivité biologique et la pêche. Les variables étudiées dans cette étude ont été choisies du fait de leurs influences connues sur les populations de poissons. Il s'agit de la température de surface (SST), de l'indice d'upwelling, de la turbulence et de la chlorophylle-*a*. Nous nous sommes aussi intéressés à la phénologie du bloom de phytoplancton et de ses relations avec les facteurs de l'environnement étudiés.

Pour analyser la série chronologique la plus longue possible, nous avons d'abord essayé d'utiliser l'ensemble des données issu de différents satellites: SeaWiFS (1997-2010), MERIS (2002-2012) and MODIS-Aqua (2002-2013). Un point important lors de l'analyse des

données environnementales à long terme est la constance de la qualité des données au fil du temps. Nous avons montré pour la chlorophylle *a*, que malgré les corrections atmosphériques, les données de SeaWiFS et de MODIS étaient sous-estimées par rapport à celles de MERIS. Ces différences ne sont pas dues à la qualité des données, mais à la meilleure couverture spatiale de MERIS, surtout près de la côte où la Chl *a* présente les concentrations les plus élevées. Aussi, pour éviter les biais possibles dus à l'étalonnage des capteurs, nous avons donc décidé d'utiliser uniquement les données du capteur MERIS et de se concentrer sur la série chronologique 2002-2011.

Le long des côtes NW Africaines (10°-35°N), nos données nous ont permis d'identifier trois régions avec une saisonnalité et une intensité de l'upwelling bien différencié: une zone avec un upwelling quasi permanent et intense dans la région centrale entre le Cap Blanc (20°N) et le sud des Iles Canaris (25°N) (mais plus marquées entre 20-22° N) et deux autres zones d'upwellings saisonniers de faible intensité dans le Nord (26°-35°N) et de forte intensité dans le Sud (10°-19°N). Comme la zone étudiée se caractérise par une forte variation latitudinale des paramètres de l'environnement, nous avons analysé leurs variations temporelles séparément dans les trois zones d'upwelling.

La majeure partie de la variabilité des paramètres environnementaux (> 60%) est due à la saisonnalité. Au cours de la période d'étude, nous avons noté une tendance significative au réchauffement allant de 0,01 °C à 0,04 °C.an^{-1} et un renforcement général de l'upwelling, mais une tendance à la baisse de la concentration en Chl *a*. Une relation linéaire négative forte a été mise en évidence entre la concentration en Chl *a* et la SST, mais pas avec l'intensité de l'upwelling et le vent. Il existe une variation latitudinale sud-nord de la phénologie du bloom de phytoplancton (période, durée et l'ampleur du bloom). Cependant, il n'y a pas de tendances interannuelles significatives de la phénologie du bloom phytoplanctonique ni de corrélations ou tendances avec les paramètres physiques de l'environnement étudiés.

Notre étude sur la phénologie du bloom de phytoplancton a montré sa relative stabilité interannuelle en dépit d'une tendance au réchauffement, suggérant ainsi que la production primaire n'est probablement pas le principal facteur environnemental contrôlant la variabilité du recrutement des poissons dans la région (coïncidence des larves avec le bloom de plancton). Toutefois la diminution de la concentration en Chl *a* qui semble liée au réchauffement des eaux pourrait modifier le fonctionnement de l'écosystème. Cette variabilité de la concentration en Chl *a* et ses effets sur la productivité halieutique sont encore mal

documentés, mais il a été montré que la productivité primaire régionale contrôle en partie les niveaux d'abondances des stocks exploités (Chassot *et al.*, 2010).

Mots-clés: Upwelling, variabilité spatiale et temporelle, Chlorophylle, phénologie du phytoplancton, NW Afrique.

Recent coastal environmental changes in the Canaries upwelling system as revealed by satellite observations: seasonal and interannual variations

Article en cours de soumission à la revue Remot Sensing of Environment.

2.1. Abstract:

Satellite derived data from 2002-2011 are used to characterize the variability of environmental conditions and phytoplankton bloom phenology over seasonal and interannual timescales along the northwest African coast (between 10°N and 35°N). Four environmental parameters were selected to characterize the physical (sea surface temperature, intensity of coastal upwelling and turbulence) and biological (chlorophyll *a* concentration) coastal environment. Three regions with well-differentiated seasonality in upwelling are identified along the latitudinal gradient: one quasi-permanent (20°-25°N lat, but more marked between 20°-22°N) between two other seasonal upwelling areas in the north (low intensity) and in the south (high intensity). As the studied area is characterized by strong latitudinal variation in the environmental parameters, we analyzed their temporal variations separately in the three upwelling zones. The seasonality accounted for most of this variability (> 60%). During the time period 2002 to 2011, the NW African coast was characterized by a significant warming trend ranging from 0.01°C to 0.04°C.yr^{-1} and a general strengthening of the upwelling-favourable winds but a decreasing trends for Chl *a* concentration. Strong negatives linear relationships were found between Chl *a* concentration and SST but not with the upwelling intensity and wind stress. There was a south-north latitudinal variation in the phenological characteristics of the phytoplankton bloom (timing, duration and magnitude). However, there was no significant interannual trend in phytoplankton bloom phenology nor correlation with the physical environmental parameters.

Keywords: Upwelling, Spatial and temporal variability, Chlorophyll, Phytoplankton phenology, NW Africa

2.2. Introduction

The Canary Upwelling Ecosystem (CUE) situated off Northwest (NW) Africa (10–35°N) is one of the four major eastern boundary upwelling systems in the world ocean (Carr, 2001). Upwelling results from the strong equatorward alongshore component of the trade winds, which drives a cross-shore Ekman transport under the action of the Coriolis force. This causes pumping of cool and nutrient-rich water towards the sea surface along a narrow region close to the coast, which enhances primary production. Upwelling ecosystems are characterized by high primary productivity sustaining large fisheries of small pelagic species, a major economic resource that contributes to 20 % of the global fish production for less than 3% of the world ocean's surface (Cury *et al.*, 2000; Fréon *et al.*, 2009). These ecosystems are however highly variable. Determining change in oceanographic factors is not only essential to understand the functioning of these ecosystems, but is also relevant for understanding what controls production (e.g. (Bode *et al.*, 2011; Lachkar and Gruber, 2011) and fisheries productivity within these regions (e.g. Cury and Roy, 1989; Ware and Thomson, 1991). Comparison of the four major coastal upwelling systems showed that the CUE is the most spatially and seasonally variable one in terms of primary production (Carr and Kearns, 2003; Lachkar and Gruber, 2011). This variability and its effect on marine productivity are however still poorly documented.

Changes in upwelling strength and timing have been widely studied since 1990 when (Bakun, 1990) proposed that global warming can induce the intensification of upwelling-favourable wind along the major coastal upwelling systems of the world. Published results regarding trend directions in upwelling across the NW African coastline are conflicting (e.g. *(Narayan et al., 2010;* Patti *et al*., 2010; Santos *et al*., 2012; Barton *et al*., 2013; Cropper *et al.*, 2014, Benazzouz et al., 2015; Varela *et al.*, 2015). Such controversial results seem to depend on the length of the time series, the season, the database used, and the limits of the study area.

A decrease in primary productivity (Arístegui *et al*., 2009; Demarcq, 2009) and decadal fluctuations in the annual catches of small pelagic fish species (e.g. sardine and horse mackerel) along the CUE have been observed in the last decades (Belveze and Erzini, 1983) (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998; Borges *et al*., 2003; Arístegui *et al*., 2004). Although important changes occurred in the exploitation of the resources off NW Africa fishing grounds (e.g. Binet *et al.*, 1998), these fluctuations seem to be largely environmentally driven (Roy and Reason, 2001; Borges *et al*., 2003; Zeeberg *et al.*, 2008), mainly related to the

variability in the strength of upwelling. Fluctuations in the abundance of small pelagic fish species off NW Africa have serious socio-economic impacts for countries of the region (Lam *et al*., 2012; De Graaf and Garibaldi, 2014). Therefore, monitoring changes of environmental conditions in the CUE is of the highest importance, especially as a fisheries response to global climate change has recently been documented (Cheung *et al.*, 2013; Payne, 2013).

The prediction of marine ecosystem structure and functioning depends on a thorough understanding of the coupling between physical and biological processes which govern the abundance, distribution and productivity of the organisms on a wide range of temporal and spatial scales. Remote-sensing data sets offer a synoptic and robust way of examining recent trends of global parameters that may directly or indirectly affect the oceanic productivity and fisheries (Solanki *et al.,* 2015). They have been extensively used for monitoring different variables (such as Chlorophyll *a* concentration, SST and wind patterns) over the oceans for large areas, giving the opportunity to map spatial and temporal variability containing more information than isolated points.

Taking advantage of satellite data, the aim of the present study is to characterize the physical and biological environment off NW African coast (10°- 35°N). Specifically, we used MERIS data from 2002-2011 to study recent changes of four environmental parameters selected to characterize the physical (sea surface temperature, the intensity of coastal upwelling, turbulence) and biological (chlorophyll *a* concentration) environment. The main objectives are 1) to analyze the spatial (latitudinal) and temporal (seasonal and interannual) variations of environmental conditions, 2) to explore the relationships between phytoplankton bloom phenology and the changes in physical conditions.

2.3. Data and methods

The area located along the NW Africa between 10° N and 35° N and between the coast to the isobath 1000 m was selected as the study area (Fig. I.1). This corresponds to the main upwelling zone of the CUE which is essentially confined to the waters over the shelf and the upper slope region (Mittelstaedt, 1991). This area also corresponds to the area of maximum small pelagic fish abundance distribution (Braham *et al.,* 2014).

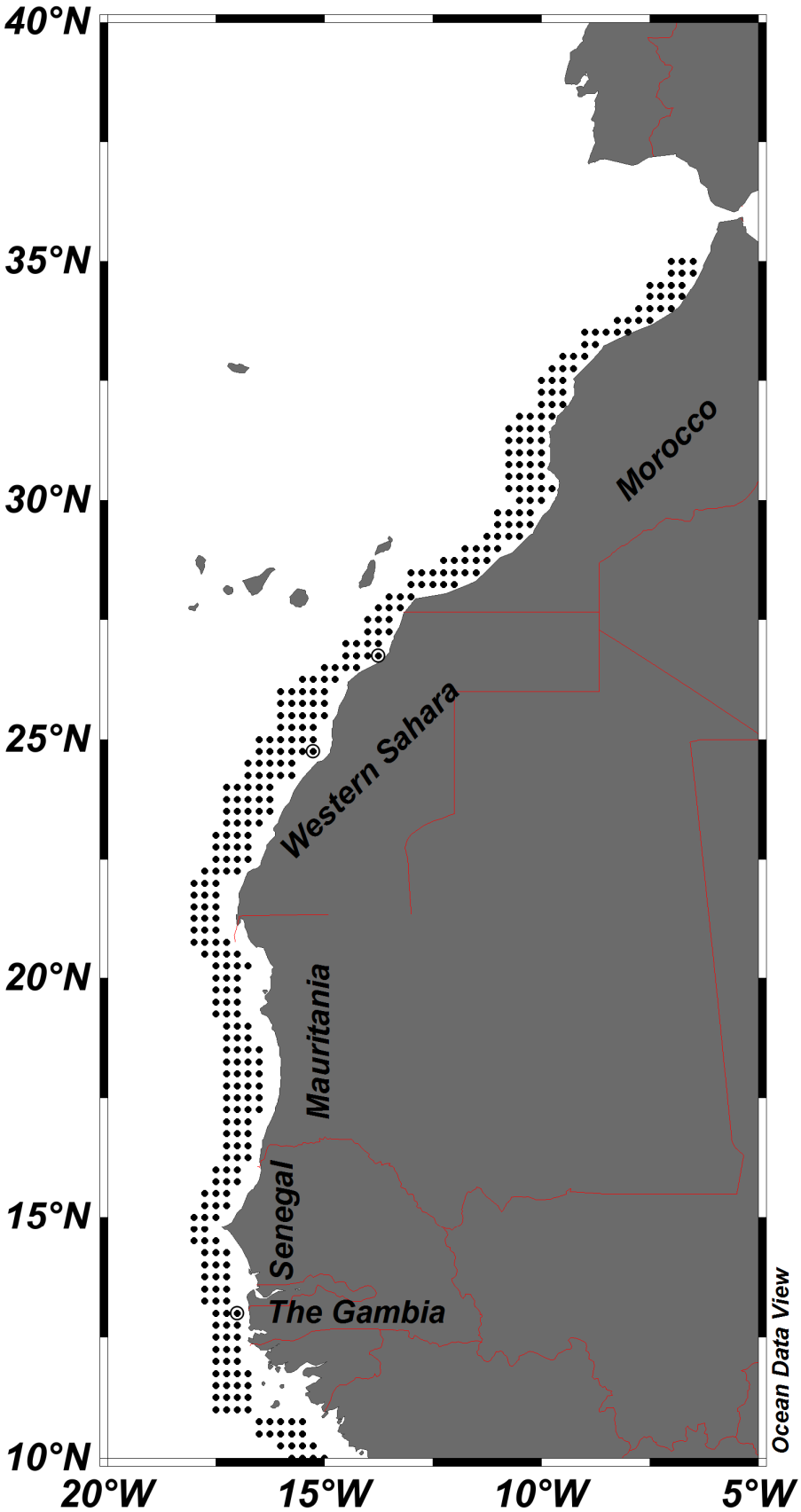


Figure I.1. Study area the NW Africa region from 10° to 35°N showing the position of stations (parameter measurements SST and Chl *a*) analyzed.

Remotely-sensed data were generated by the Ocean Colour component of the European Space Agency's Climate Change Initiative project (Sathyendranath *et al.*, 2012). To analyze the longest time series, we first attempted to use the whole data set including SeaWiFS (1997-2010), MERIS (2002-2012) and MODIS-Aqua (2002-2013). MODIS and SeaWiFS remote sensed reflectances were processed from level 1 to 2 with NASA standard processing (SeaDAS 7.0), MERIS data atmospheric correction was performed with POLYMER (Steinmetz *et al*., 2011). Then the MODIS and MERIS data were band shifted to match SeaWiFS bands and the data were merged. After which, the OC4v6 chlorophyll algorithm was applied (O'Reilly *et al.*, 1998) (See OC-CCI Product User Guide http://www.esa-oceancolour-cci.org/index.php?q=webfm_send/496). CCI Chlorophyll product is projected on a sinusoidal equal-area grid with a bin cell size of 4 km.

An important point when analyzing long term environmental data is the consistency of the data quality over time. This is not the case for chlorophyll *a* concentration (hereafter, Chl *a*) data originating from the different sensors. Although atmospheric corrections were done we observed great differences in Chl *a* concentration between the different sensors. The space-time diagram of the Chl *a* (Fig I.2) shows the interannual variation from 1998 to 2013.

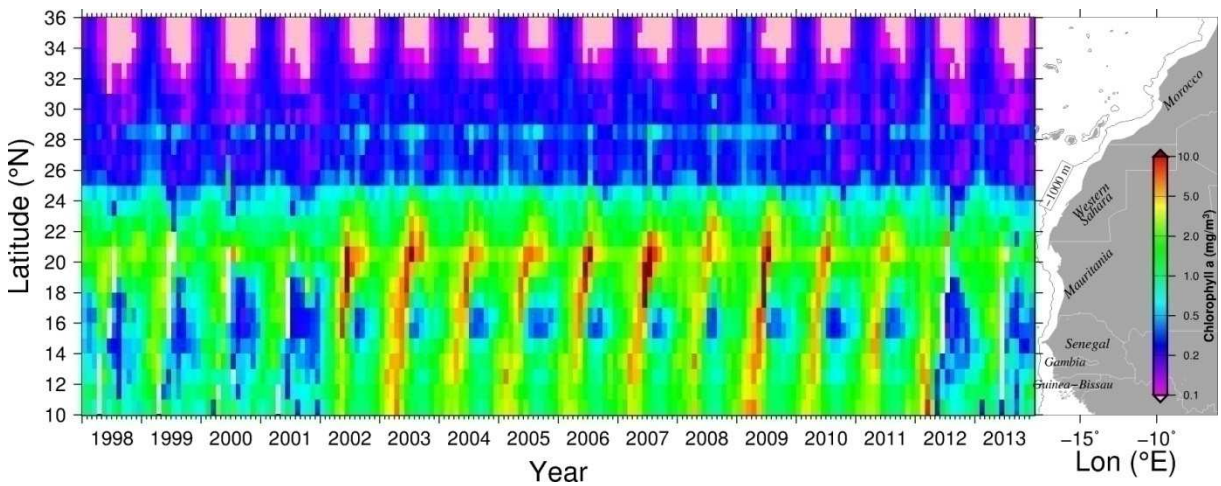


Figure I.2. Space-time Hovmöller plot of the seasonal and interannual variability of the Chl *a* (mg.m^3) obtained from 1998 to 2013 with three different sensor: SeaWiFS 1998-2001; MERIS 2002-2011 and Modis 2012-2013.

It highlights the relatively lower values of Chl *a* from 1998 to 2001 with only SeaWiFS data and from 2012 to 2013 with only MODIS data. This difference is not a matter of data quality, it came from the much better spatial coverage of MERIS data, mainly near the coast where Chl *a* present highest values. This better spatial coverage with MERIS is due to the use of POLYMER atmospheric correction, which deals much better with desertic aerosols, the latter being important in the studied area. To avoid possible bias from sensors calibration, we therefore decide to use only MERIS sensor's data and focuses on the time series 2002 to 2011.

2.3.1. Sea surface temperature

The Sea Surface Temperature (SST, °C) is a product of the Advanced Very High Resolution Radiometer sensor (AVHRR). The temperature is measured at the skin of the ocean (Casey 2010). This is the Pathfinder Version 5.2 (PFV5.2), weekly level 3 product projected on a 4 km grid.

2.3.2. Wind mixing and upwelling indices

Wind mixing index (W^3) and coastal upwelling index (CUI) were calculated from mean weekly wind measurements. Wind vector dataset was derived from the Cross-Calibrated Multi-Platform (CCMP) project (Atlas *et al.*, 2011) and contains value-added Special Sensor Microwave Imager (SSM/I) ocean surface winds from the Defense Meteorological Satellite Program (DMSP) F14 platform. The CCMP datasets combine cross-calibrated satellite winds obtained from Remote Sensing Systems (REMSS) using a Variational Analysis Method (VAM) to produce a high-resolution (0.25 degree) gridded data. The CCMP data set includes cross-calibrated satellite winds derived from various platforms (e.g. SSM/I, SSMIS, AMSR-E, TRMM TMI, QuikSCAT, SeaWinds, WindSat). The dataset consists in values of meridional and zonal components of wind. Because no valid measurement is possible in the first pixel row from the coast and for most pixels of the second row, the computation is done from the band of 50–150 km off the coast, which is the closest good quality wind stress data from the coast derived from CCMP (Benazzouz *et al.*, 2014). The angle of the coast line is computed separately from each forth degree wind measurement cell using the average direction of the 200 m isobaths over a distance of three adjacent cells (about 80 km).The energy transferred through the water column by the wind creates turbulence in the surface layers. A wind-mixing index (W^3) in the upper layer is therefore usually calculated as the cube of the wind speed. We used this index as an indicator of turbulence in surface layer. This

index is independent of the wind direction, and has been used in a number of ecological studies (Lloret *et al*., 2004; Ueyama and Monger, 2005; Martín *et al*., 2008).

To calculate the upwelling index (CUI) (Bakum, 1973), the Ekman transport (Q) was first computed as follows:

$$\tau_x = \rho_a C_d (W_x^2 + W_y^2)^{1/2} W_x \quad \text{and} \quad \tau_y = \rho_a C_d (W_x^2 + W_y^2)^{1/2} W_y \qquad (1)$$

$$Q_{x=\frac{\tau_y}{\rho_w f}} \quad \text{and} \quad Q_{y=\frac{-\tau_x}{\rho_w f}} \qquad (2)$$

where ρ_a is the air density (1.22 kgm^{-3}), ρ_w the sea water density (1025 kg.m^{-3}) and C_d the dimensionless drag coefficient, typically 1.3 ×10^{-3} (Schwing *et al*., 1996). The subscript *x* corresponds to the zonal component and the subscript *y* to the meridional one. The Coriolis parameter, *f*, is defined as twice the component of the angular velocity of the earth, Ω, at latitude θ ($f = 2\Omega \sin(\theta)$, where $\Omega = 7.292\times10^{-5}$ s^{-1}). In turn, the CUI can then be calculated as:

$$CUI = -\sin\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) Q_x + \cos(\varphi - \frac{\pi}{2}) Q_y \qquad (3)$$

Where φ is the mean angle between the shoreline and the equator. The positive or negative values correspond to upwelling or downwelling conditions.
Using this index, positive (or negative) values correspond to upwelling (or downwelling) favourable wind conditions.

2.3.3. Chlorophyll *a* concentration and phytoplankton phenology

Chlorophyll *a* is commonly used as an index of phytoplankton biomass and thus reflects changes in phytoplankton abundance. It has been demonstrated that Chl *a* concentration estimated from satellite ocean color data is a good indicator of phytoplankton biomass (see (Joint and Groom, 2000). We therefore used remotely sensed Chl *a* concentration as a proxy of total phytoplankton biomass for characterizing the dynamics of phytoplankton blooms. Dynamics of phytoplankton bloom is characterized with respect to its growth phase, maximum amplitude and decline phase (Platt and Sathyendranath, 2008). Specifically, growth phase is assumed to correspond to the moment of initiation while the decline phase

corresponds to the moment of termination. Various methods can be used to determine the moment of initiation: rate of change in abundance, cumulative sum, and threshold-based methods (comparison of these methods can be found in (Brody *et al.*, 2013). Among these different methods, we used a threshold of 5% above the annual Chl *a* concentration median to be consistent with other threshold-based phenology studies (e.g. Siegel *et al.*, 2002; Racault *et al.*, 2012). This threshold approach also particularly adapted for investigating the rates of changes in Chl *a* concentration. Practically, yearly maximum were defined as the higher Chl *a* value over a year. The initiation is defined as the moment when, before the maximum, the Chl *a* concentration increases above the defined threshold. Conversely, time of termination was computed as the moment when, starting from the maximum, the Chl *a* concentration drops below the threshold. The duration is defined as the number of time steps between initiation and termination time. As the remotely-sensed Chl *a* was weekly averaged, the phenological metrics were at a temporal resolution of one week.

2.3.4. Time series decomposition and trend analysis

SST, CUI, W^3 and Chl *a* time series were decomposed using the Census X-11 method (Shiskin, 1978), which interests for applications on both temperature (Pezzulli *et al*., 2005) and ocean color products has been already extensively documented (Vantrepotte and Mélin, 2009) (Vantrepotte and Mélin, 2011; Beaulieu *et al*., 2012; Loisel *et al*., 2014). This method based on an iterative bandpass filtering procedure aims at decomposing a time series X(t) into three additive components (see detailed procedure in (Vantrepotte and Mélin, 2011):

$$X(t)=S(t)+T(t)+I(t) \quad (4)$$

where S is the seasonal signal, T the trend cycle signal and I the irregular or residual signal. The major interest of this method is that it delivers a precise description of the seasonal oscillations, which are not considered to be strictly periodical. This thus allows for a specific investigation of year to year modulation in the seasonal signal (in terms of period and amplitude) and in the same time to a precise assessment of the non linear long term evolution in the series which are not affected by the latter year to year modulation in the seasonal signal (Pezzulli *et al.*, 2005). In practice X-11 outputs have been used to assess the spatial distribution of temporal variation scheme for the different parameters of interest summarized by computing for each grid point the relative contribution of each X-11 components (S, T, I) to the total variance of the time series.

In addition, the presence of significant monotonic trend in the time series was evaluated using the non-parametric seasonal Kendall statistics, while the amplitude of changes was assessed using the non-parametric Sen's slope estimator expressed in percentage per year (Gilbert, 1987; Vantrepotte and Mélin, 2011).

2.4. Results and discussion:

2.4.1. Seasonal and latitudinal variation patterns in SST, upwelling index, turbulence and Chl *a*

Latitude-time (weekly) plots for the physical parameters (SST, CUI and turbulence) and Chl *a* over 2002-2011 time period showed high variability at both seasonal and latitudinal scales (Fig. I.3). Overall, latitudinal variation in the SST was important in the whole studied area (average difference of 6°C) with a decreasing pattern from the South (24°C) to the North (18°C). Two seasons can be distinguished based on temperature seasonal modulations: the cold season from January to May with a mean temperature of 22.4°C and the hot season from June to December with a mean temperature of 27.2°C. The prominent feature is the strong seasonal variability of SST south of latitude 20°N. In this region, the amplitude of the seasonal cycle reaches 8.8°C. Between 20° and 26°N, the low amplitude of the SST seasonal cycle reflects the year-round persistence of the upwelling process (Roy and Cury, 2003). These latitudinal and seasonal variations in temperature depend first on the seasonality of the heat exchanges with the atmosphere, and second on the intensity of the upwelling itself, which also varies seasonally (Benazzouz *et al*., 2014).

The mean weekly latitudinal cycle of upwelling derived from Ekman transport is illustrated in Figure I.3b. Positive values mark the presence of upwelling while conversely negative values indicate downwelling conditions. Three regions with well-differentiated seasonality in upwelling can be distinguished along the latitudinal gradient: quasi-permanent and intense in the central region, between Cape Blanc (20°N) and south of the Canary Islands (25°N), weak during winter-fall and intense in early spring-summer in the northern part (26°-35°N), and present only during winter-spring in the southern part (the Mauritania–Senegalese upwelling zone 10°-19°N). This description corresponds to what has been previously observed in the region on different time periods (Cropper *et al*., 2014; Benazzouz *et al*., 2014, 2015). However, we found that the quasi-permanent intense annual upwelling zone more narrow in latitude than previously described. In this region the intensity of the upwelling-favourable-winds and its annual persistency is mainly located between 20°-22°N. This area is characterized by high intensity of upwelling which varies from 60 to 150 $m^3.s^{-1}$ 100 m.

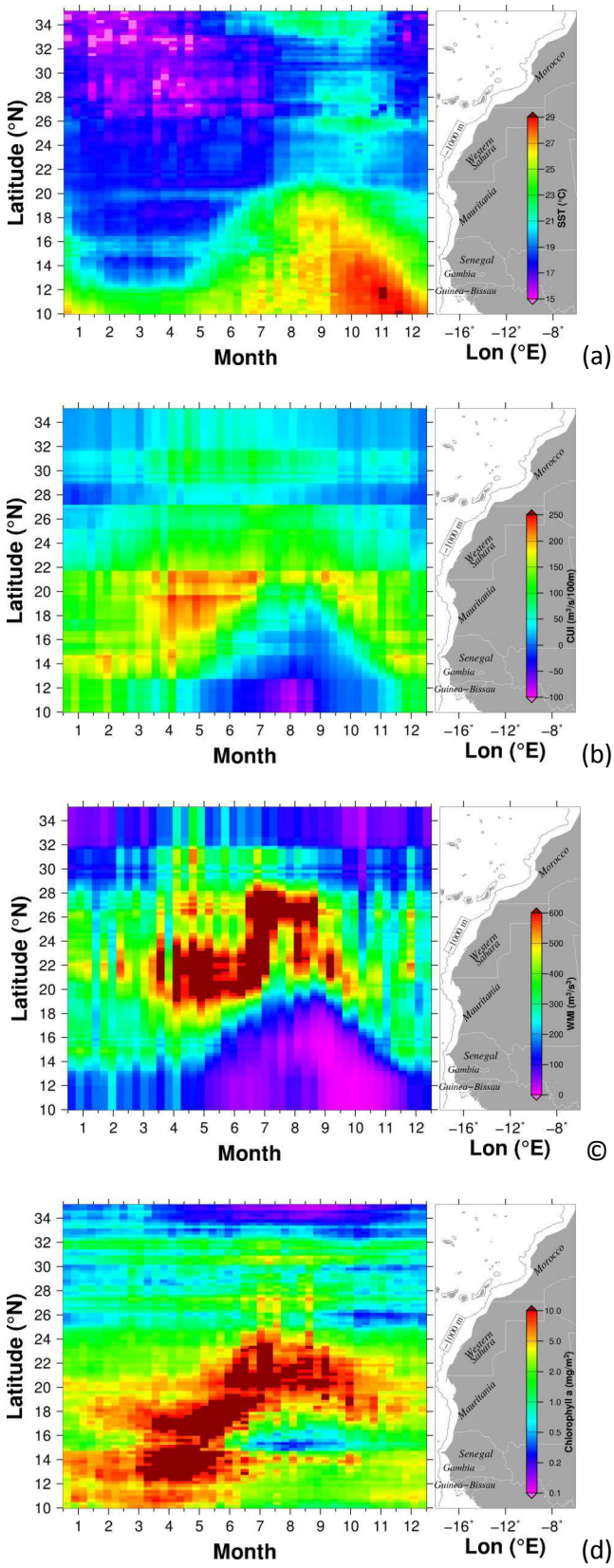


Figure I.3. Seasonal and latitudinal evolution of a) SST (°C), b) CUI ($m^3.s^{-1}.100m^{-1}$), c) turbulence ($m^3.s^{-3}$) and d) Chl *a* concentration ($mg.m^{-3}$) from 2002 to 2011.

The weak upwelling zone (26°-35°N) showed moderate seasonal amplitude of variation particularly between 32°-35°N where the orientation of the northern Moroccan coastline is not propitious for upwelling. (Nykjær and Van Camp, 1994) already reported the absence of upwelling between 32° and 37°N from an analysis of 10 years of satellite sea-surface temperature data. Downwelling are frequent north to 26°N where the wind stress curl is negative and results in downward Ekman pumping and thus in a deep nutricline (Lathuilière *et al.*, 2008). South to 19°N, the Mauritania–Senegalese seasonal upwelling zone is characterized by a high intensity and a strong seasonal variability that progressively decreases in duration from South to North as previously described (Wooster *et al.*, 1976; Mittelstaedt, 1991; Roy and Cury, 2003; Benazzouz *et al.*, 2014). In this area, upwelling occurs mainly in winter and fades during the summer months. This zone south to 20°N corresponds to the cyclonic recirculation gyre which exhibits a strong seasonal variability and where the wind stress curl is positive and Ekman pumping is directed upward, resulting in a shallow nutricline (Lathuilière *et al.*, 2008; Arístegui *et al*., 2009). Across the Mauritania–Senegalese upwelling zone (10°-19°N), downwelling during the summer months typically averages around -50 $m^3.s^{-1}$.100 m as previously found by (Cropper *et al*., 2014).

The wind mixing index was higher in the central part of the study area between 18° and 28°N with higher values (more than 500 $m^3.s^{-3}$) occurring during the spring-summer months (Fig. I.3-c). Strong latitudinal and seasonal variability in Chl *a* concentration were observed (Fig. I.3-d). North to latitude 32°N, low Chl *a* concentration prevailed (mean annual concentrations < 0.5 $mg.m^{-3}$) with a less marked seasonal variations. Around 26°-29°N, between Cape Juby and Cape Ghir, there was a filament of higher Chl *a* all year round. Pelegrí *et al.*(2006) suggested that this Cape Ghir filament in autumn represents a major separation of the Canary Current from the coast, potentially exporting large amounts of organic material into the open ocean (Álvarez-Salgado, 2007). Between 10°N and 24°N, Chl *a* was highest (mean annual concentrations of 2.86 $mg.m^{-3}$) with marked seasonal variations. In this area, a clear latitudinal shift in the timing of the maximum Chl *a* concentration was observed. In the southern part of the study area (10°-12°N) the highest Chl *a* concentration occurred in winter and during early summer in the north (20°-24°N). Such latitudinal and seasonal variation in Chl *a* were consistent with the results of Lathuilière *et al.*(2008) using only five years (2000-2004) of SeaWiFS ocean color data. However, the Chl *a* concentrations found in the present study were higher than those reported by the latter authors.

Comparison with the major coastal upwelling systems shows that the NW African coast is the most spatially and seasonally variable one in terms of primary production (Carr and Kearns, 2003). As the high biological production in Eastern Boundary Upwelling Systems (EBUS) is driven to the first order by the upwelling of nutrient-rich water to the surface (Carr and Kearns, 2003; Patti *et al.*, 2008; Ohde and Siegel, 2010), spatial differences observed in the present study may simply result from contrasting upwelling intensities leading to different nutrient concentrations in the euphotic zone. Wind-driven upwelling was shown to be the principal mechanism that controls the seasonal cycle and inter-annual variability of surface Chl *a* concentration off NW Africa (Pradhan *et al.*, 2006; Ohde and Siegel, 2010; Lathuilière *et al*., 2008). According to Lathuilière *et al*. (2008), nutrient limitation is the key factor explaining the weak offshore extension of chlorophyll towards the north and the latitudinal variability in productivity. A 3-fold increase in nutrient concentrations from north to south was observed in waters upwelled along the Canary Current coastal region (Aristegui *et al.*, 2005). Besides the nutrients upwelled, the productivity also depends on the efficiency of nutrient trapping near the coast (Aristegui *et al.*, 2009). This relates directly to the flushing time of the continental shelf that, in turn, is controlled by the intensity of upwelling and the morphology of the coast. However, factors affecting timescales of biological growth such as the light availability and temperature as well as those related to the dynamics of the cross-shore circulation in coastal upwelling systems such as the topography, the width of the continental shelf and the level of eddy activity, exert a strong control on the nutrient trapping efficiency and hence biological production (Lachkar and Gruber, 2011).

2.4.2. Latitudinal and temporal trends in SST, upwelling index, turbulence and Chl *a*

The results, presented as latitude-time plots, show strong latitudinal variation in the environmental parameters (Fig. I.4). Based on the local upwelling regime, we may divide the region of study into three areas as described in section 2.4.1. Because of the strong latitudinal variation in the environmental parameters, we analyzed their temporal variations separately in the three areas. Time series decomposed using the Census X-11 method revealed that seasonality accounted for most of the variability (> 60%) in environmental parameters in each area (Fig. I.4, Table I.1). For SST, in the three upwelling zones identified, the contribution of the X-11 seasonal component to the total variance of the series was higher than 78%. The interannual variability in SST is more pronounced in the quasi-permanent upwelling zone.

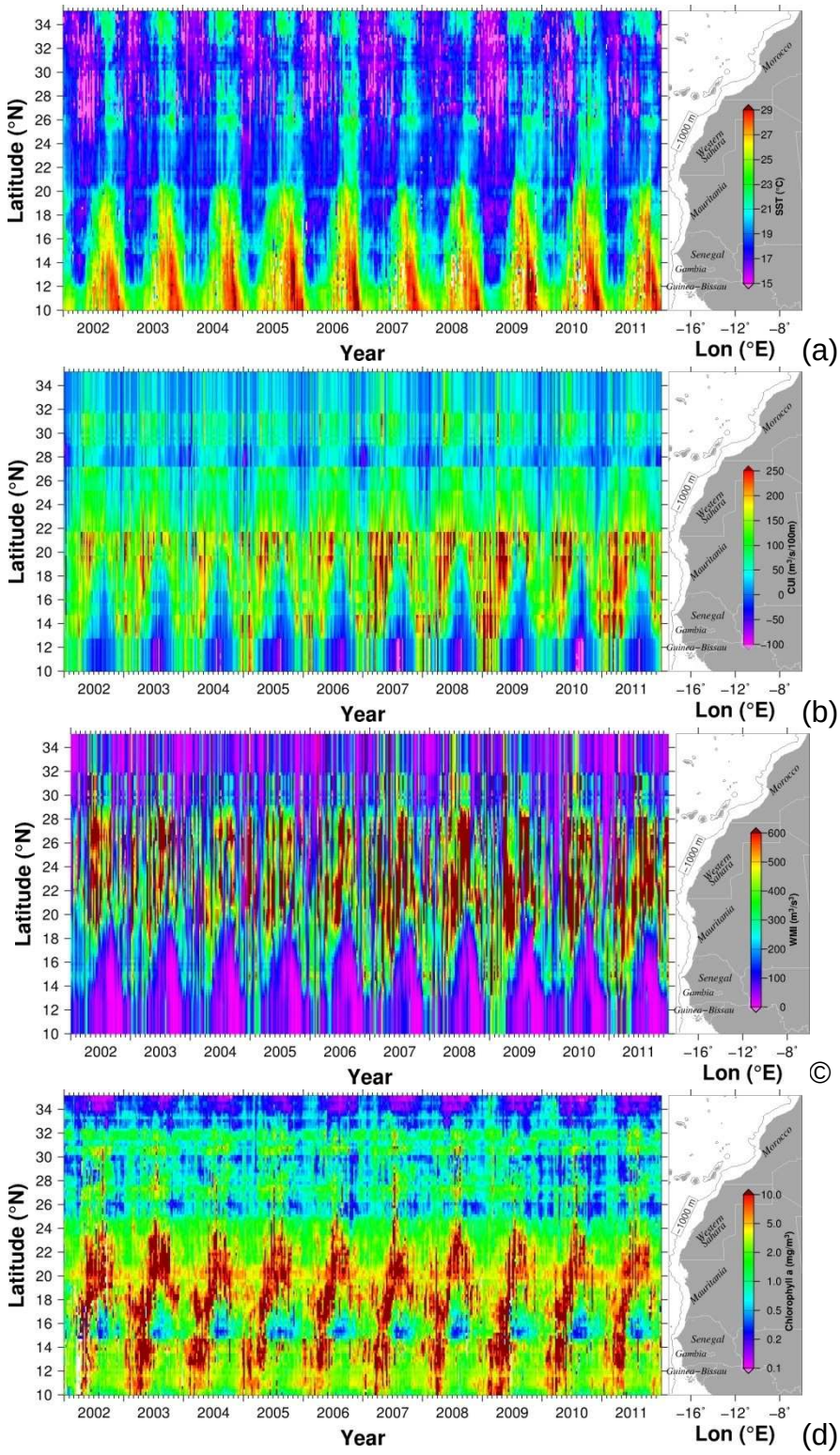


Figure I.4. Annual and latitudinal evolution of a) SST (°C), b) CUI ($m^3.s^{-1}.100m^{-1}$), c) turbulence ($m^3.s^{-3}$) and d) Chl *a* concentration ($mg.m^{-3}$) from 2002 to 2011.

There was significant positive linear trend in SST between 10°- 25°N with a warming trend ranging from 0.17 to 0.22 $\%.yr^{-1}$or 0.01°C to 0.04°$C.yr^{-1}$ (Table I.1, Fig. I.5a). In the northern

region (26°-35°N) there was a slight, but not significant (p=0.682), decrease in SST. Warming trends of the same order ranging from 0.1° C to 0.65 °C decade^{-1} were previously recorded at larger scales over longer time series 1982–2011 (Santos *et al*., 2012; Benazzouz *et al.*, 2015).

Table I.1. Results of decomposed using the Census X-11 method for Sea Surface Temperature (SST), coastal upwelling index (CUI), Wind mixing index (W^3) and Chlorophyll *a* concentration (Chl *a*) in the three identified upwelling regions. St; seasonal trend (%); T: annual trend (%) and A: the amplitude of the changes (%.yr^{-1}). Bold values are significant at the 95% level (in bracket the probability of rate of change).

Latitudes	**SST**			**CUI**			**W^3**			**Chl a**		
	St (%)	T (%)	A (%.yr^{-1})	St(%)	T (%)	A (%.yr^{-1})	S t (%)	T (%)	A (%.yr^{-1})	St(%)	T(%)	A (%.yr^{-1})
10° to 19°	93.77	2.95	**0,17**	83.52	4.49	**2.18**	72.31	10,37	**4.19**	80.37	3.44	**-1.13**
			(0.0417)			(0.0033)			(0.0000)			(0.0129)
20° to 25°	78.42	10.16	**0.22**	68.31	6.35	**3.53**	61.17	6.13	**3.87**	82.76	2.37	**-1.55**
			(0.0263)			(0.0000)			(0.0001)			(0.0006)
26° to 35°	85.01	5.07	-0.06	70.88	3.14	**2,38**	61.07	3.89	0.85	68.98	4.90	**-1.47**
			(0.6827)			(0.0225)			(0.3357)			(0.0005)

For the upwelling index, the highest seasonal variance (83.5) was recorded in the southern area (10°-19°N) while the lowest seasonal variation was found in the quasi-permanent upwelling area (20°-25°N) (68.3%). Significant positive trends were observed at all latitudes with percentage of amplitude change ranging from 2.18 to 3.53%.yr^{-1} (Fig. I.5b and Table I.1). Published results regarding trend directions in upwelling across the NW African coastline are conflicting (e.g. (Narayan *et al*., 2010; Patti *et al.*, 2010; Barton *et al*., 2013). Several studies have highlighted that there is no evidence for a general increase in upwelling intensity off Northwest Africa (Barton *et al.*, 2013; Cropper *et al.*, 2014; Varela *et al.*, 2015). Others studies document contradictory pattern with significant decreasing trend in the upwelling intensity (Gómez-Gesteira *et al.*, 2008; Pardo *et al.*, 2011) or increasing trend (Narayan *et al.*, 2010; Marcello *et al.*, 2011; Santos *et al*., 2012; Benazzouz *et al*., 2015).

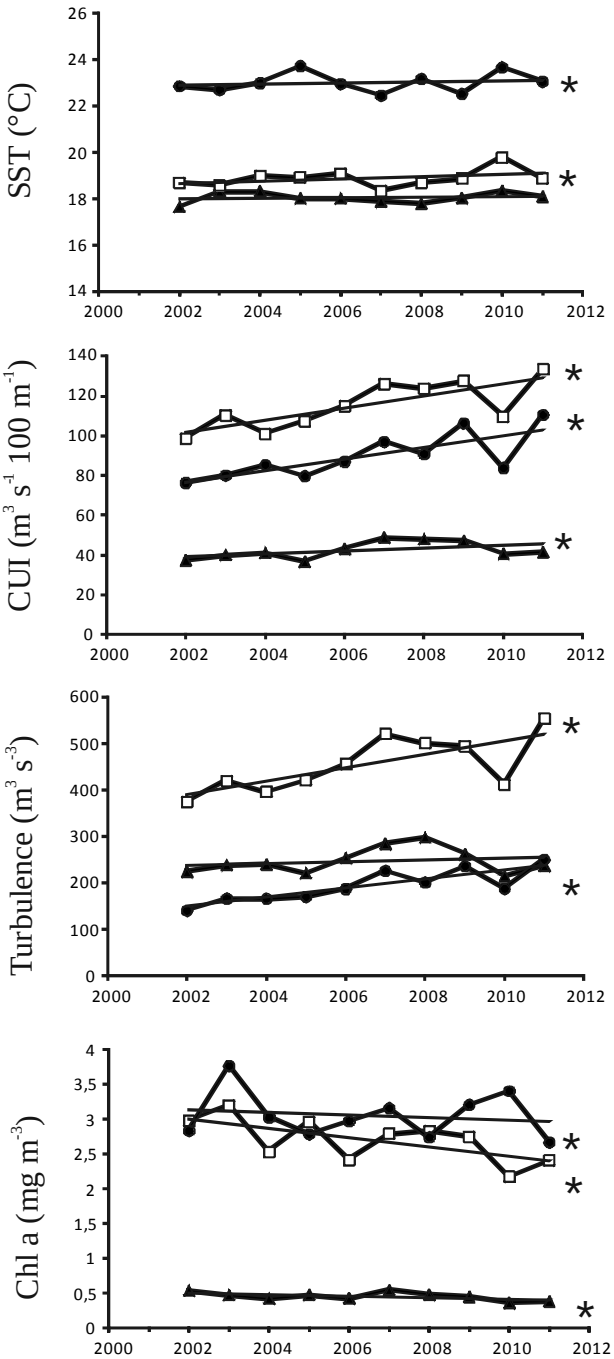


Figure I.5. Annual evolution of a) SST (°C), b) CUI ($m^3.s^{-1}.100m^{-1}$), c) turbulence ($m^3.s^{-3}$) and Chl a concentration ($mg.m^{-3}$) from 2002 to 2011 in the three upwelling zones as described in section 2.4.1: black circle: 10°-19° lat N; with square: 20°-25° lat N and black triangle: 26°-35° lat N.
* indicate significant interannual trend at $p<0.05$ (Mann Kendall test).

These controversial trend results for the upwelling have been attributed to the length of the time series, the selected area, and the season evaluated in the analysis (Varela *et al.*, 2015). For the period 2002-2011, our results show a clear increase in upwelling intensity off NW Africa.

Wind mixing index also showed high percentage of seasonal variance in the three upwelling zones identified and a relative high percentage of interannual variance in the southern area (10°-19°C) compared to the two others areas (Table I.1). There were positive linear trends in wind mixing index at all the latitudes but they were significant only in the quasi-permanent and southern upwelling zones (latitudes 10° to 25°N) corresponding to an increase of 3.87 to 4.19 %.yr^{-1} (Fig I.5-c, Table I.1). These positive trends in the wind stress correspond to the upwelling strengthening and are in the continuity to those already observed since 1950 in this area (Roy and Cury, 2003). This evolution seems to be linked to a general increase in the equatorward winds in the tropical belt worldwide (Demarcq, 2009). In a recent study conducted in the Canary Current Large Marine Ecosystem, Benazzouz *et al*. (2015) observed warming trends, both in its coastal and oceanic parts. Off NW Africa the water warming is in contradiction with Bakun's (1990) hypothesis, which predicts more upwelling water and cooling in response to the strengthening of the upwelling-favourable winds (Benazzouz *et al*., 2015; present study).

For Chl *a*, the highest seasonal variance (82.67 %) was recorded in the area of quasi-permanent upwelling (20°-25°N) (Table I.1). Significant decreasing linear trends in Chl *a* concentrations (-1.13 to -1.55 % .yr^{-1}) were recorded in the whole area (Fig. I.5-d, Table I.1). These results corroborate previous studies at global ocean scale (Gregg *et al.*, 2005; Martinez *et al.*, 2009; Vantrepotte and Mélin, 2009; Gregg and Rousseaux, 2014) and off NW Africa (Arístegui *et al*., 2009; Demarcq, 2009). Negative trend in productivity for the recent 17-year time series, from 1998 to 2014, computed from the suite of calibrated SeaWiFS data from 1998 to 2007 and MODIS data thereafter was recently highlighted by Demarcq and Benazzouz (2015).

The temporal variation in the environmental conditions observed in the coastal upwelling zone are also observed in Open Ocean off NW Africa coast (Fig. I.6). While the highest contribution of the seasonal component to the total variance for SST and Chl *a* is mainly confined to the coastal zone (<1000 m depth), latitudinal variations also occur in the open ocean. It appears clearly that the highest offshore seasonal variability in SST occurs mainly

south 19°N whereas for Chl *a* it occurs north 22°N (Fig. I.6). It is interesting to note that negative trends occur in open ocean north of latitude 22°N suggesting a cooling of this region. For Chl *a*, negative trends occur both in the coastal zone and open ocean. However, in some offshore areas, mainly between 24°-28°N, positive trends were also identified. This open ocean positive trends may be linked to the strengthening of the upwelling-favourable winds that potentially export large amounts of organic material into the open ocean and thus enhance primary production during the upwelling season. Indeed, many studies described around 26°-29°N, between Cape Juby and Cape Ghir, a filament of higher Chl *a* all year round (Arístegui et al., 1994; Pelegri et al., 2006). Pelegri *et al.*,(2006) suggested that this Cape Ghir filament in autumn represents a major separation of the Canary Current from the coast, potentially exporting large amounts of organic material into the open ocean (Álvarez-Salgado, 2007). Near Cape Juby, the Canaries archipelago introduces mesoscale variability in the form of downstream vortices (Arístegui *et al*., 1994) that frequently entrain waters from the Cape Juby filament, effectively extending it offshore and enhancing cross-slope exchanges (Barton *et al.*, 2004). Offshore extension of chlorophyll may also occur when the nutrient input from the deep water is larger than the uptake by phytoplankton growth at the coast (Lathuilière *et al.*, 2008).

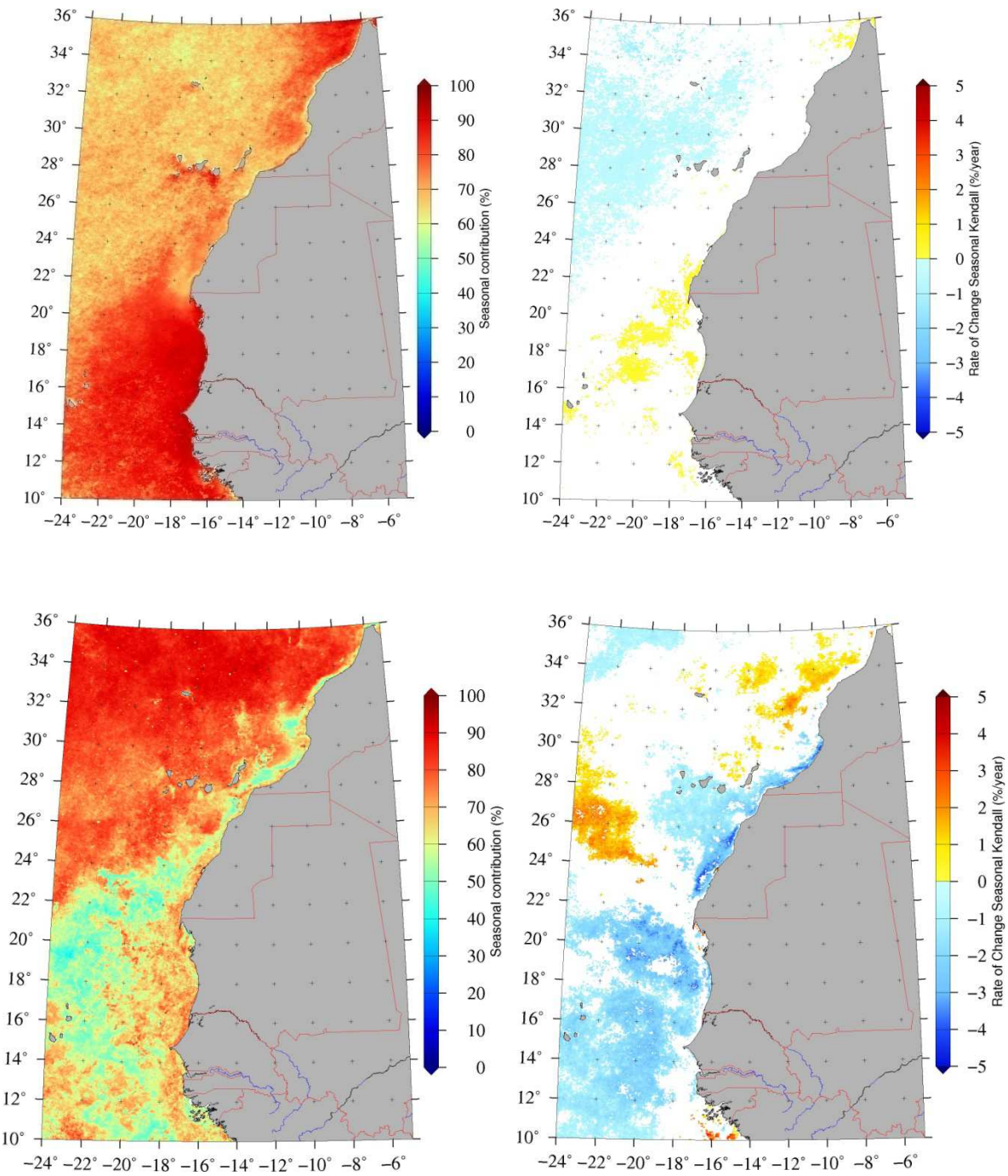


Figure I.6. Map of the relative contribution of the seasonal cycle to the total variance of the Chl *a* and SST MERIS 8 days time series estimated from the Census X-11 decomposition procedure and distribution of the significant monotonic trends (expressed in %/year) in Chl *a* and SST over the MERIS time period (2002-2012). White pixels represent data for which no significant change has been evidenced from the Mann Kendall seasonal test (p>0,05).

2.4.3. Impacts of physical environmental parameters on phytoplankton bloom trends and phenology

From 2002 to 2011, strong negative linear relationships were found between mean Chl *a* concentration and SST in the three upwelling area identified but only the relationships in the quasi-permanent and northern upwelling zones were significant ($p<0.05$). On the other hand, no significant correlation was observed with the upwelling or wind indices. Although there are some contradictory results, most of the evidence suggests that the CUE as a whole has been experiencing a progressive warming and a decrease in productivity over the past 30 years (Arístegui *et al*., 2009; Benazzouz *et al.*, 2015; Demarcq and Benazzouz, 2015, this study). At global scale, analyses incorporating satellite data have revealed a tight link between climate variability and recent decreases in phytoplankton biomass and primary productivity (Antoine *et al.*, 2005; Vantrepotte and Mélin, 2009; Gregg and Rousseaux, 2014). For example, Ware (1992) found a strong linear relationship between primary production and Ekman transport across the Benguela, Canary, Humboldt and California upwelling regions, corroborating previous studies which suggested that the high primary production in these four Eastern Boundary Currents (EBCs) is mainly due to strong and sustained coastal wind stress, which results in offshore Ekman transport and upwelling of nutrient-rich subsurface water. Off NW Africa, along shore wind stress and induced upwelling processes were most significantly responsible for the surface Chl *a* variability, accounting for about 24% of the total variance, mainly during the winter and spring seasons (Ohde and Siegel, 2010). However, contrary to these studies, we observed a general strengthening of the upwelling intensity and wind stress but a decreasing trend in Chl *a* concentration without significant correlation between these variables. At local scale, phytoplankton blooms may be modulated by variation of other factors such as light availability and temperature (González Taboada and Anadón, 2014). The waters off NW African coast are particularly affected by the Saharan dust deposition which contents high values of crustal elements such as silicate, aluminum, manganese or iron as well as nitrate and phosphorus having a potential positive effect on phytoplankton growth (Franchy *et al.*, 2013).

Because of global warming off NW Africa (Demarcq, 2009; Benazzouz *et al.*, 2015, present study), the negative correlation between mean Chl *a* concentration and SST might be explained by an increased stratification and thus nutrient limitation due to surface warming. In the Canary Current it has been showed that warming, resulting in a tendency towards more stratified waters, give rise to important changes in the structure of the pelagic ecosystem in

subtropical waters through a combination of bottom-up and top-down effects (Schmoker and Hernández-León., 2013). Consistently with the latter feature, our study suggests that global warming may reduce magnitude of the phytoplankton blooms off NW Africa as previously suggested for others subtropical region (Behrenfeld *et al.*, 2006; Henson *et al.*, 2009; Schmoker and Hernández-León., 2013).

Studies on phytoplankton phenology have mainly focused on the main peak of phytoplankton growth in temperate and polar regions and have highlighted the great variability in this event and a trend towards earlier occurrence of these blooms in northern latitudes during recent years (Siegel *et al.*, 2002; Platt and Sathyendranath, 2008; Henson *et al.*, 2009; Kahru *et al.*, 2011; Zhai *et al.*, 2011). Southern studies on phytoplankton phenology have however received in general less attention. The present study emphasizes the presence of a south-north latitudinal variation in the phenological characteristics (timing, duration and magnitude) of the phytoplankton bloom (Fig. I.7). The peak timing occurs generally earlier, with a higher magnitude and longer bloom duration at lower latitudes (below 20°-22°N) than in the northern part of the study area. The peak timing occurs about 4 months earlier in the south (between 10°N and 19°N) and in the north (between 32°-36°N) in comparison with the central part of the study (19°-31°N) (Fig. I.7-a). The duration of the bloom is higher (7 months) in the south (below 22°N) than in northern latitudes between 22° and 32°N (5.12 months) (Fig. I.7-b). The same feature was observed with the phytoplankton bloom magnitude (i.e. the peak of Chl *a* concentration) and duration of growing period of the bloom. Higher values (6.84 mg Chl *a* m^{-3}) were recorded at lower latitudes (below 22°N), mainly during spring and early summer, compared to the northern part of the study area (1.70 mg .Chl *a* .m^{-3}) (Fig.I.7-d). The latter patterns are in agreement with those reported in previous studies in the same region (Lathuilière *et al.*, 2008). The duration of the growing period, which is on average around 3.63 months (± 0.86) is slightly lower between latitudes 20°-32°N (about 2.98 months).

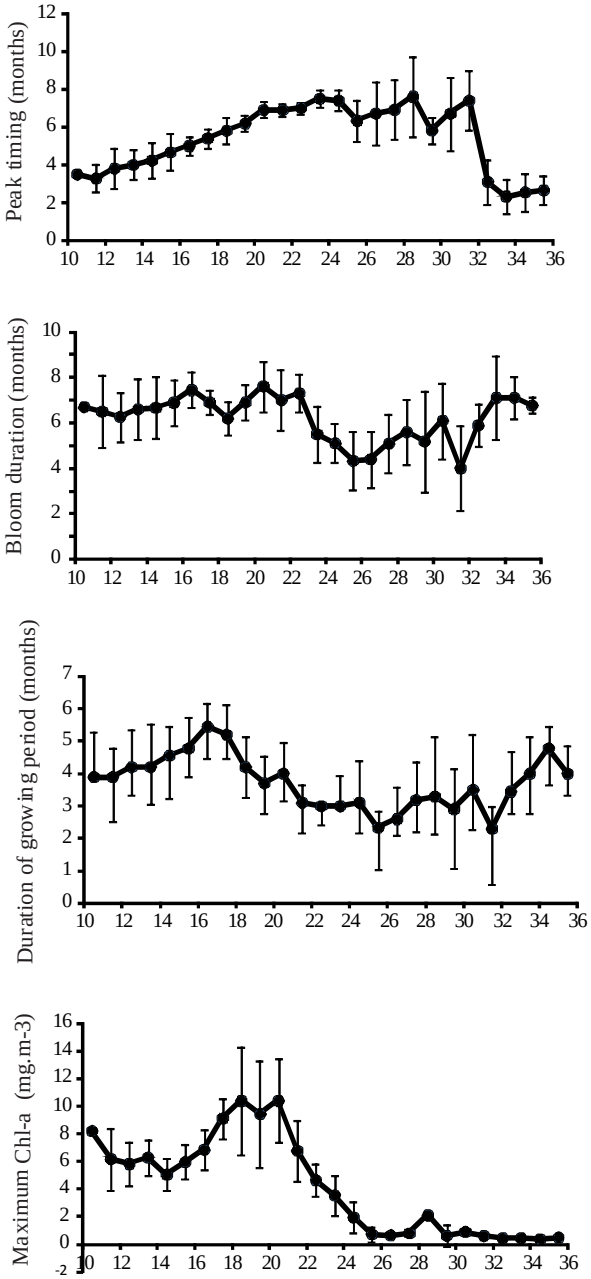


Figure I.7. Latitudinal variation in the phenology (peak timing, duration, duration of the growth period and amplitude) of the phytoplankton bloom from 2002 to 2011.

Figure I.8 shows different interannual patterns in the phenology (peak timing, amplitude and duration) of the phytoplankton bloom in the three areas investigated. Except in the northern area (26-36°N) where a significant negative trend in the bloom duration was observed, there was no significant temporal trend in the phenology of the phytoplankton bloom. In the north Atlantic basin (10°S and 80°N), changes in bloom timing and magnitude presented a clear signature of environmental factors, especially wind forcing, although changes in incident photosynthetically active radiation and sea surface temperature also represent important forcing parameters according to the latitude considered (González Taboada and Anadón, 2014). Correlation between the physical environmental factors (SST, upwelling and wind indices) and phytoplankton bloom phenology are presented in Table I.2. Whatever the upwelling area or the environmental parameter studied, there was no significant correlation with phytoplankton bloom phenology, except between SST and bloom amplitude at latitudes 10° to 19°N.

Table I.2. Correlation of bloom magnitude, peak timing, duration and growing period with SST, CUI and wind index in the three distinct upwelling zones during the period 2002-2011. The maximum chlorophyll concentration during the bloom period was used to represent bloom magnitude. Data indicated the *p* value (bold values are statistically significant).

Areas	Magnitude	Peak timing	Bloom duration	Growing period
SST (10-19°N)	**0,033**	0.259	0,881	0,359
SST (20-25°N)	0.464	0,475	0,935	0,525
SST (26-35°N)	0.830	0.103	0,264	0.065
CUI (10-19°N)	0,208	0,134	0,999	0,355
CUI (20-25°N)	0,943	0,435	0,912	0,525
CUI (26-35°N)	0,430	0,477	0,495	0,929
W (10-19°N)	0.168	0,496	0.344	0.964
W (20-25°N)	0,901	0,341	0.824	0.811
W (26-35°N)	0,986	0,052	0,706	0,148

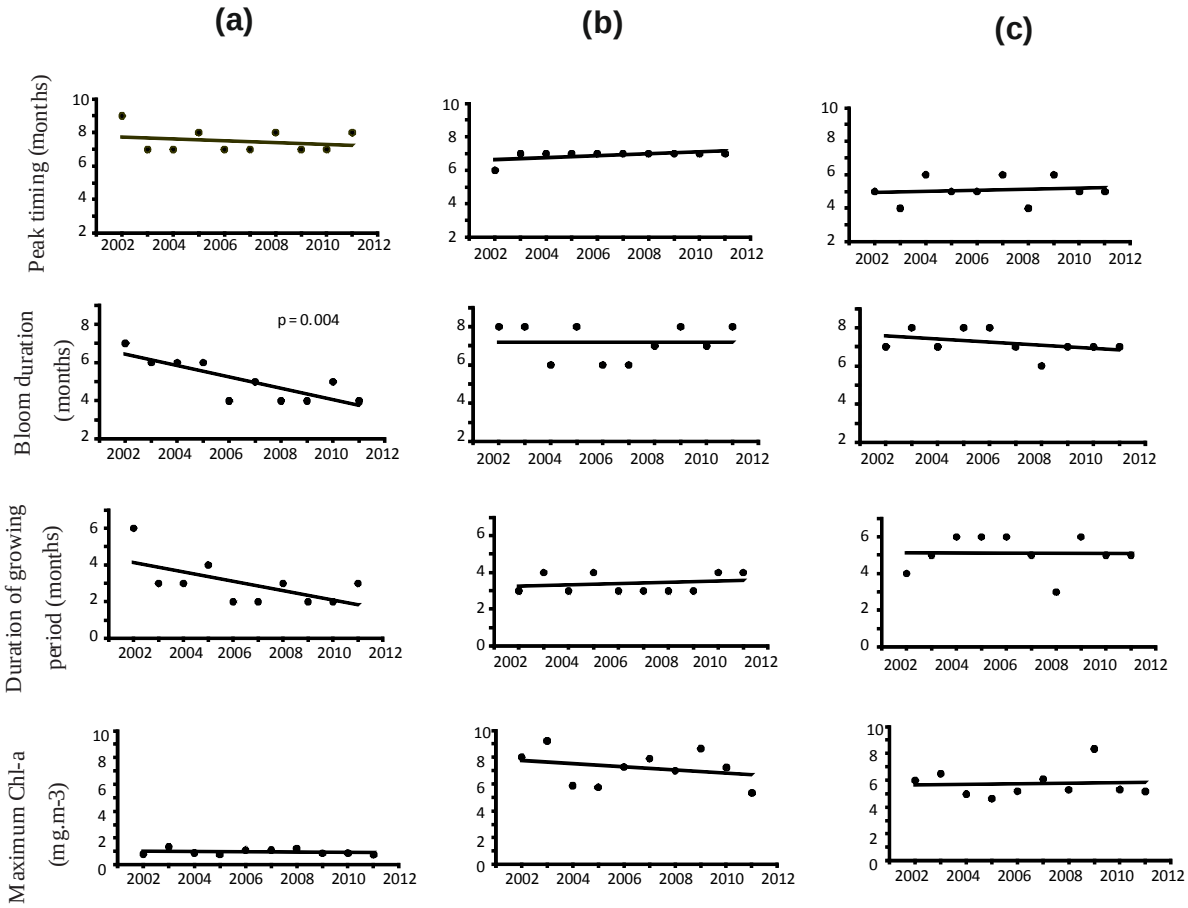


Figure I.8. Annual evolution of the phenology of phytoplankton bloom from 2002 to 2011 in the three upwelling zones as described in section 2.4.1. (a): 26°-35° lat N ; (b): 20°-25° lat N and (c): 10°-19° lat N.

2.5. Conclusions

In this study, satellite derived data were used to investigate the recent changes in the upwelling environmental conditions along the NW African coast (10°N to 35°N) over seasonal and interannual timescales. An important point when analyzing long term environmental data is the consistency of the data quality over time. This was not the case for Chl *a* data originating from the different sensors (SeaWiFS, MERIS and MODIS-Aqua).To avoid possible bias from sensors calibration, we therefore decide to use only MERIS sensor's data and focuses on the time series 2002 to 2011. We are aware that this time period is not sufficient enough to draw definitive conclusions about trends but it can allow us to discuss recent developments and interannual variations in environmental conditions off the NW African coast. This area is characterized by strong latitudinal and temporal variability. The seasonality accounted for most of the variability (> 60%) in environmental parameters studied. During the time period 2002 to 2011, the NW African coast was characterized by a significant warming trend ranging from 0.01°C to 0.04°C.yr^{-1} and a general strengthening of the upwelling-favourable winds but a decreasing trends for Chl *a* concentration. Off NW Africa the water warming is in contradiction with Bakun's (1990) hypothesis, which predicts more upwelling water and cooling in response to the strengthening of the upwelling-favourable winds. Strong negative linear relationships were found between Chl *a* concentration and SST but not with the upwelling intensity and wind stress. This suggests that warming increased water stratification and thus nutrient limitation to upper layers. Global warming as predicted by the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) may therefore reduce primary productivity off NW Africa. Comparison of the four major coastal upwelling systems shows that the CUE is the most spatially and seasonally variable one in terms of primary production (Carr and Kearns, 2003; Lachkar and Gruber, 2011). This variability and its effect on fishery productivity are still poorly documented although it has been recognized that regional primary productivity partly constraints natural levels of exploited stocks (Chassot *et al.*, 2010). It has been demonstrated that interannual fluctuations in phytoplankton phenology in the North Atlantic may have a profound effect on the recruitment of exploited stocks of fish and invertebrates (Platt *et al.*, 2003; Edwards and Richardson, 2004; Platt *et al.*, 2007; Koeller *et al.*, 2009). Indeed, changes in the timing and magnitude of phytoplankton blooms can affect the coupling of phenological relationships in pelagic food-webs, and can thus have important ramifications for trophic interactions and overall system productivity, as suggested by the classical Cushing match/mismatch theory (Cushing, 1975). Our study on the phytoplankton bloom phenology showed a relative

interannual stability in phytoplankton phenology, despite a warming trend, thus suggesting that primary production is probably not the main environmental factor controlling fish recruitment variability in the area. The consequences of these environmental changes on fisheries resources need to be explored more in detail.

2.6. Acknowledgments

This study has been performed in the frame of the GlobCoast project (www.foresea.fr/globcoast) which is funded by the Agence Nationale de la Recherche (ANR-11-BLAN-BS56-018-01). The GlobCoast project is affiliated to the LOICZ and AQUIMER project. A post-doctoral grant was funded by ANR to M. Bacha and a doctoral grant was funded by Ambassade de France in Mauritania to M.A. Jeyid.

Chapitre 3

3. Relation entre l'abondance des petits poissons pélagiques et les facteurs environnementaux dans le système d'upwelling des Canaries (NW Afrique): une analyse basée sur des données hydroacoustiques et satellitaire

Introduction du chapitre:

Le système d'upwelling nord-ouest africain au large du Maroc, de la Mauritanie, de la Gambie et du Sénégal est le système le plus productif au monde en termes de biomasse planctonique. Cette productivité se traduit par une importante biomasse de poissons principalement dominée par les petits poissons pélagiques. Dans cette région, les petits pélagiques représentent les principales ressources vivantes exploitées. Les débarquements annuels varient de 600 000 à 1 400 000 tonnes, jouant ainsi un rôle social et économique majeur. Au cours des dernières années, le groupe de travail de la FAO (COPACE, 2016) a conclu que la plupart des espèces de petits pélagiques de la sous-région sont pleinement exploitées ou surexploitées. En termes de dynamique des populations des petits pélagiques, le système d'upwelling NW africain est le moins bien étudié des systèmes d'upwelling (Californie, Benguela et Humboldt). Cette région est caractérisé par une forte variabilité spatiale et temporelle des conditions environnementales. Ces variations latitudinales peuvent atteindre 10°C pour la température, 7 mg/l pour la chlorophylle, et 120 $m^3.s^{-1}$.100m pour l'upwelling. Les effets de ces variations sur la dynamique des populations de poissons de la région sont encore mal connus. L'objectif de la présente étude est d'identifier les facteurs de l'environnement qui contrôlent ou influent sur la répartition spatiale et l'évolution des abondances de trois espèces de petits pélagiques, la sardine, les sardinelles et l'anchois. Nous avons pour cela utilisé les données issues de l'imagerie satellitaire et les données des campagnes scientifiques acoustiques.

Dans la zone NW africaine, les prospections acoustiques à bord de navires de recherche ont commencé depuis les années 70. Plusieurs bateaux de recherche ont opéré dans la région dans le cadre de programmes communs de recherches. Nous citons- par exemple la Thalassa en 1977, le N/O Dr. FRIDTJOF NANSEN en 1981 et les navires russes vers début des années 90s. Ces dernières années, à partir de 1998, les pays de la sous-région : le Maroc, la Mauritanie et le Sénégal, ont acquis de nouveaux navires de recherche en mesure de mener des prospections d'évaluations acoustiques de routine et des scientifiques locaux ont été formés, avec le soutien de la FAO, pour l'estimation acoustique de l'abondance des petits pélagiques.

De 1995 à 2006, le N/O Dr. FRIDTJOF NANSEN a mené des prospections acoustiques chaque année durant les mois d'octobre à décembre dans toute la sous-région NW africaine (10-35°N). Les objectifs principaux de ces campagnes étaient d'estimer et de cartographier la distribution de la biomasse des stocks des petits pélagiques dans cette zone par la méthode

hydroacoustique. Nous avons utilisé ces données pour étudier l'influence de l'environnement sur la répartition et l'abondance des sardines, sardinelles et anchois. Des modèles additifs généralisés (GAM) ont été utilisés pour identifier les principaux facteurs environnementaux influant sur les espèces étudiées. Les énergies acoustiques (SA) ont été considérées comme proxy des indices d'abondances des petits pélagiques. L'abondance des espèces a été utilisée comme variable de réponse et les facteurs environnementaux (température de surface (SST), indice d'upwelling, turbulence, indice de rétention, concentration de chlorophylle-*a*), spatiaux (latitudes, longitudes, profondeurs) et temporels (années) comme variables explicatives. Nos résultats ont montré qu'au cours de la période d'étude, la région est caractérisée par d'importantes variations latitudinales et interannuelles des conditions environnementales. Dans cette région, la sardine présente la plus forte biomasse suivie de la sardinelle et de l'anchois. L'anchois, bien que présent dans cet écosystème, ne joue pas un rôle aussi important que dans les autres systèmes d'upwelling. L'anchois et la sardine sont principalement présents entre 20°- 34° N alors que la sardinelle n'est présente que dans la partie sud de la zone d'étude entre 24° -11° N. Il existe des variations interannuelles de la position du centre de gravité de la distribution des 3 espèces, avec des déplacements soit vers le nord soit vers le sud selon les années et selon les espèces. L'anchois a montré une période de fortes biomasses (1998-2000) suivie- d'une période de faibles biomasses (2001 à 2006). Une tendance inverse a été observée pour la sardine, avec de faibles biomasses de 1997 à 2000 et des biomasses plus élevées de 2001à2005. La biomasse et la distribution latitudinale des sardinelles ont montré de faibles fluctuations et pas de relations avec les évolutions de la sardine. Parmi les paramètres environnementaux étudiés, la température est le paramètre principal expliquant les variations spatio-temporelles de l'abondance des 3 espèces. L'abondance de la sardine augmente avec l'intensité de l'upwelling alors que celles de l'anchois et de la sardinelle sont associées à un faible indice d'upwelling. Les résultats de notre étude suggèrent que les variations spatio-temporelles de l'abondance de l'anchois et de la sardinelle sont davantage contrôlées par le gradient thermique que par la productivité biologique, alors que la sardine semble être plus contrôlée par une fenêtre environnementale optimale d'intensité d'upwelling et de température "optimal upwelling and temperature windows". Alors que l'alternance d'abondance entre la sardine et l'anchois est connue dans les autres systèmes d'upwelling, notre étude montre pour la première fois l'existence de cette alternance le long des côtes NW africaines.

Mots-clés: acoustiques, petits poissons pélagiques, facteurs environnementaux, modèles additifs généralisés, NW Afrique.

Relationship between abundance of small pelagic fishes and environmental factors in the Canary Current upwelling ecosystem (North West Africa): an analysis based on hydroacoustic and satellite data

Article soumis à la revue Plos One

3.1. Abstract:

Small pelagic fish constitute a resource of primary importance, which is heavily exploited in Morocco, Mauritania, Senegal and The Gambia. Fluctuations in their abundance have serious socio-economic impacts for countries of the region. From 1995 to 2006, acoustic surveys were conducted yearly during the months of October to December to assess the abundance of small pelagic fish species off NW Africa. Surveys cover the west coast of Africa between 10° and 35°N. Generalized additive models were used to identify major environmental factors that affect the distribution and abundance of anchovy, sardine, and sardinella. Species abundance was used as the response variable and environmental (SST, CUI, WMI, IRC and Chl-*a*), spatial (latitude, longitude and depth) and temporal (year) variables were used as the predictor variables. The study area was characterized by pronounced latitudinal and interannual variations in environmental conditions during the period of study. Sardine has the highest biomass followed by sardinella and anchovy. Anchovy and sardine were found between 20°-34°N whereas sardinella was recorded only in the southern part of the studied area between 24°-11°N. There were interannual variations in the center of gravity of species distribution, with a northward or southwards shifts. Anchovy showed a period of high biomass (from 1998 to 2000) followed by a period of low biomass (2001 to 2006). An inverse tendency was observed for sardine, with lowest biomass from 1997 to 2000 and highest biomass from 2001 to 2005. Sardinella biomass and latitudinal distributions showed relatively low fluctuations and no relationship with sardine patterns. Among the environmental parameters studied, temperature was the main parameters explaining spatio-temporal variations of species abundances. Sardine abundance increase with upwelling intensity whereas anchovy and sardinella were associated with low upwelling index. This study suggest that anchovy and sardinella spatio-temporal variations off NW Africa is more controlled by thermal than productivity gradients, whereas sardine seem to be more controlled by an “optimal upwelling

and temperature” windows. For the first time, alternating population fluctuations between anchovies and sardines were observed off NW Africa.

Keywords : Acoustic surveys, small pelagic fish, environmental factors, generalized additive models, NW Africa.

3.2. Introduction:

The Canary Current upwelling ecosystem (CanC), situated off North West (NW) Africa (10° - 35°N), represents one of the four most productive EBUEs of the world (Cury and Roy, 1989; Binet, 1997), sustained by the upwelling of cold, higher nutrient waters in the coastal band which stimulate high levels of primary production (up to 5 $gC.m^2.d^{-1}$) and of phytoplankton biomass (*Chl a* up to 10 $mg.m^{-3}$) (Lathuilière *et al*., 2008; Arístegui *et al.*, 2009). This productivity sustains a large variety of pelagic fish species, including commercial species such as European sardine (*Sardina pilchardus*), sardinella (round sardinella, *Sardinella aurita* and flat sardinella, *Sardinella maderensis*), horse mackerel (*Trachurus trachurus*, *Trachurus trecae* and *Caranx rhonchus*), mackerel (*Scomber japonicus*) and European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) (FAO, 2015). These species dominate the intermediate trophic level and exert a major control on the trophic dynamics of marine ecosystems (Cury *et al*., 2000). Small pelagic fish constitute a resource of primary importance, which is heavily exploited in Morocco, Mauritania, Senegal and The Gambia. They are exploited by artisanal, semi-industrial and industrial fisheries (local and foreign) and constitute 80% of total nominal catches. Total catch of small pelagic fish in this area for the 1990-2014 period have fluctuated with an average of nearly 1.9 million tons, while the average for the last five years was 2.4 million tons. Catches of pelagic species are dominated by *S. pilchardus* and *Sardinella* (the round sardinella being the most important of the two species) whose catches represented respectively 37% and 32% of the total pelagic fish catches during 2014 (FAO, 2015). Anchovy, although present in this ecosystem, do not play such an important role as in the other EBUEs. The catches of anchovy represented less than 1% of the total pelagic fish catches during 2014 (FAO, 2015). The most important developments in the fisheries for small pelagic fish in the CanC region in recent decades were those related to the round sardinella exploitation. Increasing catches of sardinella were due mainly to the development of an industrial fishery in Mauritania. Pelagic trawlers from a number of European countries, working under fisheries agreements between Mauritania and the EU, started to target round sardinella from 1996 onwards, which resulted in a strong increase of regional catches (Braham and Corten, 2015). From 1998-2006 catches declined apparently as a result of overfishing. Fluctuations in the abundance of small pelagic fish species off the North West Africa have serious socio-economic impacts for countries of the region (Lam *et al.*, 2012; De Graaf and Garibaldi, 2014). The increasing pressure on fisheries resources caused by foreign fishing fleets and an expanding small-scale artisanal sector contributed to the current overexploited status of fish stocks (Belhabib *et al*., 2016).

Small pelagic fish are essential elements of marine ecosystems due to their significant biomass at intermediate levels of the food web, playing a considerable role in connecting the lower and upper trophic levels (Rice, 1995; Bakun, 1996; Cury *et al*., 2000). Although small pelagic fish aggregate in large shoals and usually exhibit important spatial structure, their dynamics in time and space remain unpredictable and challenging. The effects of large-scale, environmentally driven changes in the distribution and abundance of small pelagic fish populations have been a major concern for fisheries scientists and managers during the last decades (Checkley *et al*., 2009). It is well documented that abundances of pelagic fish species as well as their relative importance are highly variable in upwelling ecosystems (Alheit *et al.*, 2009). Comparison of the four major coastal upwelling systems showed that the CUE is the most spatially and seasonally variable one in terms of primary production (Carr and Kearns, 2003; Lachkar and Gruber, 2011). This variability that may impact the distribution and abundance of fish populations and their associated fisheries is however still poorly documented. In terms of fish population dynamics, the CanC is the least studied EBUEs (i.e., California, Benguela and Humboldt).

Decadal fluctuations in the annual catches of small pelagic fish species along the CanC have been observed in the last century (Cury and Roy, 1991). Although important changes occurred in the exploitation of the resources in this area, these fluctuations seem to be largely environmentally driven, mainly related to the variability in the strength of upwelling (Caddy and Garibaldi, 2000; Roy and Reason, 2001; Borges *et al.*, 2003). Zeeberg *et al.*(2008) described a regime shift in the north-west African area in 1995 which had considerable effects on the distribution of certain pelagic species, and in particular on the abundance of sardinella. Along the NW Africa, the environmental conditions (e.g. hydrography and productivity) are highly heterogeneous at both spatial (latitudinal) and temporal (seasonal and interannual) scales (Lathuilière *et al*., 2008; Arístegui *et al*., 2009; Benazzouz *et al.*, 2014; Cropper *et al*., 2014; Sambe 2016). Recent observations indicate that the CanC region as a whole has been experiencing a progressive warming and a decrease in productivity over the last decades (Benazzouz *et al*., 2014). An enhanced understanding of small pelagic fish fluctuations abundance in relation to environmental conditions could improve fisheries management and predictions of fish's responses to environmental change.

Since 1995, an acoustic survey program was established to assess the abundance of small pelagic fish species off NW Africa. Acoustic data were collected during 12 international surveys by the R/V *Dr. Fridtjof Nansen.* When national countries (Morocco, Mauritania and

Senegal) took over these surveys from 2007 onwards, it turned out to be difficult to obtain a full regional coverage each year due to technical and financial problems with the different national research vessels. Based on acoustic surveys (1995-2006) data, the objective of the study is to describe the spatio-temporal patterns of abundance and distribution of two cold species, sardine and anchovy and a warm-water species sardinella and to investigate the environmental influences on such patterns. The relationships between fish abundances and environmental conditions (sea surface temperature (SST), chlorophyll *a* concentration, upwelling index, wind mixing index, retention index) and geographical variables (depth, latitude and longitude) were explored using generalized additive models, taking into account several advantages of this method in modeling environmental and fisheries data (Venables and Dichmont, 2004).

3.3. Materials and methods:

3.3.1. Study area

The study area is located along the NW Africa between 10°N and 35 °N. Biogeographically, the area may be divided in two major domains: the south-eastern boundary of the North Atlantic subtropical gyre (NASG) and the north-eastern North Atlantic tropical gyre (NATG) (Fig. II-1). North of 22°N, in the subtropical gyre, the large scale circulation along the coast is directed southward (Barton *et al.*, 1998). South of 20°N, a cyclonic recirculation gyre drives a predominately poleward circulation along the coast, opposed to the coastal jet (Mittelstaedt, 1991). The two gyres, and associated water masses, are separated by the Cape Verde Front (CVF), a wide (4-6° of latitude) thermohaline front stretching roughly between Cape Blanc and the northernmost Cape Verde Islands (Fig. II-1) (Pérez-Rodríguez *et al.*, 2001). Sardine and anchovy are predominant in the NASG area, off the Moroccan coast, whereas sardinella are dwelling in the NATG area, off Mauritania and Senegal. Wind-driven upwelling events occur all along the northwest African coast (Wooster *et al.*, 1976). Three upwelling areas can be distinguished in the area (Benazzouz *et al*., 2014; Cropper *et al*., 2014). Upwelling shows high seasonality between 11°N and 21°N and between 26°N and 35°N, and remains intense all year long between 20°N and 26°N. At high latitudes (26°N–35°N), upwelling intensity is weak and becomes intensified in summer and fall and weakens, but does not quite disappear, in winter and spring. At low latitudes (11°N–21°N), it completely disappears during summer months (Benazzouz *et al.*, 2014).

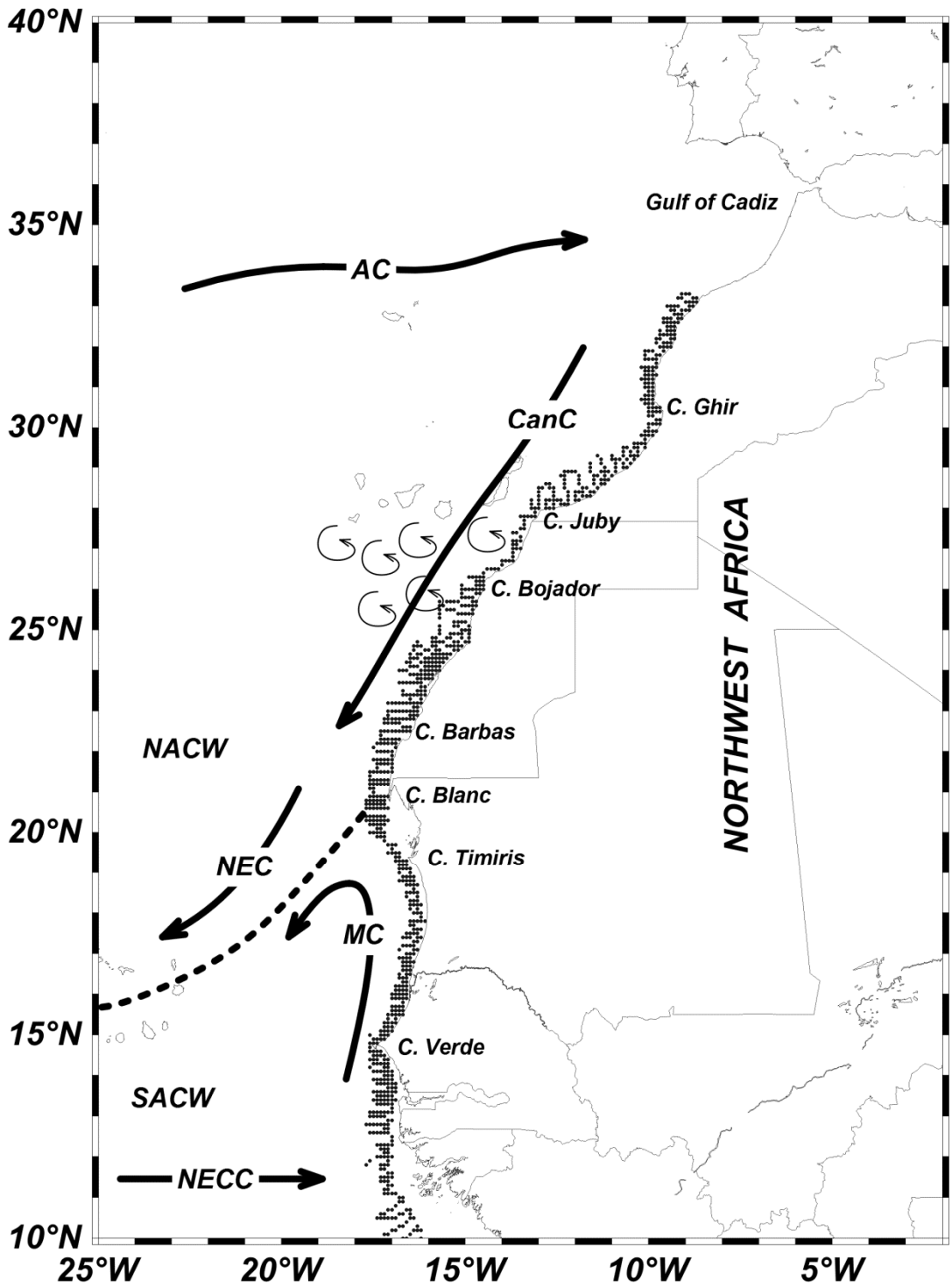


Figure II.1. Study area off NW Africa showing the acoustic transect prospected from 1995 to 2006. The major capes and the main geographic features and oceanographic currents are indicated. Frontal zone between water masses (dashed line) and mesoscale eddies (cyclones and anticyclones) south of the Canary Islands. NACW: North Atlantic Central Water; SACW: South Atlantic Central Water; AC: Azores Current; CanC: Canary Current; MC: Mauritanian Current; NEC: North equatorial Current; NECC: North equatorial Countercurrent.

3.3.2. Data sources

3.3.2.1. Acoustic data:

The acoustic data were obtained as part of the EAF -Nansen project, a partnership between the Norwegian Agency for Development Cooperation (Norad) and Institute of Marine Research (IMR) of Bergen, Norway, and the Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). The object if for these surveys was to estimate and map the distribution and biomass of small pelagic fish stocks off NW Africa (Morocco, Mauritania, Senegal and Gambia). Acoustic surveys were carried out annually during the months October–December from 1995 to 2006 aboard RV Dr Fridtjof Nansen. The area of the continental shelf covered each year extends from latitude 10° to 35°N and depths greater than 10 m and up to 500 m and the survey always runs from the south Senegal to the north of Morocco.

Acoustic sampling was performed by means of scientific echosounders SIMRAD EK-500 with a split beam transducer of 38 kHz. The EK-500 was calibrated each year before these surveys using a copper sphere and following the methods of Foote *et al*. (1987). Sampling design consisted of transects oriented perpendicular to the coastline characterized by 10 nautical mile (nmi) inter-transect distance (Fig. II-1). Each acoustic transect was divided in elementary distance sampling units (EDSU) of 1 nmi in which nautical-area-scattering strength (SA, m^2.nautical $mile^{-2}$; MacLennan and Simmonds, 1992) was determined. In total, about 7000 miles of transects were examined. Track lines were run at 9 knots. During the surveys, the acoustic energy reflected by marine organisms was measured continuously and fish sampling, with two pelagic trawls and a demersal trawl, were carried out to help identify the species that are reflecting the acoustic energy. The small pelagic trawl has 10-12 m vertical opening under normal operation, whereas the intermediate sized trawl has 15-18 m opening. The bottom trawl has a 31 m headline and a 47 m footrope fitted with a 12" rubber bobbins gear. The vertical opening is about 5.5 m. The codend has 20 mm meshes, and has an inner net with 10 mm mesh size.

The Bergen Integrator (BEI) was used for analysis and allocation of the integrated $\boldsymbol{S_A}$-values to the individual specified target groups by 5 nmi intervals. The allocation of values to target groups was based on a combination of a visual scrutiny of the behavior pattern as deduced from echo diagrams, the BEI analysis, and the catch compositions. The relationship between fish size and acoustic backscattering from the fish is needed to transform nautical-area-backscattering estimates to fish biomass (MacLennan and Simmonds, 1992). However, within the NW Africa, fishery scientists have not yet agreed on a suitable transformation between fish length (L) and backscattering cross-section and the derived quantity target strength (TS).

Therefore, the present study applied nautical-area-backscattering (SA) estimates as measures of fish abundance.

The present study was focused on sardine, anchovy and sardinella without distinguishing between *S. aurita* and *S. maderensis*, whose spatial behaviors are still not completely understood (Bez and Braham, 2014) investigate the year-to-year spatial patterns of the 3 species, we calculated the centre of gravity (CG) of their abundances (Woillez *et al*., 2007). The centre of gravity represents the mean location of the population and was calculated as:

$$CG = \frac{\int xz(x)dx}{\int z(x)dx}$$

With Z(x): density acoustic in x

Annual biomasses of the studied area were estimated for each species based on acoustic surveys and catch data (Toresen *et al.*, 1998). The total biomass estimate is obtained by summing the biomass by length group and areas within each sector of the survey.

3.3.2.2. Environmental data

The environmental variables retained as potential useful predictors of the three species distribution and abundance were: sea surface temperature (SST in °C), chlrophyll-*a* concentration (*Chl a* in $mg.m^{-3}$), upwelling index (CUI in $m^3.s^{-1}.100\ m^{-1}$) , wind mixing index (WMI in $m^3.s^{-3}$) and retention index (CRI in °C). All environmental data used were synchronized with the surveys periods and transects (dates and positions). For each parameter, we calculated the mean value for 8 days and 5 nmi.

The Sea Surface Temperature (SST, °C) is a product of the Advanced Very High Resolution Radiometer sensor (AVHRR). The temperature is measured at the skin of the ocean (Casey 2010). This is the Pathfinder Version 5.2 (PFV5.2), weekly level 3 products on a 4 km grid.

The retention index (CRI) was calculated from the SST using the method of (Demarcq and Faure, 2000). In order to take into account both the intensity and spatial extent of the upwelling plume, the retention index is constructed around an integration of the inverse SST gradient observed between the coast (Z=0) and the position of the absolute SST minimum (Z_{min}):

$$CRI_{SST} = \int_0^{Zmin} (SST(z) - SSTmin)dz$$

Chlrophyll-*a* concentration (*Chl a*) was obtained from ESA Ocean Colour CCI project (Sathyendranath et al., 2012). This product (4 km resolution) was calculated applying the NASA OC4V6 algorithm on the OC-CCI merged remote sensing reflectances (R_{rs}). These are merged products based on SeaWiFS, MERIS and Aqua-MODIS, with atmospheric correction carried out using the POLYMER algorithm (Steinmetz *et al*., 2011) which allow for a greater spatial coverage for the investigated region than the standard atmospheric correction schemes.

Wind mixing index and upwelling index (CUI) were calculated from weekly data.Wind vector dataset was derived from the Cross-Calibrated Multi-Platform (CCMP) project (Atlas *et al*., 2011) and contains value-added Special Sensor Microwave Imager (SSM/I) ocean surface winds from the Defense Meteorological Satellite Program (DMSP) F14 platform. The CCMP datasets combine cross-calibrated satellite winds obtained from Remote Sensing Systems (REMSS) using a Variational Analysis Method (VAM) to produce a high-resolution (0.25 degree) gridded data. The CCMP data set includes cross-calibrated satellite winds derived from various platforms (e.g. SSM/I, SSMIS, AMSR-E, TRMM TMI, QuikSCAT, SeaWinds, WindSat). The dataset consists in values of meridional and zonal components of wind. The intensity of input of mechanical energy by the wind, which would then become available for turbulent mixing of the upper ocean, was estimated by averaging a wind mixing index ($m^3.s^{-3}$), which is the mean value of the cube of the wind speed. This index is independent of the wind direction, and has been used in a number of ecological studies (Ueyama and Monger, 2005; Martın *et al.*, 2008).

To calculate the upwelling index (CUI) (Borja et al., 1996; Gomez-Gesteira *et al.*, 2006) the Ekman transport (Q) was first computed as follows:

$$\tau_x = \rho_a C_d (W_x^2 + W_y^2)^{1/2} W_x \quad \text{and} \quad \tau_y = \rho_a C_d (W_x^2 + W_y^2)^{1/2} W_y$$

$$Q_{x=\frac{\tau_y}{\rho_w f}} \quad \text{and} \quad Q_{y=\frac{-\tau_x}{\rho_w f}}$$

where ρ_a is the air density (1.22 kgm^{-3}), ρ_w the sea water density (1025 $kg.m^{-3}$) and C_d the dimensionless drag coefficient, typically 1.3 $\times 10^{-3}$ (Schwing *et al.*, 1996). The subscript *x*

corresponds to the zonal component and the subscript *y* to the meridional one. The Coriolis parameter, *f*, is defined as twice the component of the angular velocity of the earth, Ω, at latitude θ ($f = 2\Omega \sin(\theta)$, where $\Omega = 7.292\times10^{-5}\ s^{-1}$). In turn, the CUI can then be calculated as

$$CUI = -\sin\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) Q_x + \cos(\varphi - \frac{\pi}{2}) Q_y$$

where φ is the mean angle between the shoreline and the equator. The positive or negative values correspond to upwelling or downwelling conditions.

3.3.3. Statistical modelling

General Additive Models (GAMs: Hastie and Tibshirani, 1990; Wood, 2006) were used to investigate the influence of environmental variables on abundance and distribution of sardine, anchovy and sardinella. This flexible class of mathematical models allow for incorporating smooth functions to model the non-linear effect of continuous explanatory variables (Wood, 2006). GAMs were constructed in R (Version 3.0.2) (R Development Core Team, 2013), using the GAM function of the mgcv package (Wood, 2006), with fish abundance considered as the response variable and variables expressing time (year), location (latitude, longitude, depth), and environmental factors (SST, CUI, *Chl a*, WMI and CRI) as predictor variables.

The modelling approach based on information theory as chosen building sets of candidate models of increasing complexity and selecting the "best" model based on minimizing an information criterion, here the Generalized Cross Validation (GCV) (Burnham and Anderson, 2002). Best GAM model was obtained using backward stepwise procedure selecting significant *p* values for each variable. Diagnostic plots (histogram of residuals and residuals *vs* linear predictor) were used to evaluate model fitness and statistical assumptions of residuals (normal distribution and homogeneity in variance). Spatial autocorrelation analysis was used to assess spatial distribution of the residuals of the best model. Positive spatial auto-correlation violates the assumption of independence among data points. For this, we applied Moran's I test, which is a measure of spatial autocorrelation (Bivand *et al*., 2013). Results indicated that there was significant spatial autocorrelation in the environmental variables (Table II-1). To partially address the spatial autocorrelation, we explicitly included in the models the effect of location using a bivariate smoothed predictor (i.e., the interaction between longitude and latitude) (Hollowed *et al.*, 2012).

Table II-1. Spatial autocorrelation in the environmental variables estimated by Moran's I statistic.

Variable	Moran's index	*P*_value
SST	0.7345487	0
CUI	0.2471217	0
WMI	0.3194995	0
IRC	0.0822422	0
Chl *a*	0.3904569	0

Formulation of the model is:

SA~ Year + s(Longitude, Latitude) + s (Depth) + s(SST) + s(CUI) + s(Chl a) + s(IRC) + s(WMI).

where SA is the expected value of the modeled abundance and s(X) denotes a spline smoothing function of the covariate X or the interaction between two covariates. Here, a penalized cubic spline model was chosen as the smoothing function (Bellido *et al.*, 2001), the basis dimension, k, representing maximum degrees of freedom of each smooth, was chosen according to the function choose.k, mgcv (Wood, 2006). Given the nature of the acoustic data, which includes a significant amount of zero values, the compound Poisson distribution was used to model the response variable (San Martín *et al*., 2013). Specific probability distributions belonging to the Tweedie family are conditioned to the particular values that the parameter *p* can take, e.g. when parameter *p* takes values of 1, 2 or 3 this corresponds to Poisson, Gamma and inverse Gaussian distributions respectively. We are interested here in modeled values of *p* between 1 and 2 which defined a compound Poisson and allow us to model positive and zero observations at the same time (San Martín *et al.*, 2013). The link function is the log of the response variable. The candidate predictors are the environmental variables: mean weekly values of all the parameters (SST, CUI, *Chl a*, WMI and CRI).

All statistical analyses were carried out in R programming language (Ihaka and Gentleman, 1996); http://www.r-project.org) using mgcv (Wood, 2006), MASS (Venables and Dichmont, 2004) and Tweedie packages (Dunn, 2009).

3.4. Results

3.4.1. Environmental conditions off NW Africa

The study area is characterized by pronounced latitudinal and interannual variations in environmental conditions during the period of study (October - November) (Fig. II-2). In that region, the latitudinal amplitude of variations may reaches 10°C for temperature, 7 $mg.l^{-1}$ for *Chl a* and 120 $m^3.s^{-1}.100$ m for upwelling. Lowest SST and *Chl a* concentration were clearly located in the northern region (above latitude 22°N). Between 16°N and 22°N, concentrations of *Chl a* were highest (mean concentrations of 4.11 mg *Chl a* $.m^{-3}$). The upwelling intensity was particularly strong (50 to 150 $m^3.s^{-1}.100$ m) between latitudes 20°-22°N and in a lesser extent between 24°-26°N. Positive values mark the presence of upwelling while conversely negative values indicate downwelling conditions (Fig. II-2). Downwelling are frequent north to 28°N and in the southern part of the study area (south to 20°N). Wind-mixing index (WMI) was highest between latitudes 20°- 28°N.

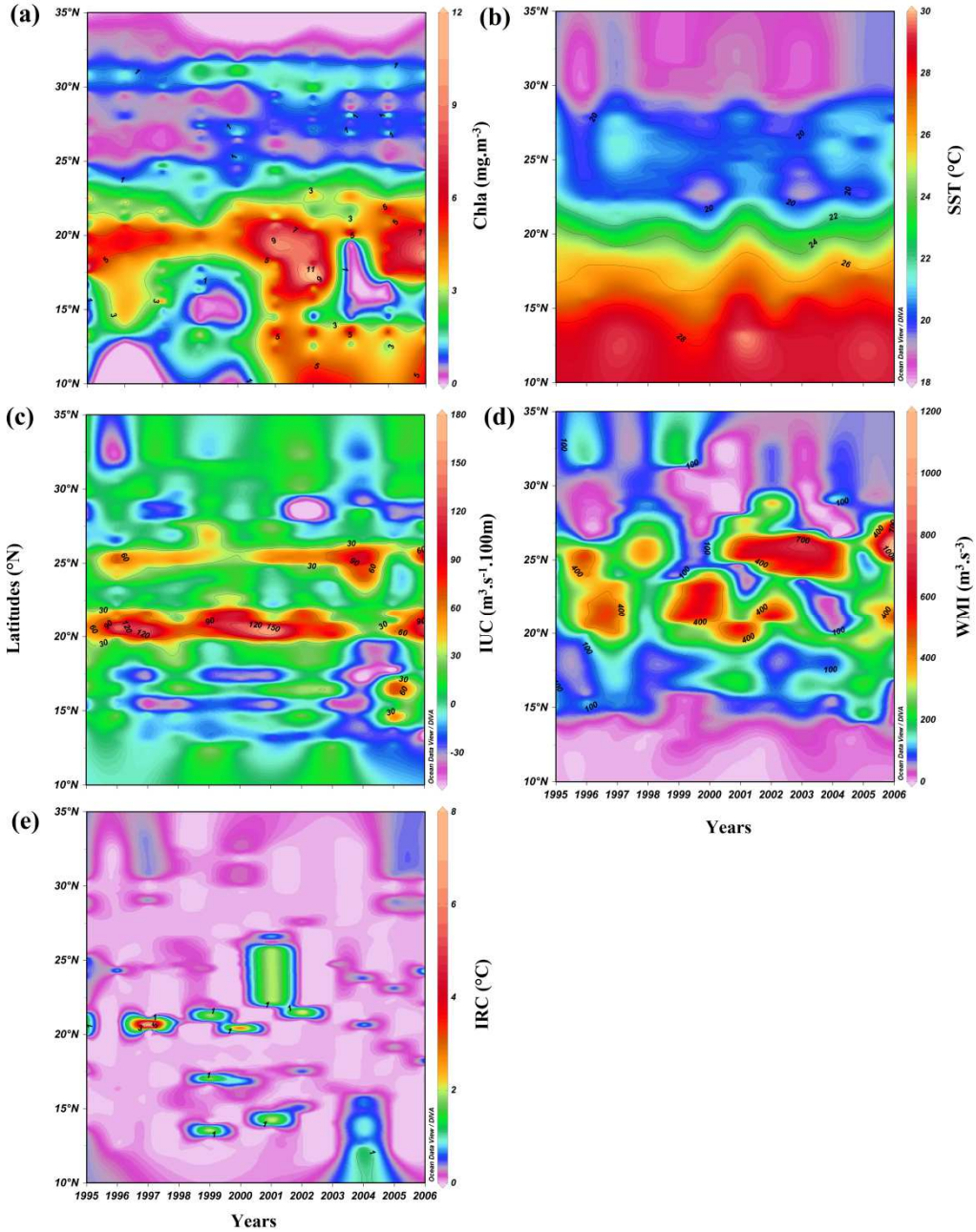


Figure II.2. Annual and latitudinal evolution of (a) Chl *a* concentration ($mg.m^{-3}$), b) SST (°C), c) CUI ($m^3.s^{-1}.100m^{-1}$), d) Wind Index Mixing ($m^3.s^{-3}$) and e) Coastal Index of Retention (CIR) from 1995 to 2006.

3.4.2. Anchovy, sardine and sardinella spatial and inter-annual abundance patterns

Time series (1995-2006) of sardines, anchovies and sardinellas biomass off the NW Africa are represented Figure 2-3a. Sardine has the highest biomass followed by sardinella and anchovy. Anchovy showed a period of high biomass (from 1998 to 2000) followed by a period of low biomass (2001 to 2006). An inverse tendency was observed for sardine, with lowest biomass from 1997 to 2000 and highest biomass from 2001 to 2005. Sardinella showed low interannual variations in biomass with no clear trends.

Figure II-3b show the latitudinal distribution of the abundance (SA) recorded during the acoustic surveys carried out annually during the months October–December. Anchovy was recorded only between latitudes 20°- 35°N (north of Cape Temeris) but was quasi-absent between 24°-27°N off the western Saharan coast (between Cape Barbas to Cape Juby) (Fig. II-3b). Its abundance was maximal during the period 1996-2001 particularly in the northern part (28°to 34°N) of the studied area. There were strong interannual variations in the center of gravity of anchovy distribution (Fig. II-3c), with a northward shift from 1996 to 2001 and a southwards shift from 2003 to 2006. Sardine was found almost without interruption between latitudes 19° to 34°N with maximum abundances between 20°-28°N (Fig. II-3b). The species was absent south Cape Timiris. From 2005, a southward trend of its center of gravity distribution was observed (Fig. II-3c). The southern species, sardinella was recorded in the southern part of the studied area between 24°-11°N. The center of gravity of sardinella distribution alternates between periods of northwards distribution (1996, 1997, 2001, 2001 and 2006) and periods of southward distributions (1995, 1998 and 2002).

3.4.3. Influence of environmental conditions on fish spatial and inter-annual abundance patterns

The presence of spatial autocorrelation in the environmental variables; CUI, *Chl a*, WMI, SST and IRC (Moran's test, $p < 0.05$) was observed (Table II-1). To partially address this spatial autocorrelation, we explicitly included the effect of location using a smoothed of latitude and longitude (Hollowed *et al*., 2012; La Mesa *et al*., 2015).

The relationships between abundances and each variable in the univariate model allowed us to examine the contribution of each variable separately (Table II-2).

Table II-2: The contribution of selected variables in the GAM model: Independent (lone contribution) based on generalized additive modelling.

	variables	df	Contribution%	*P-value*
Anchovy				
	year		2.98	<0.00001
	(Long, Lat)	33.62	55.8	<0.00001
	Depth	3.96	9.35	<0.00001
	SST	2.99	31.4	<0.00001
	CUI	2.87	0.79	<0.00001
	Chl *a*	2.98	2.61	<0.00001
	WMI	2.86	1.72	<0.00001
	IRC	1.81	2.13	<0.00001
Sardine				
	year		0.14	<0.00001
	(Long, Lat)	28.97	45.7	<0.00001
	Depth	3.92	16.5	<0.00001
	SST	2.99	27.6	<0.00001
	CUI	2.92	1.58	<0.00001
	Chl *a*	1.92	0.05	<0.00001
	WMI	8.8	4.61	<0.00001
	IRC	2.43	0.15	<0.00001
Sardinella				
	year		0.001	0.087
	(Long, Lat)	28.92	45.7	<0.00001
	Depth	3.83	13.7	<0.00001
	SST	3.98	16.8	<0.00001
	CUI	3.97	1.07	<0.00001
	Chl *a*	2.98	14.6	<0.00001
	WMI	2.99	2.43	<0.00001
	IRC	2.82	0.31	<0.00001

For anchovy, the variables accounting for the greatest change in deviance were the interaction latitude and longitude (which explained 55.8% of the variation), SST (31.4%), and depth (9.35%).

Table II.3: Backward stepwise selected GAM with deviance explained (%), GCV: generalized cross validation and p-value.

Species	Models	Deviance explained (%)	GCV	*P-value*
Anchovy	SA [Anchovy] ~ Year + s(Long, Lat) + s(Depth) + s(SST) + s(CUI) + s(WMI) + s(Chl *a*) + s(IRC)	59.1	13.81	<0.00001
Sardine	SA [Sardine] ~ Year + s(Long, Lat) + s(Depth) + s(SST) + s(CUI) + s(WMI) +Chl *a*)	46.6	38.61	<0.00001
Sardinella	SA [Sardinella] ~ Year + s(Long, Lat) + s(Depth) + s(SST) + s(CUI) + s(WMI) + s(Chl *a*) + s(IRC)	49.5	29.25	<0.00001

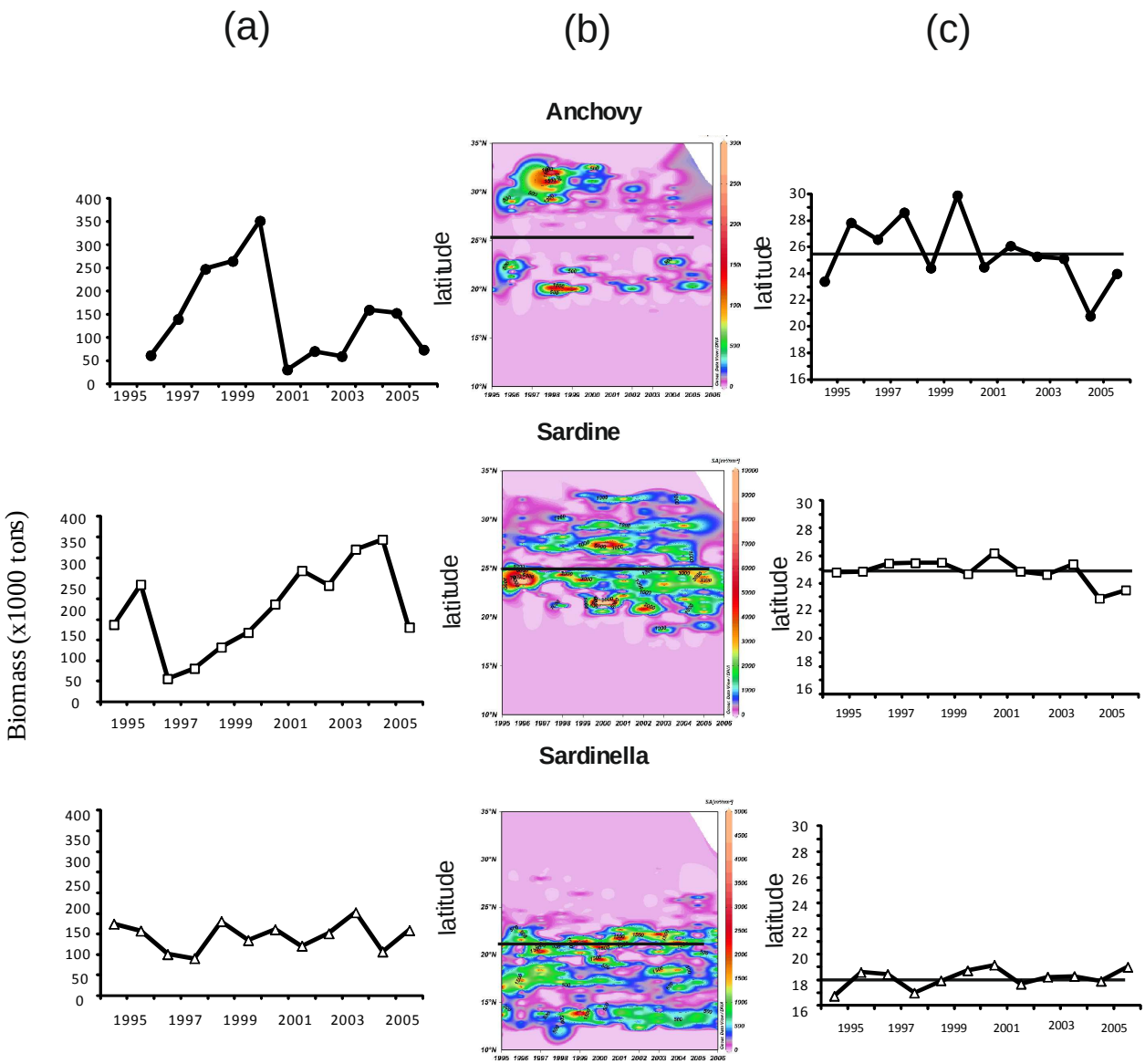


Figure II.3. Anchovy, sardine and sardinella time series evolution of biomass (a), abundance (SA)(b) and position of the centre of gravity of species abundance(c). The straight black line indicates the mean position of the centre of gravity of each species during the period 1995 to 2006.

The largest deviance for sardine univariate GAM were associated with the interaction latitude and longitude (45.7%) and SST (27.6%). For sardinella, the variables accounting for the greatest change were the interaction latitude and longitude (45.7%), *Chl a* concentration (14.6%) and SST (13.7%).

The final selected GAM models for anchovy, sardine and sardinella explain respectively 59.1%, 46.6 % and 49.5% of the total deviance explained (Table II-3). All variables selected in the final model were statistically significant. For anchovy and sardinella, the model included all the variables as main effects whereas IRC was not retained in the sardine final model (dropped by the model). For all species and models, the diagnostic plots of residuals show that model assumptions (normal distribution and homoscedasticity of the residuals) were not violated.

The results of the final GAM model are shown as plots of the best-fitting smooths for the effect of the environmental parameters on fish abundance (Fig. II-4, II-5, II-6). The 95% confidence intervals were also plotted around the best-fitting smooths for the main effects. The rug under the single variable effects plots indicates the density of points for different variable values. Figure (2-4) indicated a higher probability of finding anchovy in shallow waters and lower SST with a negative effect at depth greater than 100 m and temperature above 25°C. Its abundance increase with WMI up to 1000 $m^3.s^{-3}$, upwelling index until a value of 30 $m^3.s^{-1}$.100 m and *Chl a* concentration up to 8 $mg.m^{-3}$ and then decrease. Anchovy decrease with IRC. As for anchovy, sardine is also associated with shallow waters and lower SST with a negative effect at depth greater than 100 m and temperature above 21°C (Fig. 2-4b). Its abundance decrease with downwelling and increase with upwelling until 100 $m^3.s^{-1}$.100 m. There is a positive linear relationship between Chl *a* and sardine, which significantly increase beyond 3.$mg.m^{-3}$ (Fig. 2-4b). Sardine is less affected by WMI, which significantly decrease beyond 1200 $m^3.s^{-3}$

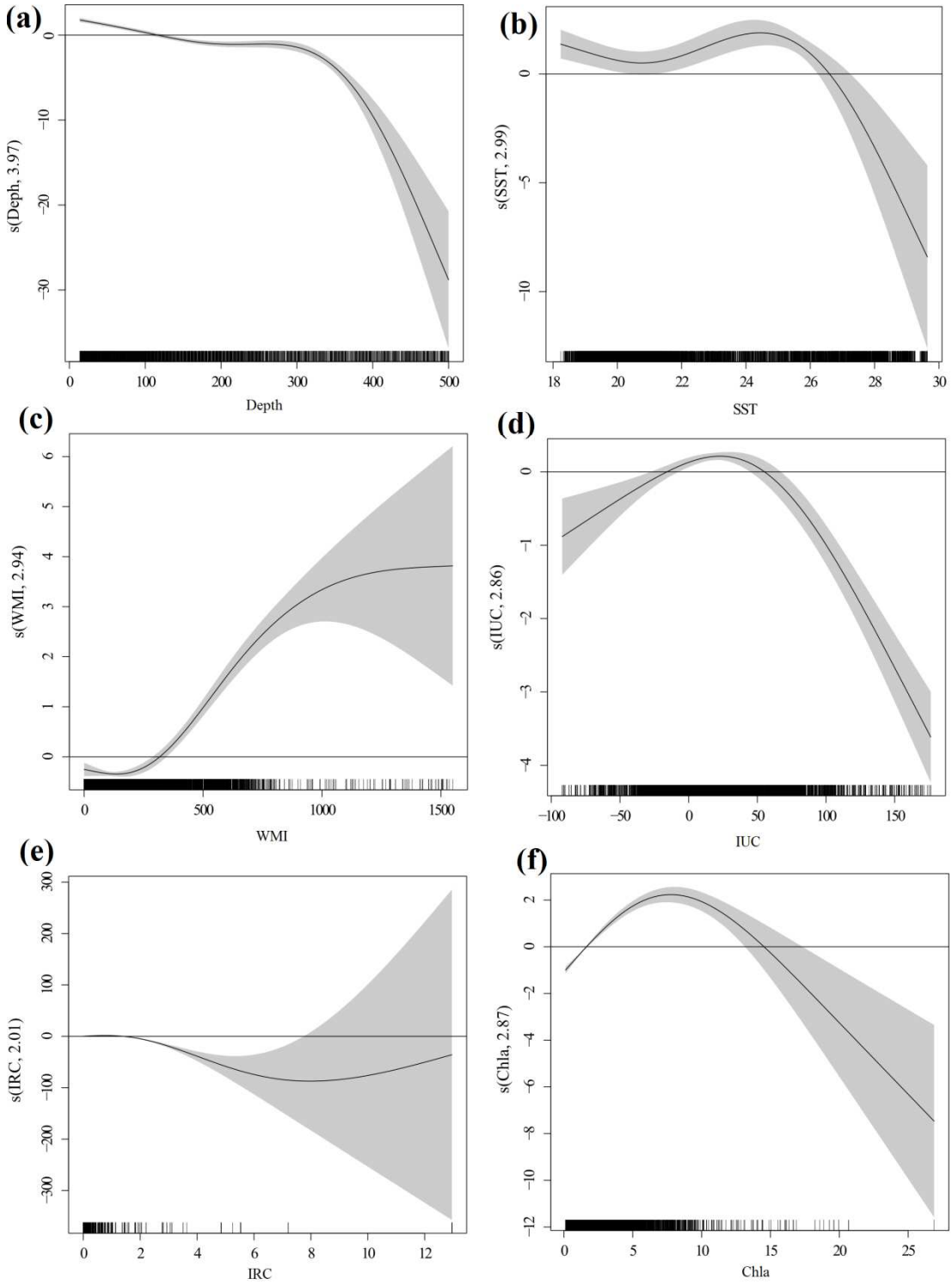


Figure II.4. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to anchovy abundance: Depth (a), SST (b), WMI (c), CUI (d), CIR (e) and *Chl a* (f). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis.

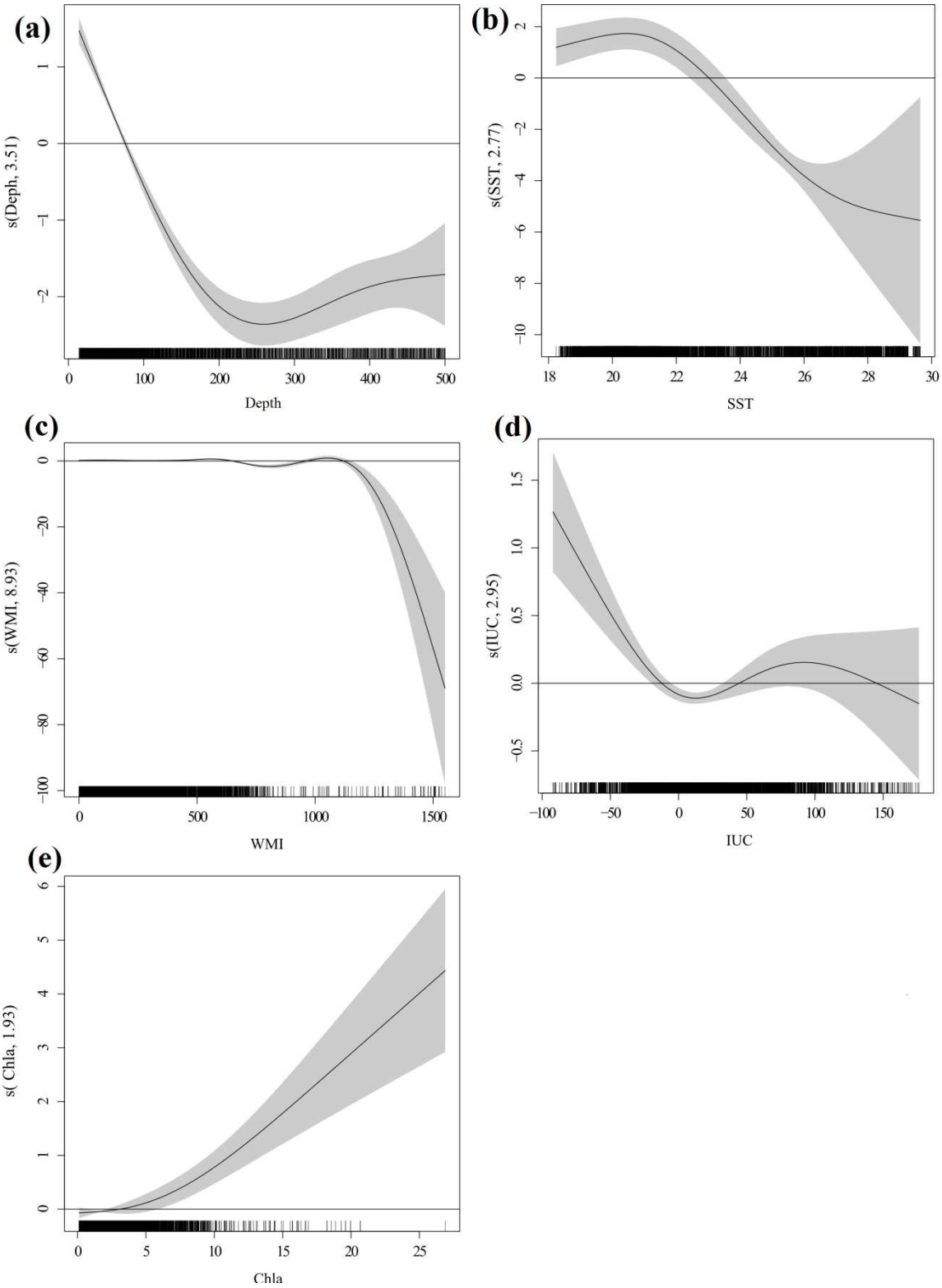


Figure II.5. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to sardine abundance: Depth (a), SST (b), WMI (c), CUI (d) and *Chl a* (e). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis.

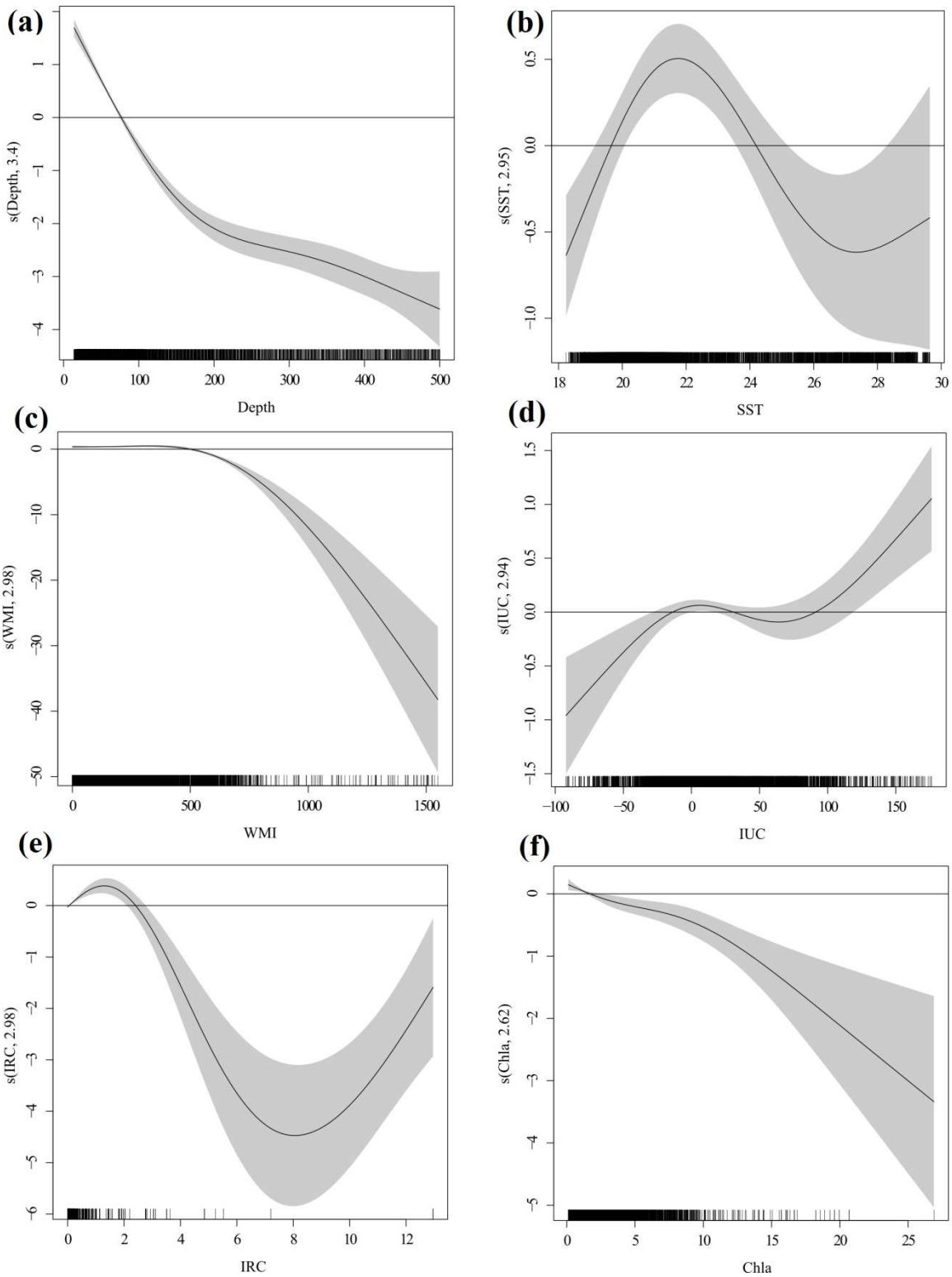


Figure II.6. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to sardinella abundance: Depth (a), SST (b), WMI (c), CUI (d), CIR (e) and *Chl a* (f). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis.

Sardinella abundance decrease with depth and increase with SST (Fig .4c). The species reach its maximum abundance around 22°C. Its abundance decrease with *Chl a* concentration and WMI when higher than 600 $m^3.s^{-3}$. Sardinella is associated with low IRC (< 2°C). There is a positive linear relationship between upwelling index and sardinella both in downwelling and strong upwelling (>100 $m^3.s^{-1}$.100 m) with no significant effect in intermediate values (-30 to 80 $m^3.s^{-1}$.100 m) (Fig. 2-4c).

3.5. Discussion

Pelagic marine environments are characterized by gradients and spatial variability in abiotic and biotic factors. Along the NW Africa the environmental conditions (e.g. hydrography and productivity) are highly heterogeneous at both spatial (latitudinal) and temporal (seasonal and interannual) scales (Arístegui *et al.*, 2009; Benazzouz *et al.*, 2014); this study). Strong latitudinal gradient of SST exist in the area with a larger and more constricted temperature change between 20-22N°. These latitudinal variations in temperature depend first on the heat exchanges with the atmosphere, and second on the intensity of the upwelling itself. Wind-driven upwelling events occur all along the northwest African coast (Wooster *et al*., 1976). (Cropper *et al*., 2014 and Benazzouz *et al*., 2014) characterized the CUE into three meridionally averaged zones (weighted by latitude): (1) the Mauritania–Senegalese upwelling zone (12-19°N), (2) the strong permanent annual upwelling zone (21°-26°N) and (3) the weak permanent upwelling zone (26°-35°N). We also observed strong upwelling between 21-26°N, but the intensity was highest between 20°-22°N followed by a zone with low intensity between 22°-24°N. Such difference in the location of the permanent upwelling area when compared with previous studies may result from the fact that our study is carried out only in autumn. The duration of the upwelling season increases from 1 month at about 10°N (January) to 6 months at 15°N (November to May) and to 12 months between 20°N and 25°N, but then north of 25°N the upwelling season decreases again to about 3 months (July to September) (Van Camp *et al*., 1991). Across the Mauritania–Senegalese upwelling zone (10°-19°N) downwelling during autumn typically average around -50 $m^3.s^{-1}$.100 m as previously found by (Cropper *et al*., 2014). Downwelling are frequent north to 27°N. In this area, the wind stress curl is negative and results in downward Ekman pumping and thus in a deep nutricline (Lathuilière *et al*., 2008).

Comparison of the major coastal upwelling systems shows that the NW African coast is the most spatially and seasonally variable one in terms of primary production (Carr and Kearns,

2003). This variability is still poorly documented. Important latitudinal variations in *Chl a* were observed in the present study (range of concentration 0 to 21 $mg.m^{-3}$). North to latitude 22°N, low *Chl a* concentration prevailed (mean concentrations < 2 $mg.m^{-3}$). According to (Lathuilière *et al.*, 2008), nutrient limitation is the key factor explaining the latitudinal variability in productivity in this area. A 3-fold increase in nutrient concentrations from north to south was observed in waters upwelled along the Canary Current coastal region (Aristegui *et al.*, 2005). The high *Chl a* concentration (5- 12 $mg.m^{-3}$) found between 17°- 20°N along the Banc d'Arguin and in its immediate surroundings could be partly caused by the mixing of upwelling waters with bank water which is rich in silicate and organics (Van Camp *et al.*, 1991).

By matching acoustic data with environmental factors, our study provided new insight into the spatio-temporal abundance variability of anchovy, sardine and sardinella off the NW African coast and the factors that influence their distribution and abundances. Such dataset are largely used in fishery community due to their consistent space-time coverage and their ability to highlight specific ocean processes (Barange *et al.*, 1999; Swartzman *et al.*, 2008; San Martín *et al.*, 2013). However, these dataset present some limitations. Satellite-derived environmental data were used, for which there is only information on the characteristics of the water surface when it is more likely that the whole water column would play a role in determining pelagic species distribution. Acoustic surveys are useful for accurate analysis of fish spatial distribution. However, it should be noted that surveys were conducted only in autumn and do not account for the seasonal variability of environmental conditions and fish species biological phases (reproduction, migration). The pelagic fish populations off West Africa reproduce throughout the year, but with marked seasonal peaks (Roy *et al.*, 1992). Sardine spawn mainly during winter outside the upwelling season while anchovy spawning is elevated in summer, during the period of maximum upwelling (Belveze and Erzini, 1983) (Arístegui *et al.*, 2006; Berraho, 2007). South 22°N, sardinella reproduce mainly during the upwelling season (in winter and spring), with a major peak in May and June (Fréon, 1988). The results presented here thus correspond to different biological phases for the three species and should not be extrapolated to other non monitored seasons.

Off NW Africa anchovy and sardine are found between 20°- 34°N and are confined to the NACW. Sardinella is present south of Cape Blanc (21°N) to Senegal (11°N). The

intermediate area around Cape Blanc appears as a transition zone in which the three species exists depending on the prevailing environmental conditions. As depth increases, the abundance of anchovy, sardine and sardinella decrease, confirming their general association with more coastal waters. Numerous studies found depth to be the main environment variable explaining small pelagic fish presence or absence (Bellido *et al.*, 2008; Tugores *et al.*, 2011).

Previous studies conducted off NW Africa highlighted change in abundance and distribution limits of a number of fish species in relation with environmental changes such as cooling or warming waters (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998; Ter Hofstede *et al*., 2007; Zeeberg *et al*., 2008). However, instead of regime shifts as observed in others Eastern boundary upwelling ecosystems (EBUEs), the CanC seems to be governed by large scale shifts of distributional boundaries of small pelagic population moving the centers of gravities of the populations and the transition zones between sardine and sardinella northwards and southwards along the NW African coast (Binet *et al*., 1998; Kifani, 1998; Zeeberg *et al*., 2008; Houssa *et al.*, 2013). The best-documented case of long-term variability in NW Africa is the shift of the southern and northern limits of sardine and sardinella distributions, respectively, in the late 1960s (Holzlohner, 1975; Belveze and Erzini, 1983; Gulland and Garcia, 1984). When the sardine range extended to the south, the distribution area of sardinella shifted equatorward (Kifani, 1998). However, in the early 1990s, when the abundance of sardine off the Saharan region declined, sardinellas extended northwards (Fréon *et al.*, 2006).

During the period of our study, sardinella biomass and latitudinal distributions showed relatively low fluctuations and no relationship with sardine patterns. Sardinella is a thermophilic species and was recorded only in the southern part of the studied area between 24°-11°N. Previous studies showed that sardinella abundance was linked to SST *(Sabatés et al.*, 2006; Zeeberg *et al.*, 2008; Bacha *et al.*, Under press). The species was associated with low upwelling while a negative effect was observed for upwelling intensity > 40 $m^3.s^{-1}.100$ m, as observed off Mauritania from catch rate data (Bacha *et al.*, in press). Off NWA, low catches of sardinella in the early 1990s coincided with intense upwelling and generally cold regional conditions (Zeeberg *et al*., 2008). In the Gulf of Guinea, the abundance of sardinella has fluctuated strongly between 1963 and 1992 in response to annual changes in the extent of the upwelling habitat (Binet *et al.*, 2001).

Although a large amount of decadal-scale variability has been described for small pelagic fish populations off NW Africa, neither regime shifts nor alternating population fluctuations between anchovies and sardines have been observed in contrast to other EBUEs (Alheit *et al.*,

2009). Anchovy is one of the least studied species off NW Africa due to its low abundance (<1% of pelagic catches). It is a non target species and catch data statistics used in the previous studies do not reflect its biomass. During the period of study, the biomass of anchovy and sardine populations were characterized by their inverse relationship. When one species supports a large biomass the other species sustains a rather low biomass. However, these changes in biomasses were not accompanied by expansions and contractions of their areas of distribution as generally observed in the other EBUEs (Barange *et al.,* 1999*;* Alheit *et al.,* 2009). Such alternating population fluctuations' were also recorded during scientific acoustic sampling done between Morocco and Mauritania during the summer (June-August) from 1994 to 2006 by the Russian vessels « ATLANTIDA » and l'AtlantNIRO (Fig. II-7). Although limited to a short period of time (≈10 years), the two acoustic surveys conducted at different seasons confirm for the first time alternating population fluctuations between anchovies and sardines off NW Africa.

Some schooling pelagic fishes are known to occupy less area at low stock sizes (e.g. Barange *et al.,* 1999). Our results indicate that as populations of both species grow in size, they expand their distribution area, consistent with the basin model (MacCall, 1990).

In other EBUEs, many factors have been proposed to explain alternation between anchovies and sardines. Environmental conditions are thought to be the main driving factors affecting this alternation, as climate can preferentially favor one species over the other.

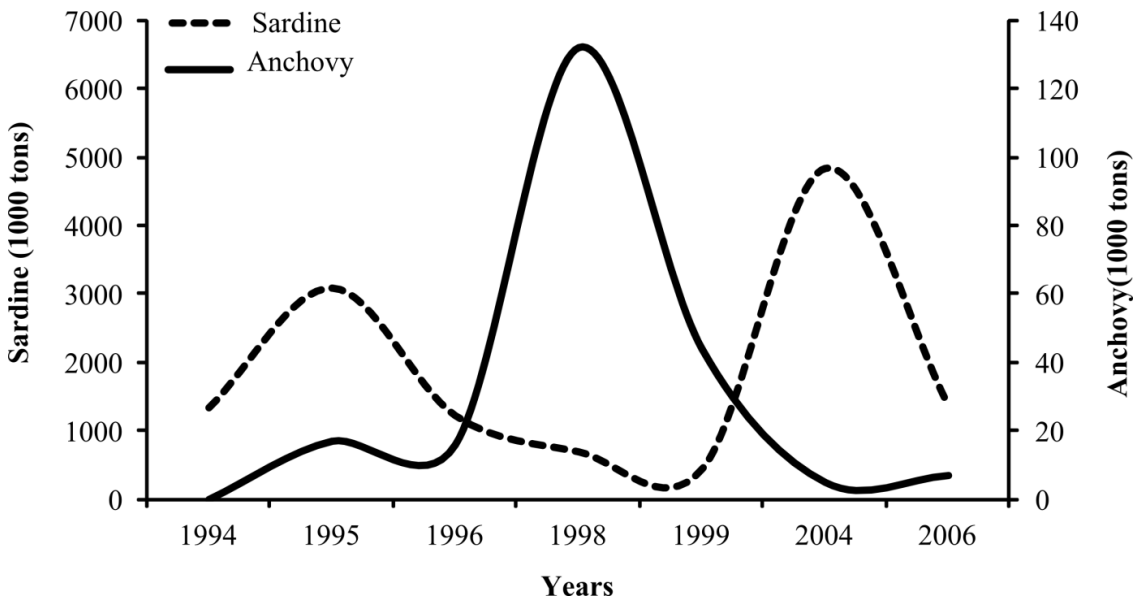


Figure II.7. Anchovy/sardine biomass off Morocco and Mauritania during the summer (June-August) from 1994 to 2006 estimated by scientific acoustic cruises conducted by the Russian vessels « ATLANTIDA » and l'AtlantNIRO (Data from FAO).

Although sardine and anchovy often co-occurred in terms of presence/absence, their biomass differed, suggesting potential interspecific avoidance or different sensitivity to local environmental characteristics. Among the environmental parameters studied, temperature is the main parameters explaining spatio-temporal variations of anchovy and sardine (change in deviance >27%). Anchovy supports warmer waters than sardines. The GAM results indicated that SST has a negative effect on anchovy abundance at temperature above 25°C against 21°C for sardine. Temperature is well known to play a major role in controlling the distribution and spawning of small pelagic fish (Sabatés *et al.*, 2006). Change in temperature as small as 0.1 °C can be perceived by many fish species (Wells, 1914) and fish distributional limits often appear to follow movements of isotherms (Perry *et al.*, 2005). In many regions, sardine and anchovy fluctuations are strongly correlated with temperature fluctuations (e.g. (Chavez *et al.*, 2003). A decrease of the wind-induced upwelling and the associated increasing trend in SST has been proposed to explain the collapse in the early 1990s of the traditional Moroccan sardine fisheries. This could have resulted in a reduced sardine migration to the feeding grounds (Kifani, 1998; Bakun, 2005). In North Pacific, negative linear correlations between temperature and small pelagic fish have been reported (Takasuka *et al.*, 2007). In that study, the authors pointed out sea water temperature variations as the main cause for regime shifts between anchovy and sardine, whereas periods of lower temperatures would favor sardine abundance, the opposite occurs in periods of higher temperatures. Similar relationship was observed for Mediterranean or Ibero-Atlantic sardine and anchovy (Katara *et al*., 2011; Malta *et al.*, 2016). Takasuka *et al.* (2007) proposed a simple “optimal growth temperature” hypothesis, in which anchovy and sardine regime shifts are caused by differential optimal temperatures for growth during the early life stages. They suggest that the shifts in the western North Pacific are caused by differential optimal temperatures for growth, with anchovy having warmer (22°C) optimal temperature than sardine (16°C). During our period of study (1995-2006), the mean SST recorded during autumn between 19°-35°N (area of anchovy and sardine distribution) varied between 20.4° and 22.3°C (data not shown). Although some interannual fluctuations are observed there is no temporal trend and the period of high sardine biomass doesn't coincide with periods of lower temperature. Such absence of relationship with temperature may have resulted from the restricted annual period of study (autumn) and should be in the future extended to the whole annual cycle.

An alternative hypothesis establishes that such fluctuations in anchovy/sardine may be trophodynamically mediated with the resource's variability favouring one species or the other (Van der Lingen *et al.*, 2006). Our results indicated that sardine abundance increase with upwelling intensity whereas anchovy and sardinella were associated with low upwelling index. SST generally shows a negative relationship with upwelling strength (Venegas *et al.*, 2008; Lemos *et al*., 2010; Malta *et al*., 2016) and stronger upwelling events are associated with nutrient richer waters that favors higher abundance of sardine food (Peliz and Fiúza, 1999; Garrido *et al*., 2008), therefore creating more favorable conditions for sardine survival and growth. Indeed, the increase in upwelling activity, and hence the increase in productivity, benefits the filter-feeding strategy of sardine with a phytoplanktonic diet unlike anchovy and sardinella, which feeds mainly on zooplankton (Van der Lingen *et al.*, 2006; Karachle and Stergiou, 2013). Using stable isotope analyses of carbon (δ13C) and nitrogen (δ15N), (Chouvelon *et al.*, 2015) showed that sardine and anchovy do not compete for food. Anchovy always presented a greater trophic plasticity than sardine, both in terms of feeding areas and in the size of the mesozooplanktonic prey consumed. Interestingly, sardines are species obviously adapted to highly productive ocean condition. Recently, (Raab *et al.*, 2013) demonstrated that SST is the factor which better explains the distribution and abundance of anchovy in the North Sea than food availability.

Sardine and anchovy appear to be ecological neighbours but not ecological analogues. Their differences depend not only on differences in their trophic level (Chouvelon *et al.*, 2015), but also on the strength of their association with water mass and their migrating capacities (e.g. (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2002). It is obvious that no single factor is sufficient to explain everything related to fish population dynamics in complex marine ecosystems (Duffy-Anderson *et al.*, 2005).Thus, the above hypotheses are theoretically non-exclusive and synergistic, and they suggest that anchovy and sardine may respond in opposite ways to external forcing such as temperature and upwelling intensity.

A major characteristic of pelagic fish is their gregarious spatial behavior. Off NW Africa, it is assumed the existence of separate stocks of anchovy, sardine and sardinella, but some seasonally occurring partial mixing is likely (Belveze and Erzini, 1983; Atarhouch *et al.*, 2006; Jemaa *et al.*, 2015; Bacha *et al.*, in press). For anchovy, the spatial distribution observed in this study confirm the existence of two stocks as recently found with otolith shape analysis (Jemaa *et al.*, 2015). For sardine, our results support the existence of three stocks suggested

by Belveze and Erzini (1983): in the north (36°-33°N), in the centre (32°30'-27°N), and the south (26°-20°N). A recent study using stable isotope analysis and otolith microchemistry showed the fidelity to feeding grounds of sardines from two distant sites in the Atlantic Moroccan waters (21°-29°N) (Masski *et al*., 2015). An analysis of the catches over the last 40 years showed that these three sardine populations have distinct patterns of abundance variability (Kifani, 1998). Thus the existence of these separated stocks would necessitate studying their abundance and their spatial distributions independently.

In conclusion, our study suggest that anchovy and sardinella spatio-temporal variations off NW Africa is more controlled by thermal than productivity gradients, whereas sardine seem to be more controlled by an 'optimal upwelling and temperature' windows. Anchovy and sardinella are stenothermic species as compared to sardine and their migrations and abundances in most parts of the world is controlled by water temperature and other hydrographic parameters (Binet, 1982; Zeeberg *et al.*, 2008). For the first time, alternating population fluctuations between anchovies and sardines were observed off NW Africa. Small pelagic fish biomass variability is highly dependent on recruitment success (Bakun, 1996). As our study concerned only adult fish and only a short period of the year (autumn), further research is needed to explore such fluctuations in species biomass with environmental conditions that occurred during the species spawning periods which can affect larval survival and recruitment success. Off NW Africa, variability of recruitment is still poorly understood due to the lack of adequate data.

Populations located at the limit of a species range are more likely to react to environmental changes than those found in the center of the distribution (Wooster and Bailey, 1989; Myers, 1998). Off the NW Africa, European anchovy (*E. encrasicolus*) and European sardine (*S. pilchardus*) are located at the limit of their southern distribution whereas sardinellas are located at the limit of their northern distribution. Whatever the underlying environmental factors implicated in these species fluctuations, further climatic changes are expected to amplify their fluctuations.

3.6. Acknowledgements

We thank all the Institute of Marine Research (IMR) team of researchers who have carried out *Fridtjof Nansen* surveys in the subregion since 1995. CCMP data were obtained from the Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) at the NASA Jet Propulsion Laboratory, Pasadena, CA. http://podaac.jpl.nasa.gov. The ESA Ocean Colour CCI Team is thanked for providing SST-CCI and OC-CCI chlorophyll data; NASA for providing SeaWiFS, MODIS and MERIS chlorophyll data. This study has been performed in the frame of the GlobCoast www.foresea.fr/globcoast) which is funded by the Agence Nationale de la Recherche (ANR-11-BLAN-BS56-018-01). The GlobCoast project is affiliated to the LOICZ and AQUIMER project. A post-doctoral grant was funded by ANR to M. Bacha and a doctoral grant was funded by Ambassade de France in Mauritania to Jeyid M.A.

Chapitre 4

4. Effets environnementaux sur les patterns spatio-temporels d'abondances et de distributions de la sardine, *Sardina pilchardus* et des sardinelles au large de la côte mauritanienne (NW Afrique)

Introduction du chapitre

Dans la zone économique exclusive mauritanienne (ZEE), la sardine et la sardinelle peuvent représenter plus de 90% des captures annuelles de petits pélagiques (Braham *et al*., 2014). Au cours des cinq dernières années (2011-2015), les captures moyennes de la sardine et de la sardinelle étaient de 105 000 tonnes et de 340 000 tonnes respectivement. Parmi les sardinelles, *S. aurita* a représenté 85% des captures. Malgré l'importance de la sardine et de la sardinelle, les facteurs responsables de leurs fluctuations spatio-temporelles d'abondances sont encore mal connus. Les objectifs de cette étude sont (i) de décrire les évolutions spatio-temporelles de l'abondance et de la distribution de ces deux espèces, et (ii) d'analyser l'influence des conditions environnementales sur ces évolutions et de délimiter l'habitat optimal des deux espèces dans les eaux mauritaniennes. Pour atteindre ces objectifs, les données de captures en Mauritanie sur la période 1998-2011 ont été utilisées pour calculer un effort de pêche (CPUE) considéré comme un indice d'abondance, car ce sont les seules données disponibles au moins à l'échelle mensuelle et spatiale (demi-degré de latitude). Des modèles additifs généralisés (GAM) ont été utilisés pour identifier les principaux facteurs environnementaux influant sur les espèces étudiées. L'abondance des espèces a été utilisée comme variable de réponse et les facteurs environnementaux (température de surface (SST), indice d'upwelling, turbulence, anomalies du niveau de la mer et concentration en chlorophylle-*a*), spatiaux (latitudes, longitudes, profondeurs) et temporelle (années) comme variables explicatives. Deux types de modèles ont été utilisés: un modèle global comprenant la latitude, le mois et l'année et les différentes variables environnementales et un modèle océanographique avec seulement les variables environnementales.

Durant la période d'étude (1998-2011), les eaux mauritaniennes étaient caractérisées par des variations latitudinales et temporelles (mensuelles et annuelles) prononcées des conditions environnementales. Les principales variations peuvent se résumer de la façon suivante: L'upwelling est fort et quasi permanent dans le Nord autour de la latitude 19°N et 20°N et plus faible au sud entre les latitudes 16°N-18°N, où la saisonnalité est beaucoup plus prononcée. La SST présente une tendance saisonnière marquée, avec des températures plus élevées (24°-29°C) de Juillet à décembre. La zone sud est caractérisée par une température plus élevée et une durée de la saison chaude (6 mois) plus longue que dans la partie nord (3 mois). Il existe également des variations interannuelles marquées des conditions environnementales. Deux périodes d'intensités d'upwelling et de vent peuvent être identifiées: une période de faible intensité entre 1998 et 2005, suivie d'une période d'intensité croissante

de 2005 à 2011. Concernant la SST, deux périodes chaudes de 2004 à 2005 et de 2009 à 2011 et deux périodes de refroidissement de 1998 à 2000 et de 2006 à 2008 ont été mises en évidence.

Les modèles globaux expliquent une plus grande proportion de la variabilité des taux de capture (60,4% pour la sardine et 40% pour la sardinelle) que les modèles océanographiques (42% pour la sardine et 32,4% pour la sardinelle). Les deux espèces ont montré des variations saisonnières d'abondances marquées et inverses qui correspondent à leurs principales périodes de reproduction et aussi aux saisons hydrologiques au large des eaux mauritaniennes. La sardine préfère les eaux plus froides et semble occuper la partie nord des eaux mauritaniennes dès que la sardinelle a quitté cette zone en raison des températures plus basses. Contrairement à la sardinelle, la sardine a montré une augmentation progressive de son abondance entre 2001 et 2011 avec une extension progressive vers le sud (jusqu'à 17°N) entre 2002-2009. Le modèle océanographique a révélé qu'une forte proportion de la variabilité des captures pour les deux espèces pourrait être expliquée par les variables environnementales. Les principaux paramètres environnementaux expliquant la variabilité sont la SST et l'indice d'upwelling pour les sardinelles et la concentration en Chl-*a*, l'indice d'upwelling et la SST pour la sardine (par ordre décroissant). Les variations spatio-temporelles de la sardinelle au large de la Mauritanie semblent être plus contrôlées par un gradient thermique que par un gradient de productivité (Chl-*a*), probablement du fait des contraintes physiologiques (tolérance thermique) de la sardinelle, alors que l'abondance et la distribution de la sardine semblent être plus contrôlées par une fenêtre «optimale d'intensité d'upwelling et de température". Les résultats de la présente étude peuvent être utiles pour comprendre les mouvements et les variations d'abondances de ces deux espèces le long de la côte mauritanienne et contribuer à leur meilleure gestion dans le cadre du changement climatique.

Mots-clés: *Sardina pilchardus*, Sardinella spp, mauritanie, upwelling, effets environnementaux, modèles additifs généralisés.

Environmental effects on spatio-temporal patterns of abundance and distribution of *Sardina pilchardus* and sardinella off the Mauritanian coast (North-West Africa)

Article accepté dans la revue Fisheries oceanography

4.1. Abstract:

The effects of environmental conditions on the spatial and temporal trends of sardine and sardinella catch rates in the Mauritanian waters over the period 1998–2011 were investigated using generalized additive models. Two models were fit: a global model and an oceanographic model. The global models explained more of the variability in catch rates (60.4% for sardine and 40 % for sardinella) than the oceanographic models (42% for sardine and 32.4% for sardinella). Both species showed clear and inverse seasonal variations in abundances corresponding to their main spawning activities and the hydrologic seasons off the Mauritanian waters. Sardine prefers colder waters and seems to occupy the 'gap' in the northern part of the Mauritanian waters as soon as sardinella has left the area due to lower water temperatures. Unlike sardinella, sardine showed a gradual southward extension between 2002 to 2009. The oceanographic model revealed that a high proportion of catch variability for the two species could be explained by environmental variables. The main environmental parameters explaining the variability are SST and upwelling index for sardinella and *Chl a* concentration, upwelling index and SST for sardine. The sardinella spatio-temporal variations off Mauritania seem to be more controlled by thermal than productivity gradients, probably linking to the species physiological constraints (thermal tolerance) whereas sardine seem to be more controlled by an 'optimal upwelling and temperature' windows. The results presented herein may be useful for understanding the movement of these species along the Mauritanian coast and hence their management under a changing climate.

Keywords : *Sardina pilchardus*, *Sardinella spp*, Mauritania, upwelling, environmental effects, generalized additive models.

4.2. Introduction:

Understanding environmental effects on the variability in abundance and distribution of exploited fishery stocks represents a key issue for management strategies (Hofmann and Powell, 1998). The actual influence of environmental conditions on the distribution and abundance of marine species has been a major question since the beginning of the 20th century. The advent of satellite remote sensing observation, especially remote sensing of ocean color and temperature, has provided innovative representation of marine water surface characteristics at global scale and with a sufficient temporal resolution (Klemas, 2012). Satellite data such as chlorophyll *a* concentration and sea surface temperature (SST) have been largely used to delineate regions in the ocean and have contributed to increase our understanding on ecosystem characteristics and highlight changes in relationships with short- and long-term environmental variations. These changes can affect the recruitment, survival, condition, distribution patterns and migration of fish species (Oliver and Irwin, 2008; Longhurst, 2010; Chassot *et al.*, 2011; Stuart *et al.*, 2011).

Eastern boundary upwelling ecosystems (EBUE) are among the most productive marine areas sustaining large fisheries of small pelagic species, a major economic resource that contributes to 20 % of the global fish production for less than 3% of the world ocean's surface (Cury *et al.*, 2000; Fréon *et al.*, 2009). These systems are however highly dynamic and display strong variability at all spatial and temporal scales. Due to their high fecundity, relatively short life cycle (2–3 years), high natural mortality rate and short plankton-based food chain, small pelagic fish are highly sensitive to environmental forcing (Cury and Roy, 1989; Fréon *et al.*, 2005). As a consequence, their abundances as well as their relative importance and spatial distribution are highly variable in upwelling ecosystems. Most current research in these ecosystem has focused on understanding the influence of environment on small pelagic stock variations and the links between them on global and regional scales, looking for possibilities to use environment information for the assessment and management of pelagic fisheries around the world (Alheit *et al.*, 2009). One striking example is the large-scale fluctuations of sardine and anchovy observed across the major upwelling areas of the world (e.g. (Chavez *et al.*, 2003; Takasuka *et al.*, 2008; Lindegren *et al.*, 2013). When one species usually sustains a rather high production, the other species usually sustains a rather low biomass. The changes in biomass are accompanied by enormous expansion and contraction of their areas of distribution (Rykaczewski and Checkley, 2008; Alheit *et al.*, 2009). Although no general

theory yet exists, ecosystem regime shifts occurring in reaction to climatic shift has been suggested as major cause of sardine/anchovy fluctuations (Fréon *et al.*, 2005) . Many studies suggested that such regime shifts are associated with structural changes in the ecosystem (temperature, wind, upwelling and plankton size particles) leading to environmental conditions favoring one species over the other (Chavez *et al.*, 2003; Rykaczewski and Checkley, 2008; Lindegren *et al.*, 2013).

The Canary Current upwelling ecosystem (CanC, 10°–35°N), situated in the Atlantic Ocean along the North West coast of Africa, represents one of the four most productive EBUEs of the world (Cury and Roy, 1989; Binet, 1997), sustained by the upwelling of cold, higher nutrient waters in the coastal band which stimulate high levels of primary production (up to 5 gC m^2 d^1) and of phytoplankton biomass (*Chl a* up to 10 mg.m^3) (Lathuilière *et al.*, 2008; Arístegui *et al.*, 2009). This productivity sustains a large variety of pelagic fish species, including commercial species such as sardinella (*Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*), European sardine (*Sardina pilchardus*), horse mackerel (*Trachurus trachurus*, *Trachurus trecae* and *Caranx rhonchus*), mackerel (*Scomber japonicus*) and European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) (FAO, 2015). These species dominate the intermediate trophic level and exert a major control on the trophic dynamics of marine ecosystems (Cury *et al.*, 2000). They are exploited by artisanal, semi-industrial and industrial fisheries (local and foreign) and have constituted 80% of total nominal catches in recent years representing 2.5 million tons in 2014 (FAO, 2015). In contrast to the other EBUEs, the CanC is not dominated by a Sardinops/Engraulis species pair. Instead, it is characterized by *S. pilchardus* and *Sardinella* (*S. aurita* and *S. maderensis*), here after referred as sardine and sardinella, whose catches represented respectively 37% and 32% of the total pelagic fish catches during 2014 (FAO, 2015). Anchovy, although present in this ecosystem, do not play such an important role as in the other systems. The catches of anchovy represented less than 1% of the total pelagic fish catches during 2014 (FAO, 2015). Instead of regime shifts as observed in others EBUEs, the CanC seems to be governed by large scale shifts of distributional boundaries of small pelagic population moving the centers of gravities of the populations and the transition zones between sardine and sardinella northwards and southwards along the NW African coast (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998; Zeeberg *et al.*, 2008; Houssa *et al.*, 2013). The causes of these shifts of distributional boundaries remain unresolved and heavily debated, with significant implications for fisheries management (Cury and Roy, 1991). In addition, decadal fluctuations in the annual catches of small pelagic fish species (e.g. sardine and sardinella)

along the Canary upwelling ecosystem have been observed in the last century. Although important changes occurred in the exploitation of the resources in this area, these fluctuations seem to be largely environmentally driven (e.g., Caddy and Garibaldi, 2000; Roy and Reason, 2001; Borges *et al.*, 2003).

Sardine and sardinella play an important role in NW Africa fisheries and marine ecosystems (Fréon *et al.*, 1982; Braham *et al.*, 2014). In the Mauritanian Exclusive Economic Zone (EEZ) for instance, they can represent more than 90% of annual small pelagic catches (Braham *et al.*, 2014). During the last five years (2011-2015), mean catches of sardine and sardinella were 105 000 tons and 340 000 tons respectively (IMROP, unpubl. data). Among sadinella, *S. aurita* represented 85% of the catches. Due to the important gaps in the knowledge about the population dynamic of sardine and sardinella off the Mauritanian coast, the present study aimed to (1) describe the spatio-temporal patterns of abundance and distribution of these two species and (2) to investigate the environmental influences on such patterns and identify the underlying processes influencing sardine and sardinella distribution and abundance and delineate their optimum habitat in the Mauritanian waters.

4.3. Materials and methods:

4.3.1. Catch and effort data

Catch and effort data for the sardine and sardinella fisheries grouped by 30’ × 30’ grid cell and by month were obtained from logbooks of the Mauritanian pelagic fleet (*Mauritanian Institute for Oceanographic Research and Fisheries*). The logbooks contain vessel identification, date, location of fishing ground (latitude and longitude), catch weight (kg), fishing days and species composition of every catch made by the pelagic fleet. Data for 1998–2011 were used in the analyses, considering that satellite-based *Chl a* are available continuously since 1998. The CPUE (catch-per-unit-effort) of a fishing grid for the two species has been calculated as follows:

$$CPUE = \frac{\sum Catch}{\sum Fishing\ days}$$

Where Σ Catch = sum of catch for all the fishing vessels within a fishing grid, and Σ Fishing days = the sum of fishing days for all fishing vessels in the fishing grid. We choose month as the time step in grouping CPUE for each fishing grid.

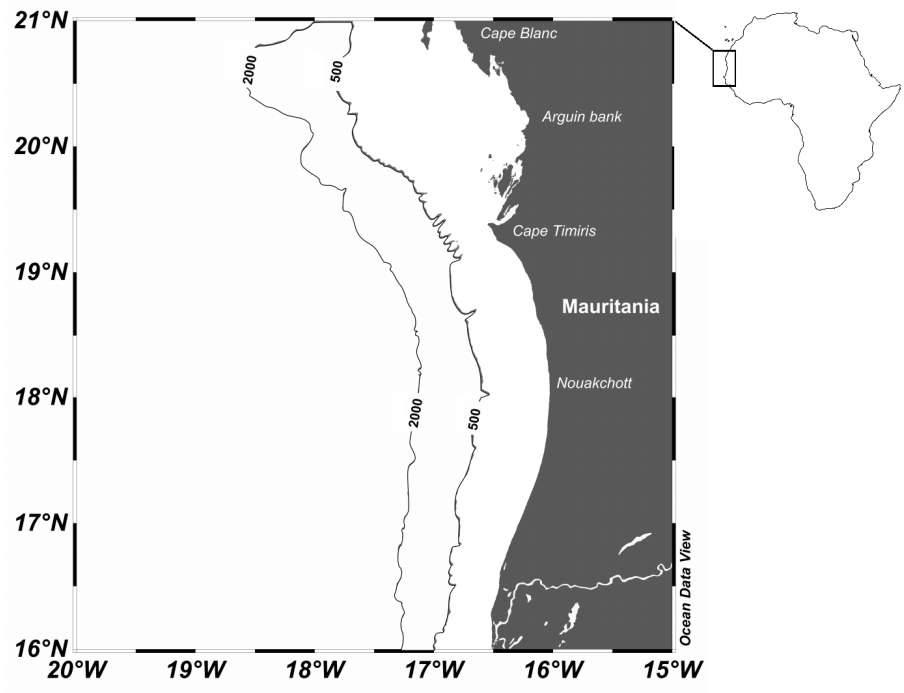


Figure III.1. Map showing the study area off Mauritanian coast.

4.3.2. Environmental data

The environmental variables retained as potential useful predictors of the two species distribution and abundance were: sea surface temperature (SST), chlrophyll-a concentration (*Chl a*), upwelling index (UI^W) wind mixing index (WMI) and sea level anomalies (SLA) which were sourced or calculated as follows:

(1) Monthly averaged SST data for 1998-2011 were obtained from ESA Sea Surface Climate Change Initiative (CCI) (Merchant *et al.*, 2014). This Level 3 product have a 4 km horizontal resolution and provides the temperature (°C) of the skin of the water.

(2) Monthly *Chl a* was obtained from ESA Ocean Colour CCI project (Sathyendranath *et al.*, 2012) . This product (4 km resolution) was calculated applying the NASA OC4V6 algorithm on the OC-CCI merged remote sensing reflectances (R_{rs}). These are merged products based on SeaWiFS, MERIS and Aqua-MODIS, with

atmospheric correction carried out using the POLYMER algorithm (Steinmetz *et al.*, 2011) which allow for a greater spatial coverage for the investigated region than the standard atmospheric correction schemes.

(3) Wind ve*ctor* dataset was derived from the Cross-Calibrated Multi-Platform (CCMP) project (Atlas *et al.*, 2011) and contains value-added Special Sensor Microwave Imager (SSM/I) ocean surface winds from the Defense Meteorological Satellite Program (DMSP) F14 platform. The CCMP datasets combine cross-calibrated satellite winds obtained from Remote Sensing Systems (REMSS) using a Variational Analysis Method (VAM) to produce a high-resolution (0.25 degree) gridded data. The CCMP data set includes cross-calibrated satellite winds derived from various platforms (e.g. SSM/I, SSMIS, AMSR-E, TRMM TMI, QuikSCAT, SeaWinds, WindSat). The dataset consists in values of meridional and zonal components of wind. The intensity of input of mechanical energy by the wind, which would then become available for turbulent mixing of the upper ocean, was estimated by averaging a wind mixing index ($m^3.s^{-3}$), which is the mean value of the cube of the wind speed. This index is independent of the wind direction, and has been used in a number of ecological studies (Ueyama and Monger, 2005; Martın *et al.*, 2008).

(4) To calculate the upwelling index (UI^w) (Borja *et al.*, 1996; Gomez-Gesteira *et al.*, 2006) the Ekman transport (Q) was first computed as follows:

$$\tau_x = \rho_a C_d (W_x^2 + W_y^2)^{1/2} W_x \quad \text{and} \quad \tau_y = \rho_a C_d (W_x^2 + W_y^2)^{1/2} W_y$$

$$Q_{x=\frac{\tau_y}{\rho_w f}} \quad \text{and} \quad Q_{y=\frac{-\tau_x}{\rho_w f}}$$

where ρ_a is the air density (1.22 kgm^{-3}), ρ_w the sea water density (1025 $kg.m^{-3}$) and C_d the dimensionless drag coefficient, typically 1.3 $\times 10^{-3}$ (Schwing *et al.*, 1996). The subscript *x* corresponds to the zonal component and the subscript *y* to the meridional one. The Coriolis parameter, *f*, is defined as twice the component of the angular velocity of the earth, Ω, at latitude θ ($f = 2\Omega \sin(\theta)$, where $\Omega = 7.292\times10^{-5}\ s^{-1}$). In turn, the UI^w can then be calculated as

$$UI^w = -\sin\left(\varphi - \frac{\pi}{2}\right) Q_x + \cos(\varphi - \frac{\pi}{2}) Q_y$$

where φ is the mean angle between the shoreline and the equator. The Mauritanian coastline angle can be classed generally as 90° from latitude 16°N to 19°N and 120° for latitude 20°N relative to the equator. The positive or negative values correspond to upwelling or downwelling conditions. Average values of UI^w were calculated on a daily and monthly basis for the entire period investigated (1998-2011) by steps of 1° of latitude.

(5) Sea Level Anomalies (SLA) are distributed by COPERNICUS Marine Environment Monitoring Service. SLA are deduced from Sea Surface Height using a Mean Sea Surface (MSS) :

$SLA_N = SSH - MSS_N$

They're a multi altimeter satellite (HY2, Saral/AltiKa, Cryosat-2, Jason-2, Jason-1, T/P, ENVISAT, GFO, ERS1/2) gridded sea surface heights computed with respect to a twenty-year mean. All the missions are homogenized with respect to a reference mission which is currently Jason-2. This product is computed with an optimal and centered computation time window (6 weeks before and after the date). See Copernicus SLA product user manual for a complete description (http://marine.copernicus.eu/documents/PUM/CMEMS-SL-PUM-008-017-033.pdf).

4.3.3. Generalized additive model fitting procedures

General Additive Models (GAMs: Hastie and Tibshirani, 1990; Wood, 2006) were used to investigate the influence of environmental variables on abundance and distribution of sardine and sardinella. This flexible class of mathematical models allow for incorporating smooth functions to model the non-linear effect of continuous explanatory variables (Wood, 2006). GAMs were constructed in R (Version 2.15.3) (R Development Core Team, 2012), using the GAM function of the mgcv package (Wood, 2006), with CPUE considered as the response variable and variables expressing time (year and month), location (latitude), and environmental factors (SST, UI^w, *Chl a*, SLA and WMI) as predictor variables. Because the two species are seasonally migrating and characterized by large-scale shifts (northwards and southwards) of their distributional boundaries along the NW African coast (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998), the effects of spatial (latitude) and temporal factors on abundance variability were assumed to be important. In this study, latitude was used as a measure of spatial location (longitude was found to be no significant). Two distinct models were built: 1) a global model

including all available variables, spatial, temporal and environmental variables and, 2) an oceanographic model considering only the environmental parameters as well as year in order to account for interannual variability. Formulations of these models were:

Global model

*Log (CPUE + 1)~ s(*Year*) + s(*Latitude*) + s(*Month*)+ s(*Year, Latitude *) + s(SST) + s(IUC) + s(Chl a) + s(SLA) + s(WMI)*

Oceanographic model

Log (*CPUE* + 1) = Year + *s(*Latitude*)+ s(SST) + s(IUC) + s(Chl a) + s(SLA) + s(WMI)*

where s(X) denotes a spline smoothing function of the covariate X or the interaction between two covariates. Year and latitude were treated as interaction terms to account for conceivable interannual variability in the spatial distribution of the species, probably driven by environmental variation. Logarithmic transformation of the CPUE was used to normalize asymmetrical frequency distribution, and we added a value of one to all CPUE values to account for zero CPUE data.

A Gaussian model with identity link function represented the most appropriate and reliable fit for the transformed CPUE data, compared with other possible GAM error distributions and link functions. Indeed, the Gaussian distribution is to be expected when reporting commercial catches. This since commercial fisheries actively targets the fish and only operates in areas where the species are present. In contrast, many scientific surveys applying randomized design usually have a large number of stations (or hauls) with zero counts. Such sampling would instead give rise to zero-inflated distribution of counts due an excessive amount of absences. In such cases, other distributions (e.g., quasi-poisson or negative binomial distributions) should preferably be used during modelling (Ver Hoef and Boveng, 2007). Smooth functions for model covariates were specified using thin plate regression splines with shrinkage (Wood, 2006). For most model covariates, the dimension, k, representing maximum degrees of freedom of each smooth, was manually limited by k = 4 to avoid excessive flexibility and model overfitting.

The modelling approach based on information theory (Burnham and Anderson, 2002) was chosen building sets of candidate models of increasing complexity and selecting the “best” model based on minimizing an information criterion, here the Generalized Cross Validation (GCV). In all cases, decreasing the GCV score coincided with decreasing values of Akaike’s Information Criterion (AIC) and increasing percentage of deviance explained (Burnham and

Anderson, 2002). Best GAM model was obtained using backward stepwise procedure selecting significant *p* values for each variable. Diagnostic plots (histogram of residuals and residuals *vs* linear predictor) were used to evaluate model fitness and statistical assumptions of residuals (normal distribution and homogeneity in variance). Spatial autocorrelation analysis was used to assess spatial distribution of the residuals of the best model. Positive spatial auto-correlation violates the assumption of independence among data points. For this, we applied Moran's I test, which is a measure of spatial autocorrelation (Bivand *et al.*, 2013) . In the plots GAM, the density of raw observations is indicated by rug plots which have been included on the *x*-axis. Since the *y*-axis is a relative scale, the mean effect of each predictor on the response variable is indicated by an *y*-value of zero, and positive *y*-values indicate a positive effect, while negative values indicate a negative effect. The 95% confidence limits, illustrated by the shaded regions on the plots, tend to diverge towards the limits of the observed predictor variable ranges, most likely as a result of fewer observations. Thus, the relative importance of each predictor was assessed primarily over the range where confidence limits were narrowest.

4.4. Results:

4.4.1. Environmental conditions along the Mauritanian coast

The Mauritanian waters are characterized by pronounced latitudinal and temporal (monthly and yearly) variations in environmental conditions (Fig. III-2). In that region, the amplitude of the seasonal temperature cycle reaches 6.5°C and upwelling 262 $m^3.s^{-3}.100$ m. There is also strong latitudinal variability in upwelling (312 $m^3.s^{-3}.100$ m) and *Chl a* (9 $mg.l^{-1}$). Highest *Chl a* concentration was clearly located in the northern region (beyond latitude 19°N) with maximum values between June to September (Fig. III-2a). Wind-mixing index was highest in the north mainly during spring while the seasonality was more pronounced in the south (Fig. III-2c). The upwelling intensity is high and quasi-permanent in the north around latitude 19°N and 20°N and lowest between latitudes 16°N-18°N, where the seasonality is much more pronounced with the highest intensities between November and February (Fig. III-2e). SST exhibited a clear seasonal pattern, with higher temperatures (24°-29°C) from July to December (Fig. III-2g). The south area was characterized by higher temperature and larger extent of the warmer season (6 months) than in the north (3 months). SLA showed very slight seasonal variations with positive values from June to December (Fig. III-2i). There was also marked inter-annual variation of the environmental conditions. Two periods of upwelling and wind activity can be identified: a period of relative low intensity from 1998 to 2005, followed

by a period of southward increasing intensity from 2005 to 2011 (Figs. III-2d, f). The 1998–2011 SST time series demonstrates two warm periods from 2004 to 2005 and from 2009 to 2011 and two cooler periods from 1998 to 2000 and from 2006 to 2008 (Fig. III-2h). SLA time series showed very slight variations (Fig. III-2j).

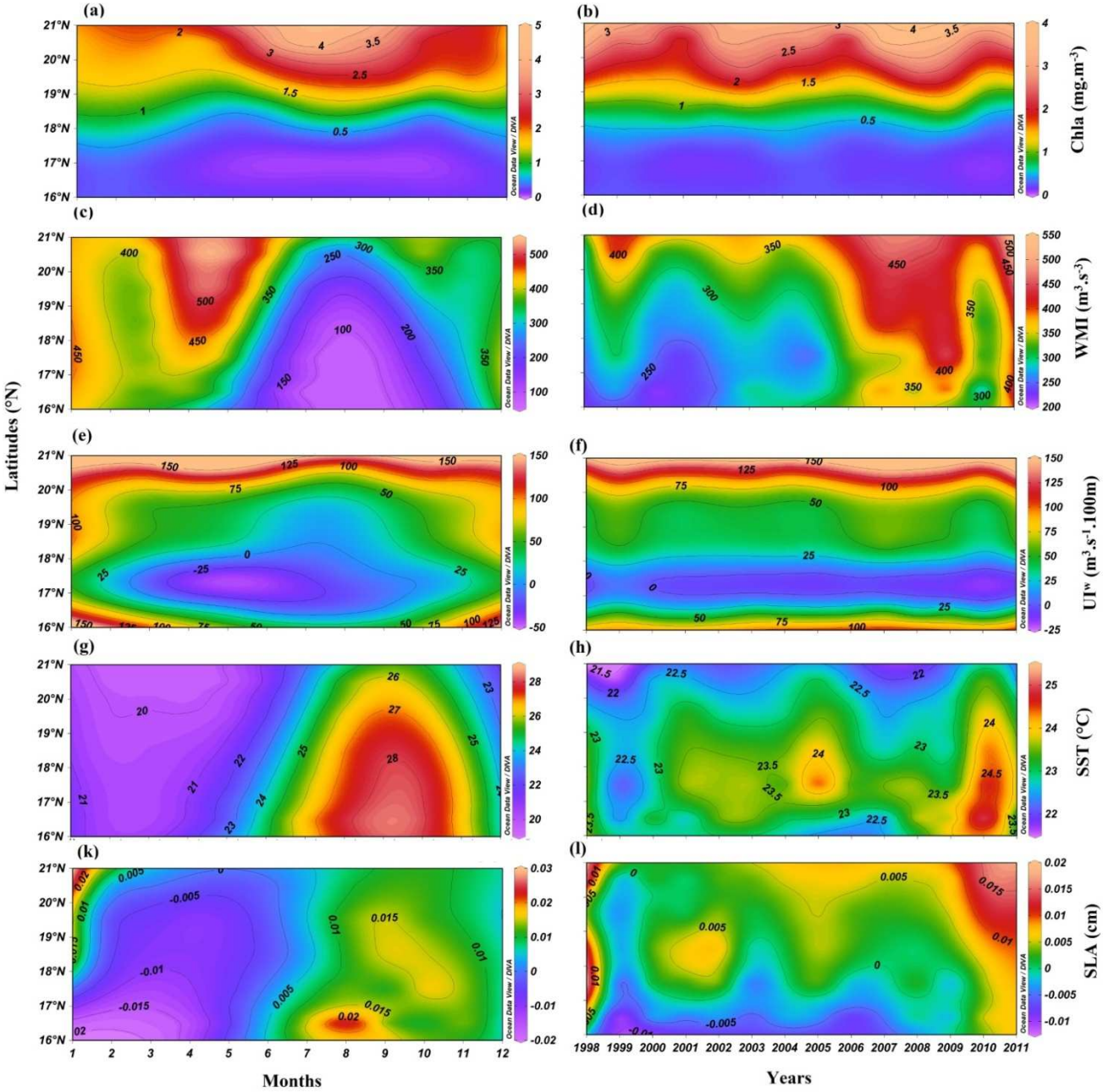


Figure III.2. Seasonal (left column) and interannual (right column) of environmental conditions (*Chl a* , WMI, UI^{W} , SST and SLA) off the Mauritanian coast between 16°N and 21°N.

4.4.2. Sardine and sardinella seasonal and inter-annual CPUE pattern

Sardine and sardinella CPUE varied temporarily and spatially (Figs. III-3 and III-4). For sardine, highest CPUE are observed between 20°N and 21°N and species seem to be more abundant from November (winter) to May (spring) (Figs. III-3a, III-4). There was a gradual increase in CPUE from 2001 to 2011 with a gradual southward extension between 2002 to 2009 (Fig III-3.b). Conversely, sardinella occur mainly during summer months (July to September) with peak in august (Fig. III-3c). Highest CPUE of sardinella occurred between 18°N to 19°N and during 1998 and 1999 and from 2004 to 2009 (Fig. III-3d). There was no latitudinal shift in sardinella distribution during the period of study (Fig. III-3d).

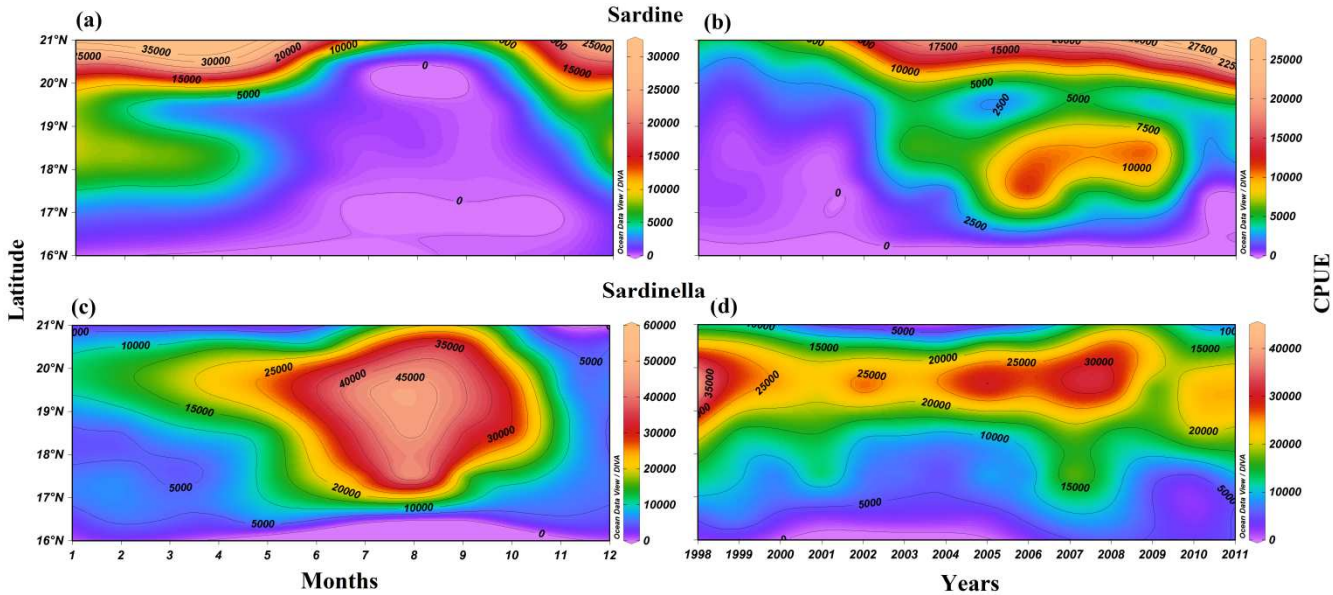


Figure III.3. Monthly and annual average trends of sardine (a ,b) and sardinella (c, d) CPUE in the five latitudes in the Mauritanian Exclusive Economic Zone (EEZ).

4.4.3. Relationship with environmental variables

The relationships between CPUE and each variable in the global model allowed us to examine the contribution of each variable separately (Table III-1). For sardine, the variables accounting for the greatest change in deviance in the univariate GAM analysis were the interaction latitude and year (which explained 29% of the variation), upwelling intensity (16.3%), *Chl a* (15.7%) and month (14.6%). The largest deviances for sardinella univariate GAM were associated with month (21%), interaction latitude and year (16,3%), latitude

(14.8%) and SST (11.7%). The model selection and the results of the GAM fitting for the two species are shown in Table III-2. After the best model was constructed, we explored the spatial autocorrelation of the residuals. Results indicated that there was no significant spatial autocorrelation in the global model residuals for sardine and sardinella, respectively (Moran's test: p = 0.3415 and p = 0.3092). Conversely, to partially address the spatial autocorrelation observed in the environmental variables, UI^W, *Chl a*, WMI, SST and SLA (Moran's test, p <0.05), we explicitly included in the oceanographic models the effect of location using a smoothed of latitude (Hollowed *et al.*, 2012; La Mesa *et al.*, 2015). For both species and models, the diagnostic plots of residuals show that model assumptions (normal distribution and homoscedasticity of the residuals) were not violated (supplementary table III-1).

The global model including all variables has a better performance than the oceanographic model, accounting for more than 60.4 % for sardine and 40 % for sardinella of the total deviance explained (Table III-2). In the case of sardine, the final model includes all variable except SLA. The model showed that the highest sardine CPUE were observed in cold season between November and May (Fig. III-5c). Significant increase was observed for the period 2003 to 2009 with a clear peak in 2007 (Fig. III-5a). In contrast to sardine, sardinella is expected to occur during summer months (June to September) (Fig. III-5d). Interannual patterns showed a period of decreasing abundance from 1998 to 2004 followed by clear increasing after to reach a peak in 2007 (Fig. III-5b).

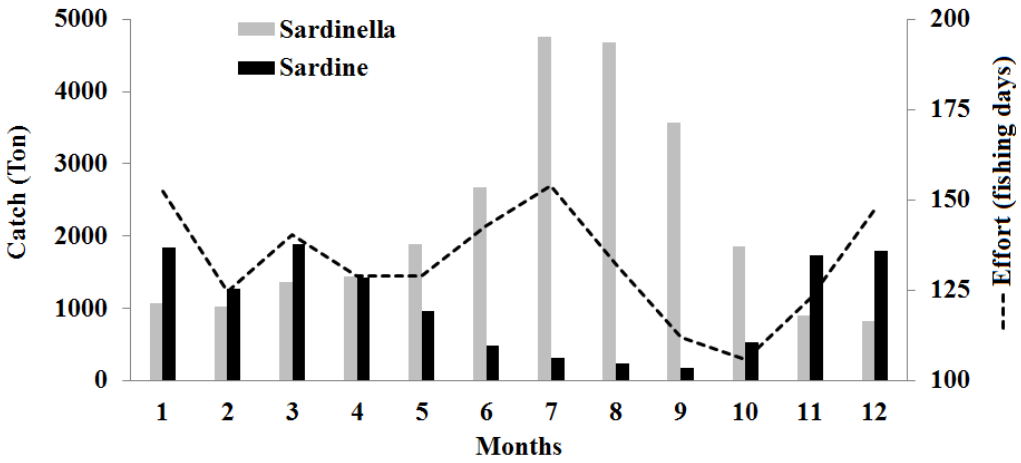


Figure III.4. Monthly average trends of sardine (black bar chart) and sardinella (gray bar chart) catches (tons) caught by pelagic fleets in the Mauritanian Exclusive Economic Zone (EEZ) during the period 1998-2011. Efforts (fishing days) are represented by dotted lines.

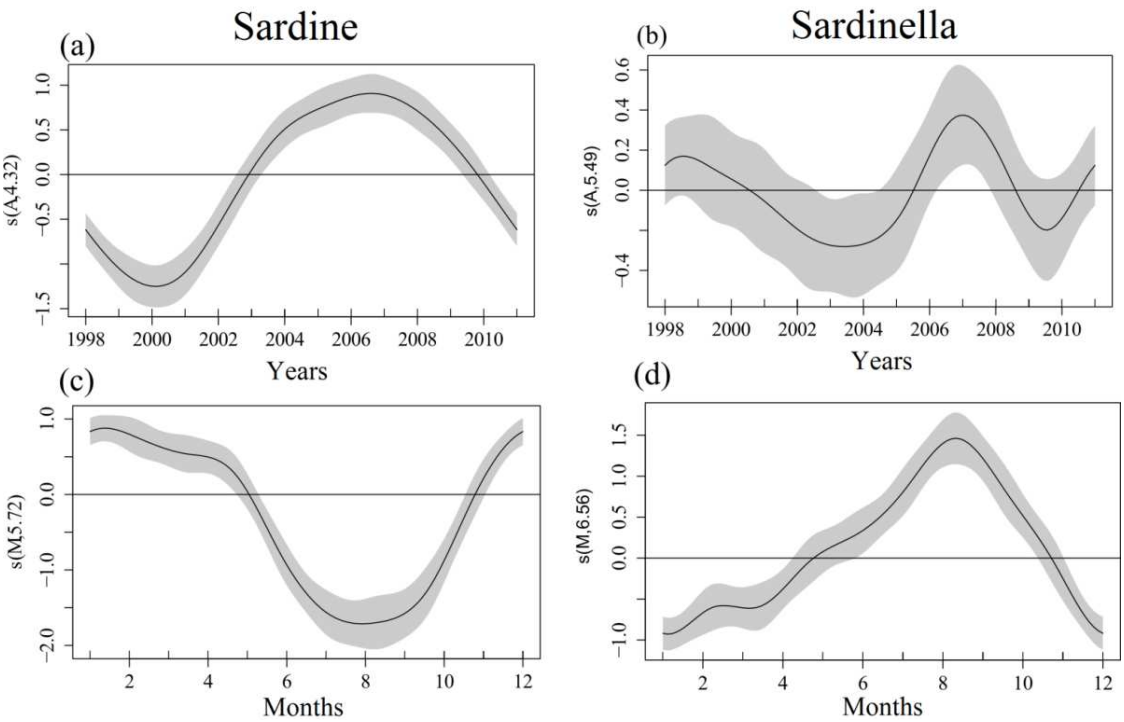


Figure III.5. Modelled effect of years (a, b) and months (c, d) on sardine and sardinella CPUE in the Mauritania waters.

Table III-1: The contributions of selected environmental variables in the GAM model: independent (lone contribution) based on generalized additive modelling.

Sardine	Variables	d.f.	Contribution %	*(P)*
	Year	2.97	13.3	<0.00001
	Latitude	1.31	10.8	<0.00001
	Month	3.71	14.6	<0.00001
	Latitude: Year	9.61	29	<0.00001
	SST	2.04	10.4	<0.00001
	IUC	2.54	16.3	<0.00001
	Chl a	2.94	15.7	<0.00001
	WMI	1	9.55	<0.00001
	SLA	1.67	0.86	0.11
Sardinella				
	Year	4.58	1.56	<0.00001
	Latitude	3	14.8	<0.00001
	Month	6.01	21	<0.00001
	Latitude: Year	18.94	16.3	<0.00001
	SST	2.03	11.7	<0.00001
	IUC	2.86	7.32	<0.00001
	Chl a	1.87	2.28	0.0002
	WMI	2.04	7.67	<0.00001
	SLA	2.9	4.38	<0.00001

In order to relate CPUE with environmental variables, an oceanographic model considering only the environmental parameters was constructed with year in order to account for interannual variability, and latitude, *Chla*, SST, UI^w, WMI and SLA as geographical/environmental variables. The results of the GAM fitting are shown in Table III-2 and Fig. III-3. For both species, the best model fit was obtained with 6 explanatory variables except SLA for sardine and WMI for sardinella (dropped by the model). The deviance explained by these models was respectively 42.1 % and 32.4 % with a R^2 of 0.41 and 0.31 (Table III-2; Fig. III-6). The functional relationships between CPUE and latitude and oceanographic predictors are represented in Figure III-6. The influence of upwelling intensity (UI^w) on CPUE was clearly different between the two species. For sardine, increasing CPUE corresponded with increasing UI^w (>55 $m^3.s^{-3}$.100 m) (Fig. III-6c). In contrast, the highest CPUE for sardinella were associated with low UI^w (< 50 $m^3.s^{-3}$.100 m) while a negative effect was observed with increasing UI^w (Fig. III-6d). Higher CPUE of sardine was associated with lower SST with a peak at 18°C and a negative effect at temperature above 22.5°C (Fig. III.6e). A reverse tendency is observed for sardinella, CPUE are expected to be highest when the SST is higher than 23.7°C (Fig. III-6f). For sardine, the highest CPUE were observed between 0.5 and 2.3 $mg.m^{-3}$ *Chl a* concentration, followed by a linear decreasing trend (Fig. III-6g). By contrast, the *Chl a* effect on sardinella CPUE showed sharp drop between 0.2 and 1 $mg.m^{-3}$ followed by a linear increase beyond 1 $mg.m^{-3}$ and remaining fairly constant over the rest of the range (Fig. III-6h). There is a negative linear relationship between wind mixing index WMI and sardine CPUE, which significantly decrease beyond 360 $m^3.s^{-3}$ (Fig. III-6i). SLA was negatively correlated with sardinella CPUE, which were more abundant in negative anomalies and decreased steeply in the positive anomalies (Fig.III-6j).

Table III-2. Backward stepwise selected GAMs (global and oceanographic models) with deviance explained (%), GCV: generalized cross validation, AIC: Akaike's information criterion and Adjusted R-sq. (* : *not significant , p<0.05),* The final model considered is indicated by bold and italic type.

Species		Model	Deviance explained (%)	GCV	R-sq	AIC
Sardine	global model					
	1	= S(Year) + S (Month) + S (Latitude. A) + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + S(WMI) + **S(SLA)***	60.4	1.4336	0.58	1982.72
	2	***= S(Year) + S (Month) + S (Latitude. A) + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + S(WMI)***	***60.4***	***1.4299***	***0.581***	***1981.4***
Sardinella	global model					
	1	= S(Year)+ S (Month) + **S (Latitude. A)*** + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + S(WMI) + S(SLA)	42	1.9634	0.393	2817.7
	2	= S(Year) + S (Month) + S (IUC) + **S(Chl a)*** + S(SST) + S(WMI) + S(SLA)	40.4	1.9054	0.389	2817.25
	3	***= S(Year) + S (Month) + S (IUC) + S(SST) + S(WMI) + S(SLA)***	***40***	***1.9051***	***0.388***	***2816.9***
Sardine	Oceanographic					
	1	= Year + S (latitude) + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + S(WMI) + ***S(SLA)****	42.4	1.956	0.41	2177.03
	2	***= Year + S (latitude) + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + S(WMI)***	***42.1***	***1.953***	***0.41***	***2176.4***
Sardinella	Oceanographic					
	1	= Year + S (latitude) + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + **S(WMI)*** + *S(SLA)*	32.4	2.1658	0.311	2890.21
	2	***= Year + S (latitude) + S (IUC) + S(Chl a) + S(SST) + S(SLA)***	***32.4***	***2.1612***	***0.312***	***2888.5***

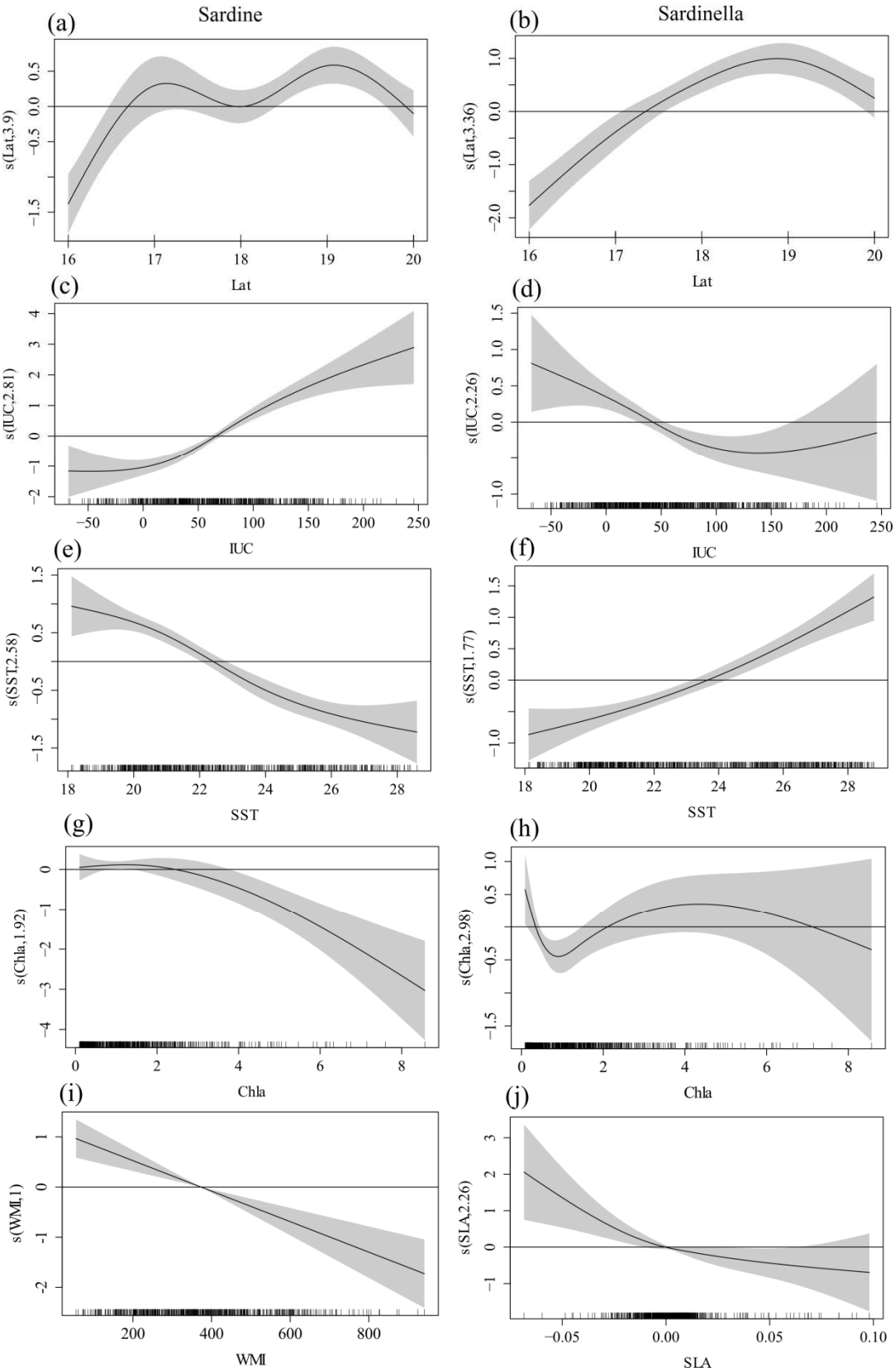


Figure III.6. Estimated smoothing curves obtained by the GAM applied to CPUE of sardine and sardinella: Latitude (a, b), UI^W (c, d), SST (e, f), *Chl a* (g, h), WMI (i) and SLA (j). The solid line shows the fitted GAM function and the gray shading indicates 95% confidence intervals. Relative density of data points is indicated by the rug plot on the x-axis.

4.5. Discussion:

We used landing statistics of sardine and sardinella as a proxy for their abundance in the Mauritanian EEZ. The CPUE index is generally assumed to be proportional to stock size (King, 2007). However, CPUE data can be variable or compromised by management or environmental changes through time. In addition, changes in the abundance of pelagic species from commercial data was often difficult due to the high variability of these resources and their extremely aggregated geographical distribution (Fréon *et al.*, 2005). However, since sardine and sardinella are the main target species of the Mauritanian fleet and catches are not restricted by quotas or management strategy, we consider the CPUE as a proxy of their abundance in the study area.

By matching catch statistics with environmental factors, our study provided new insight into the recent spatio-temporal catch variability of sardine and sardinella off the Mauritanian coast and the factors that influence their distribution and abundances.

Non-linear statistical techniques such as generalized additive models (GAMs) have become standard tools to assess non-linear forcing of environmental variables on fish population dynamics. The Gaussian distribution appeared to be the most appropriate distribution to analyze species catch rates in our models based on distribution of residuals, AIC, GCV and percentage of deviance explained.

The Mauritanian waters are characterized by strong latitudinal and temporal variability in environmental parameters. In the Canary Current upwelling ecosystem, drastic fluctuations of abundance have been observed for sardines, sardinellas and other pelagics during the last fifty years which have been linked to environmental changes (Cury and Roy, 1991). Efforts to survey, assess and manage fish species may depend on accurate knowledge of their spatio-temporal distribution and the factors that influence their population dynamic.

For both sardine and sardinella, the effect of interaction terms with month, year and latitude in the global model accounted for a large part of the variation of the total explained deviance suggesting both high seasonal and interannual variation in their abundance and distribution. This is due to the fact that the two species are seasonally migrating and characterized by large-scale shifts of their distributional boundaries along the NW African coast (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998). Studies conducted off NW Africa highlighted the hydrological seasonal

variability as a key factor that drives and structures small pelagic fish distribution and seasonal migrations (Boëly, 1982; Zeeberg *et al.*, 2008; Arístegui *et al.*, 2009; Bez *et al.*, 2014). Both sardine and sardinella showed clear and opposite seasonal variation in abundances. Sardine was abundant from November to May and sardinella from May to November. These seasonal variations in abundances correspond to the hydrologic seasons off the Mauritanian waters: cold season from January to May and warm season from June to December.

In addition to the seasonal variations, there were latitudinal and interannual variations in sardine and sardinella abundances. Since the two species are the main target species of the fleet in the Mauritanian EEZ and catches are not restricted by quotas, this indicates that the species displays a yearly migration pattern into and out of this zone. These variations in distribution and abundances seem to correspond to yearly and latitudinal variations in environmental parameters. Latitudinal variations in environmental parameters were important in the studied area with a decreasing pattern in the SST and *Chl a* from the South to the North. South of 19°N, upwelling intensity is low in the warm season but between 19°N and 21°N, in the region of Cape Blanc, there was a quasi-strong permanent upwelling. Previous studies conducted off NW Africa highlighted change in abundance and distribution limits of a number of fish species in relation with environmental changes such as cooling or warming waters (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998; Ter Hofstede *et al.*, 2007; Zeeberg *et al.*, 2008).

4.5.1. Environnemental effects on sardinella spatio-temporal abondance

Among the environmental parameters studied, temperature is one of the main parameters explaining spatio-temporal variations of sardine and sardinella. Temperature is well known to play a major role in controlling the distribution and spawning of small pelagic fish (Sabatés *et al.*, 2006). Many studies pointed out sea water temperature variations as the main cause for regime shifts between anchovy and sardine, whereas periods of lower temperatures would favor sardine abundance, the opposite occurs in periods of higher temperatures (Alheit *et al.*, 2009). In contrast to sardine, sardinella is a thermophilic species particularly frequent in the warmer waters (around 24°C). The distribution of the species is tropical and subtropical often associated with major upwelling systems (Froese and Pauly, 2003.). It is a stenothermic and stenohaline species and its migration and abundance in most parts of the world is controlled by water temperature and other hydrographic parameters (Binet, 1982; Zeeberg *et al.*, 2008) . The GAM model showed that SST explained the greatest portion of variation in sardinella

CPUE, followed by the other environmental variables, such as indicators of food resources (Chl *a* concentration) and upwelling intensity. Off the Mauritanian coast, sardinella was mainly abundant during summer months (June to September) between 17°N to 20°N. Environmental preferences of sardinella are defined by warm (23°-27°C) waters with upwelling intensity lower than 50 $m^3.s^{-3}$.100 m and a wide range of concentration of *Chl a* (0.5 – 6 $mg.l^{-1}$). Sardinella spawning takes place all along the Mauritanian coast, mainly during the summer from June to September corresponding to the minimum of the upwelling season (Boëly, 1982; Ter Hofstede *et al.,* 2007). Our results showed that the high CPUE during June to November could be related, as suggested recently by (Braham *et al.*, 2014), to the species' spawning behaviour. Indeed, the spawning of sardinella is strongly associated with warm surface temperatures. The optimum temperature for spawning ranges between 22 to 25° C (Conand, 1977). At temperature higher than 26°C early developmental stages of this species were practically absent (Maynou *et al.*, 2014). The annual migration pattern of sardinella up and down the northwestern African coast between 12° N (Senegal) and 22° N (western Sahara) was shown to be associated with spawning activity (Ter Hofstede *et al.*, 2007). Acoustic surveys conducted during the last decade have confirmed the high abundance of sardinella in Mauritanian waters until December (Bez *et al.,* 2014). During winter, catches of sardinella in Mauritania waters decline, presumably because the fish migrate southward towards Senegal where the water temperature remains above 21°C and hence attempt to remain within a range of preferred temperature (Ter Hofstede *et al.*, 2007; Zeeberg *et al.*, 2008). In addition, the productivity of the Senegalese waters is high during winter and spring, as a result of river runoff after the rainy season, localized upwelling, and cyclonic eddies retaining productive waters (Zeeberg *et al.*, 2008).

During the period of study (1998-2011), there was no latitudinal shift in sardinella distribution but interannual variations in CPUE occurred without apparent relationship with water temperature. In the lasts decades, latitudinal shifts in sardinella distribution were observed. In the early 1980s, most of the biomass of sardinellas was located between 12°N and 14°N, while in the mid 1990s, when the abundance of sardine off the Saharan region declined, sardinellas extended northwards (Fréon *et al.*, 2006). In a recent study conducted off Mauritania, changes in sardinella distribution and abundance during the twenty-year study period (1991–2009) were difficult to relate to environmental dynamics (Braham *et al.*, 2014).

The second important parameter in the GAM model was the upwelling intensity. The highest CPUE for sardinella were associated with low upwelling while a negative effect was observed for upwelling intensity > 50 $m^3.s^{-3}.100$ m. Off NWA, low catches of sardinella in the early 1990s coincided with intense upwelling and generally cold regional conditions (Zeeberg *et al.*, 2008). In the Gulf of Guinea, the abundance of sardinella has fluctuated strongly between 1963 and 1992 in response to annual changes in the extent of the upwelling habitat (Binet *et al.*, 2001). Off the Mauritanian waters, the spawning period of sardinella coincide with the period of low seasonal upwelling. Because upwelling intensity is extremely high in this region, this spawning strategy is consistent with the optimal-window-hypothesis (Cury and Roy, 1989). Indeed, upwelling events during small pelagic fish spawning season have been reported to promote egg and larvae offshore transport, thus having a negative effect on recruitment (Bakun, 1996). By spawning during the season of low upwelling intensity also associated to weaker winds and currents and thus creating favourable conditions for a retention area, sadinella minimize the drift of their eggs and larvae towards offshore areas (Demarcq and Faure, 2000). However, by showing a spawning period in the warm season during the less productive period, this reproduction strategy may be unfavourable in terms of larval survival. In the Senegalese waters, sardinella spawns intensively during late spring, coinciding with the peak in the seasonal upwelling (Boëly, 1982). (Roy, 1998) suggested that this apparently contradictory behaviour could be explained by the form of the upwelling downstream of the Cape Verde. From the horizontal distributions he concluded the existence of a two-celled upwelling system in which the inshore cell could retain plankton and fish larvae over the shelf.

In the GAM model, although significant, the effect of *Chl a* concentration on sardinella was not apparent. The diet of Sardinella consists predominantly of zooplankton followed by phytoplankton and relatively small quantities of detritus (Fréon, 1988; Tsikliras *et al.*, 2005). This species is therefore less depending directly on phytoplankton. However, sardinella is an opportunistic species (Tsikliras *et al.*, 2005), and in the southern areas of its distribution, such as the Senegalese (Nieland, 1982) and Mauritania (Gushchin and Corten, 2015) or in Egyptian Mediterranean waters (Madkour, 2012), sardinella may feeds on detritus and phytoplankton, a fact probably related to the existence of upwelling in these regions.

Sea Level Anomalies (SLA) have been linked to variations in the distribution, abundance, or recruitment of fishes (Asch and Checkley, 2013). Due to the influx of cooler water, areas with low SLA are often indicative of upwelling and increased primary production. In the California

Current, chlorophyll concentration is negatively correlated with SLA across both seasonal and interannual scales (Venegas *et al.,* 2008). The negative correlation between SLA and sardinella CPUE is indicative of the negative effect of upwelling intensity on sardinella distribution and abundances.

The sardinella spatio-temporal variations off Mauritania seem to be more controlled by thermal than productivity gradients, probably linking to the species physiological constraints (thermal tolerance) and temperatures required for spawning. This is consistent with previous studies that have showed that the migration and abundance of sardinella in most parts of the world is controlled mainly by water temperature and probably other hydrographic parameters (Alheit *et al.*, 2008).

4.5.2. Environnemental effects on sardine spatio-temporal abondances

Sardine is also sensitive to water temperature change, which is reflected at different levels of its life cycle maturation, spawning, egg survival and recruitment (Santos *et al.*, 2012) and in varying historical distributions (Alheit and Hagen, 1997)).

The GAM model showed that the most important environmental predictor of sardine abundance was upwelling intensity, followed respectively by *Chl a*, SST and WMI. High sardine catch rates were associated with upwelling up to 65 $m^3.s^{-3}$.100 m, *Chl a* concentration ranging between 0.5 and 3 $mg.m^{-3}$, temperature less than 23°C with a peak at 20°C and WMI less than 350 $m^3.s^{-3}$. Spawning of sardine off Mauritania is relatively occasional and occurs mainly northern to the study area (Coombs *et al.*, 2006). In the Mauritanian waters, sardine was mainly fished during its spawning season (cold season) in the northern part of the study area (20-21°N), and the catches were almost null from June to September, during the warmer period. 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 *et al.*, 2008). In contrast to sardinella, sardine spawning occurs during the main upwelling season. Such reproduction strategy may promote egg and larvae offshore transport, thus having a negative effect on recruitment (Bakun, 1996). However, off NWA, sardine spawning areas are not continuous along the coast and located in areas where the continental shelf broadens or in coastal indentations such as a bay or downstream of a cape (Roy *et al.*, 1989; Ettahiri *et al.*, 2003). Spawning in such areas reduces offshore loss of reproductive products and keeps the larvae in a productive area (Mbaye *et al.*, 2015). Off western Sahara, Mauritania and Senegal, spawning is forced to times of upwelling to provide sufficiently low temperatures, but with

coincident high production (Binet *et al.*, 1998).The increase in upwelling activity, and hence the increase in productivity, benefits the filter-feeding strategy of sardine with a phytoplanktonic diet.

Off Mauritania, the inter-annual evolution of sardine CPUE evidenced a gradual increase and southward extension from 2002 to 2009. This shift corresponds to a cooler period and a southward increasing upwelling intensity from 2005 to 2009. Shift of the southern limits of sardine is well documented. In the 1920s, the southward limit of sardines has been reported to be off northern Morocco. By the 1950s, the species had become abundant as far south as Mauritania (Kifani, 1998) and, around the mid-1970s, sardines were fairly common even off Senegal. Thereafter, the distribution area contracted again northwards and sardine abundance was drastically reduced south of 25°N in 1982-84 (Kifani, 1998; Bakun, 2005).The southward extension of the sardine population that occurred in the late 1970s was related to the strengthening of trade wind intensity and upwelling activity off the Sahara and to colder than usual temperature and increased upwelling in the southern limit of sardine distribution (Binet *et al.*, 1998; Kifani, 1998).

Our results showed that the wind mixing contributes significantly but with low percentage to explain the variations in sardine abundance, with a negative effect beyond 360 $m^3.s^{-3}$, which corresponds to a wind speed close to 7 $m.s^{-1}$. (Huntsman and Barber, 1977) showed that primary production and zooplankton biomass in the NW African upwelling is affected by strong wind mixing. They show that strong winds produce a strong mixed layer and a light limited phytoplankton population. (Kullenberg, 1978) suggested that from a physical point of view, the threshold wind speed of 5 $m.s^{-1}$ is a value at which wind stress begins to exert a measurable mixing effect on the surface layer in near-shore waters. When the wind speed is greater than about 7 $m.s^{-1}$, wave breaking becomes obvious (Pond and Pickard, 1978) and generates strong turbulence. (Demers *et al.*, 1987)) demonstrate that if the winds are strong enough to surpass this threshold for surface layer mixing, wind mixing dominates all other potential sources of variance of the phytoplankton patchiness.

The sardine spatio-temporal variations off Mauritania seem to be controlled by an ‘optimal upwelling and temperature’ window. In many geographical areas, water temperature variations were suggested as the main cause for regime shifts between anchovy and sardine, with SST negatively correlated with upwelling strength (Venegas *et al.*, 2008). Stronger upwelling events are associated with nutrient richer waters that favors higher abundance of

sardine food (Garrido *et al.*, 2008), therefore creating more favorable conditions for sardine survival and growth. (Hunter and Leong, 1981) demonstrated that feeding during the spawning season is required to sustain the reproductive output of batch spawners. After the mid-spawning period, sardines have practically exhausted the fat stores accumulated during the summer months, and are thus dependent on feeding to sustain the remaining energetic cost of reproduction (Zwolinski *et al.*, 2001). The fecundity of sardines is also related to food availability (Amenzoui *et al.*, 2006). Our results suggest that primary productivity associated with upwelling intensity are the most important environmental parameters affecting sardine spatio-temporal distribution and abundance. However, other environmental variables, such as temperature and wind intensity also contribute to explain the variations in sardine abundance.

4.5.3. Sardine/sardinella interactions

Off the Mauritanian waters, sardine and sardinella showed clear and opposite seasonal variation in abundances. Sardine prefers colder waters and seems to occupy the 'gap' in the northern part of the Mauritanian waters as soon as sardinella has left the area due to lower water temperatures (Binet, 1988; ter Hofstede and Dickey-Collas, 2006). In contrast to what is observed for sardine and anchovy in others regions, no interannual shift in abundance between sardine and sardinella has been observed during the period of study. Instead of regime shifts, this region is characterized by shifts of the distributional limits of the two species.

For sardine and anchovy, it has been hypothesized that trophic differences between the two species might be partly responsible for alternating periods of species distribution and dominance (Van der Lingen *et al.*, 2006). In addition to the effect of temperature, the seasonal alternation between sardine and sardinella periods may be trophodynamically mediated. Sardine seems to be more affected by food availability than sardinella. Off the Mauritanian waters, *Chl a* concentration and upwelling intensity explain more than 32% of the total variance in sardine abundance against only 10% for sardinella.

A recent study based on a combined analysis of ecomorphology and trophic position, showed that sardine and sardinella from North Aegean Sea have greater resemblance and exploit the same food resources differently (Karachle and Stergiou, 2013). In the Mauritanian waters sardine and sardinella feed mainly on phytoplankton, copepods and detritus (Gushchin and Corten, 2015). Since both species share similar diets, competition for trophic resources is likely to occur. However, although the two species have similar diet, differences in feeding

strategy exist. Laboratory studies of sardine feeding behaviour have shown that this species has a highly flexible feeding, being able to use filter or particulate feeding over a broad prey size spectrum (Garrido *et al.*, 2008). The ability to switch between these feeding modes makes this species highly opportunistic, being able to maximize its energy intake by employing the most appropriate feeding mode for a particular food environment. In addition, sardine had a shorter intestine compared to that of sardinella and displays a more protractile mouth that might be more advantageous in the case of particulate feeding (Karachle and Stergiou, 2013) . Species with lengthier guts achieve optimum nutrient and energy gain from the food consumed suggesting that sardinella is more efficient than sardine in term of energy gain from the food consumed. Of particular importance to small pelagic dynamics are particle size feeding preferences observed for the different species. In the Mauritanian waters, sardine feed on smaller zooplankton sizes (0.3–2.5 mm) compared to sardinella (1.2–4.5 mm)(Gushchin and Corten, 2015). Sardines possess fine-meshed gillrakers suitable for filtering smaller-sized particles (Rykaczewski and Checkley, 2008). Sardine from productive areas might take more advantage of the highly abundant microplanktonic prey as observed in upwelling region where its diet contains a higher proportion of microplankton (Garrido *et al.*, 2008; Costalago *et al.*, 2015). Such dietary strategies may lead sardine to occupy a lower trophic position than sardinella. During upwelling periods, this dietary strategy may be in favor of sardine which can feed on phytoplankton and small zooplankton in contrast to the zooplankton-feeding sardinellas (Binet *et al.*, 1998). Therefore, physical forcing caused by, e.g. upwelling or wind mixing, leading to different production and size spectra of phyto- and zooplankton may provide feeding environment more favorable for sardine or for sardinella as suggested for the alternation between anchovy and sardine periods (Van der Lingen *et al.*, 2006).

Competitive interactions between the two species is probably minimal if one of the species (in this case sardine) has a more plastic morphology that enables it to efficiently utilize a wider range of resources or to adapt more rapidly to environmental changes imposed by seasonal variations (Van der Lingen *et al.*, 2006; Costalago *et al.*, 2015; Gushchin and Corten, 2015).

In conclusion, the seasonal and latitudinal variations in sardine and sardinella off the Mauritanian waters are mainly linked to the species thermal tolerance and temperatures required for spawning. Thus, long-term changes in sardine abundances and distribution would be susceptible to environmental forcing under a global climate change scenario. However, our

results suggest that primary productivity associated with upwelling intensity may affect, via trophodynamique control, sardine spatio-temporal distribution and abundance.

Species-specific responses to environmental factors could provide a key to explain variations of population dynamics among different species in the field of comparative ecology. Environmental fluctuations can lead to variation in resources, and thereby a variation in the diet choice of a species. The present study does not allow inference of any conclusive explanation for competitive feeding interaction between the two species. An important aspect that should be addressed in future studies is the trophic position and the dietary strategies and feeding-related ecomorphology that sardine and sardinella have adopted in this transition area in which either species exists depending on the prevailing environmental conditions.

4.6. Acknowledgements:

Thanks to the direction of IMROP for providing data and log-books. CCMP data were obtained from the Physical Oceanography Distributed Active Archive Center (PO.DAAC) at the NASA Jet Propulsion Laboratory, Pasadena, CA. http://podaac.jpl.nasa.gov. The ESA Ocean Colour CCI Team is thanked for providing SST-CCI and OC-CCI chlorophyll data; NASA for providing SeaWiFS, MODIS and MERIS chlorophyll data. This study has been performed in the frame of the GlobCoast www.foresea.fr/globcoast) which is funded by the Agence Nationale de la Recherche (ANR-11-BLAN-BS56-018-01). The GlobCoast project is affiliated to the LOICZ and AQUIMER project. A post-doctoral grant was funded by ANR to M. Bacha and a doctoral grant was funded by Ambassade de France in Mauritania to A. Jiyid.

Chapitre 5

5. Étude de la structuration des populations de la sardinelle ronde *Sardinella aurita* dans le système d'upwelling des Canaries (NW Afrique) à partir de l'analyse de la forme des otolithes

Introduction du chapitre

La préservation des ressources halieutiques suppose la nécessité d'assurer une exploitation durable de ces ressources et une viabilité à long terme du secteur. Pour cela, l'exploitation et la conservation des ressources marines nécessitent une bonne connaissance de la structure des populations et l'identification des stocks (Cadrin *et al.*, 2013). Cela est important pour pouvoir estimer les paramètres clés de la dynamique des populations nécessaire aux modèles de gestion. En milieu marin, malgré l'absence de barrières géographiques à la dispersion, peu d'espèces forment des populations homogènes et isolées, et les populations de poissons sont souvent composées de stocks distincts. En effet, il est de plus en plus reconnu que de nombreuses populations de poissons marins, y compris chez les petits poissons pélagiques comme la sardine ou l'anchois, sont constituées de regroupements de plusieurs composantes géographiques (Bacha *et al.*, 2014; Jemaa *et al*., 2005a, b). Ces groupes locaux et isolés de poissons peuvent avoir des caractéristiques démographiques, telles que la croissance, la mortalité et la reproduction, différentes et devraient par conséquent être gérés séparément. En effet, une condition essentielle pour une gestion et une conservation durable de la pêche est la mise en correspondance des processus biologiquement pertinents et les mesures de gestion (Reiss *et al*., 2009). La connaissance de la dynamique de chaque stock, importante pour une meilleure exploitation de la ressource, ne peut pas être réalisée si les stocks ne sont pas clairement circonscrits, c'est-à-dire leurs limites définies par rapport à d'autres stocks de la même espèce (Carvalho & Hauser, 1994).

La définition du stock la plus couramment retenue est celle donnée par Ihssen *et al*. (1981) : un stock est un groupe d'individus de la même espèce qui se reproduisent aléatoirement et dont l'intégrité spatio-temporelle est maintenue. Le plus souvent, un stock est considéré comme équivalant à une population, du fait de son isolement reproductif et génétique. On parle alors de « stock génétique ». De ce fait, l'utilisation des termes « stock » et « population » est souvent confuse et confondue dans la littérature. Le concept de « stock génétique » a été popularisé par le développement de nombreuses méthodes d'analyse moléculaires qui permettent d'identifier des unités de population isolées en terme de reproduction (Carvalho *et al.*, 1994; Ward, 2000).

Les méthodes génétiques sont un outil puissant dans la gestion des pêches en permettant l'identification de populations génétiquement différenciées dénommés «stocks génétiques» (Ovenden, 1990). Toutefois, la plupart des études génétiques ont montré une faible

différenciation génétique entre les stocks de poissons marins, particulièrement chez les espèces pélagiques, parce que de faibles niveaux de flux de gènes entre les stocks, négligeable du point de vue de la gestion des ressources, peuvent être suffisants pour assurer l'homogénéité génétique (Waples, 1998; Begg *et al*., 1999; Kasapidis, 2014).

Parmi les autres méthodes d'identification des stocks de poissons, l'analyse de la forme des otolithes est aujourd'hui largement utilisée pour l'identification des stocks (Waples, 1998; Watkinson & Gillis, 2005; Keating *et al*., 2014; Sadighzadeh *et al*., 2014; Vieira *et al.*, 2014). Les otolithes sont particulièrement adéquats pour ce genre d'études, car ils présentent deux propriétés fondamentales (Panfili *et al.*, 2002): ils sont métaboliquement inertes et ils grandissent de façon continue depuis la naissance et durant tout le cycle de vie en intégrant les variations de la croissance. L'otolithe se caractérise par une forte variabilité morphologique qui s'est avérée être un outil utile pour la discrimination entre les stocks de poissons et les populations locales (Bolles & Begg, 2000; Castonguay *et al.*, 1991; Merigot *et al*., 2007; Stransky, 2005).

La forme des otolithes est spécifique à l'espèce, mais présente aussi des variations intra spécifiques (Lombarte & Castellón, 1991). En raison des effets combinés de la génétique et de l'environnement, les poissons d'une même espèce avec des histoires de vie différentes montrent souvent des variations dans la morphologie des otolithes (Vignon & Morat, 2010). Cela a conduit à l'élaboration de l'analyse de la forme des otolithes comme un outil pour l'identification des stocks (Campana & Casselman, 1993).

La sardinelle ronde, *Sardinella aurita* est la principale espèce ciblée au Sénégal, en Gambie et en Mauritanie; elle occupe la seconde place en termes de captures. Cette espèce qui présente un intérêt crucial pour l'économie des pays de la région est aujourd'hui surexploitée (FAO, 2016). Cela est dû à une pression de pêche importante sur cette espèce tant par les flottilles nationales que les flottilles étrangères.

La sardinelle ronde est une espèce qui effectue des migrations saisonnières entre le Sénégal et le sud du Maroc, mais ces migrations sont encore mal connues (Boëly & Fréon, 1979; Corten, 2012). A l'heure actuelle, on sait peu de choses sur la structuration de la population de *S. aurita*. Au niveau de la zone nord-ouest africaine (NOA), l'existence de deux stocks a souvent été évoquée: (a) le stock sédentaire saharien (30°-22° lat.N) et (b) le stock Sénégalo-mauritanien (22°-12° lat. N) (Maxime et Maxim, 1988; Garcia, 1982, Chavance *et al.*, 1991). Du fait de la présence des sardinelles adultes toute l'année dans la zone nord de la Mauritanie

et du sud du Maroc, Braham (2013) on suggère l'existence d'un stock sédentaire dans cette région. La seule étude génétique menée dans la zone NOA a montré une population homogène allant du Ghana (au sud) à la Mauritanie au nord (Chikhi *et al.*, 1997). Comme mesure de gestion de pêche, le groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques dans la zone NOA considère cette population comme un seul stock dans l'ensemble de la sous-région (FAO, 2001, 2015). Une question importante qui continue d'interpeller les scientifiques et les gestionnaires des pêches, est de savoir s'il existe un ou plusieurs stocks de sardinelle ronde le long des côtes NW africaines.

Le but de cette étude est d'explorer à partir de l'analyse de la forme de l'otolithe la structuration des populations de *S. aurita* . Les otolithes (sagittae) de poissons provenant de six zones d'échantillonnages depuis le Sénégal au sud jusqu'à la côte méditerranéenne du Maroc au nord ont été analysés. Pour chaque otolithe, une combinaison d'indices de forme et de descripteurs de Fourier ont été étudiés par des méthodes statistiques multivariées. Au total, 193 otolithes ne présentant pas d'anomalies (cristallisation ou cassures) ont été traités. Dans la zone étudiée, trois groupes distincts ont été identifiés avec un pourcentage de reclassement correct de 78%. Le groupe A: Nador (Mer d'Alboran), le groupe B: Casablanca (nord du Maroc) et le groupe C: sénégalo-mauritanien. Nous avons exploré comment les caractéristiques océanographiques de la région peuvent limiter le mélange des poissons et ainsi contribuer à leur isolement. Un point important ressort de cette étude; la confirmation de l'existence de deux populations distinctes de *S. aurita* entre l'Océan Atlantique et la mer Méditerranée,-le détroit de Gibraltar agissant comme une barrière géographique pour la séparation des populations de *S. aurita*. Le long des côtes NW africaines, les échantillons prélevés au nord du Maroc forment un seul groupe qui est clairement isolé de ceux des eaux sénégalo-mauritaniennes, ce qui suggère l'existence d'un stock distinct au nord du Maroc. Comme suggéré pour la sardine (Chlaida *et al.*, 2009; Jemâa *et al*., 2015b) et l'anchois (Jemâa *et al*., 2015a) dans cette région, les causes de l'isolement des sardinelles du nord du Maroc (Casablanca) peuvent être liées à des barrières océanographiques (e.g. des gyres) ou à la présence de plusieurs émergences d'upwelling dans le sud du Maroc (Mittelstaedt, 1991). Dans le groupe C, une certaine discontinuité existe et suggère l'existence d'une fraction sédentaire de *S. aurita* dans le nord de la Mauritanie (banc d'Arguin). Le large plateau continental dans le nord de la Mauritanie au large du banc d'Arguin peut avoir contribué à l'isolement de la population et l'existence d'une fraction sédentaire du stock dans ce secteur. Les faibles profondeurs associées à la grande largeur du plateau peuvent générer des

structures de cellules d'upwelling qui favorisent la rétention côtière (Estrade *et al.*, 2008; Mbaye *et al.*, 2015). En termes de gestion de la pêche, nos résultats ne confortent pas la politique de gestion actuelle de *S. aurita* au large de la côte nord-ouest africaine, qui considère un stock unique dans l'ensemble de la sous-région (FAO, 2001; 2015).

Mots clés: sardinelle ronde; otolithes; analyse de forme; structure de la population; Méditerranéen; Atlantique.

Insights on stock structure of round sardinella *Sardinella aurita* off north-west Africa based on otolith shape analysis

Article publié dans la revue : Journal of Fish Biology. 2016: 89(4): 2153-2166. doi: 10.1111/jfb.13117

5.1. Abstract:

This study examines the geographic variability in otolith shape of round sardinella *Sardinella aurita* as a tool for stock discrimination. Fish were analysed from six sampling locations from Senegal to the Mediterranean coast of Morocco. A combination of otolith shape indices and elliptic Fourier descriptors was investigated by multivariate statistical procedures. Within the studied area, three distinct groups were identified with an overall correct classification of 78%. Group A: Nador (Alboran Sea), group B: Casablanca (northern Morocco) and group C: Senegalese-Mauritanian. The results of this study confirm the absence of an Atlantic Ocean-Mediterranean Sea transition for this species, the Gibraltar Strait acting as an efficient barrier for *S. aurita* population separation. Off north-west Africa, fish from northern Morocco form a single group which is clearly isolated from Senegalese-Mauritanian waters, confirming the existence of a distinct stock in this area. Among group C, some discontinuity exists and suggests the existence of a sedentary fraction of *S. aurita* in northern Mauritania (Arguin Bank). The results are discussed in relation to oceanographic features and physical barriers to dispersal and fish management strategy in the study area.

Key words: Clupeidae; Mauritania; Mediterranean; Morocco; otoliths; Senegal.

5.2. Introduction:

Round sardinella *Sardinella aurita* Valenciennes 1847 is an abundant and widely distributed clupeid present in the Mediterranean Sea and off the west African coast from the Strait of Gibraltar to southern Angola (Ben-Tuvia, 1960). The distribution area of this short-lived (3-4 years) pelagic species is large, but restricted to warm waters (Boëly *et al.*, 1982). Off north west Africa, *S. aurita* spawning areas are not continuous along the coast and are located in areas where the continental shelf broadens or in coastal indentations such as a bay or downstream of a cape (Roy *et al*., 1989). Spawning in such areas reduces offshore loss of reproductive products and keeps the larvae in a productive area (Mbaye *et al.*, 2015). The main spawning occurs between Cape Blanc and Cintra Bay (21°-23°N) (Conand, 1977; Boëly *et al*., 1982; Ettahiri *et al.*, 2003) and, to a lesser extent, in between the two regions (Fréon, 1988). Larvae are recruited in two main nursery areas, one located off Mauritania on the Arguin Bank and south of Cap Timiris (20°N) and, the other off Senegal between Gambia and Dakar (14° N) (Boëly *et al*., 1982; Mbaye *et al*., 2015). The adult migrations, mainly linked to spawning activities, are still not well known and are based on monitoring of the movements of the fishing fleet (Ter Hofstede *et al.*, 2007; Braham *et al*., 2014). It is commonly accepted that adults migrate annually up and down the north-west African coast between 12° and 22°N (Boëly *et al*., 1982; Garcia, 1982). *Sardinella aurita* is intensively exploited and crucial to the economies of north-west African countries. It is the primary species fished in Senegal and the second in Mauritania, with total landings exceeding 500 000 t year^{-1} (Zeeberg *et al*., 2008; FAO, 2012). Although regular international assessments have highlighted the risks of overfishing (FAO, 2015), the various bases of stock assessments (stock structures and migration, spawning and recruitment periods and areas) are still not well known (Braham *et al*., 2014; FAO, 2015). At present, little is known about *S. aurita* population structure. The only genetic study conducted in north-west Africa showed a homogeneous population spreading from Ghana to Mauritania (Chikhi *et al*., 1997). For the purpose of fisheries management, the FAO Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off north-west Africa considers a single stock in the whole sub-region (FAO, 2001, 2015). Some studies, however, have suggested the existence of more than one stock in the whole area (Fréon, 1988; Marchal, 1991; Braham *et al.*, 2014). Marchal (1991) suggested the presence of two or three populations off the Senegalo-Mauritanian coasts in very separated sectors, which are characterized by different hydrological conditions, spawning and juvenile concentrations. A recent study using logbook data showed the existence of a sedentary fraction of the stock in

northern Mauritania (Braham *et al.*, 2014). Considering the location of spawning and larval retention areas (Mbaye *et al.*, 2015) off north-west Africa, several stocks of *S. aurita* probably exist in this region (Cury & Roy, 1991). Few fish species form single homogeneous populations and most are composed of discrete stocks. There is growing recognition that many marine fish stocks, including small pelagic fishes, consist of amalgamations of several isolated geographic components even if they are genetically identical (Baibai *et al*., 2012; Bacha *et al*., 2014; Jemaa *et al*., 2015a). Relatively low levels of exchange between stocks, negligible from a management perspective, may be sufficient to ensure genetic homogeneity (Begg & Waldman, 1999). These local and isolated groups of fishes may have unique demographic properties such as growth and reproduction and should be managed separately. The identification of these isolated stocks or groups, therefore, is of crucial importance in fishery science and management and for understanding the population dynamics of a species in an ecological sense (Cadrin *et al*., 2005). Among the methods used to identify stocks, the study of the morphological characteristics of otoliths has been considered an efficient tool for fish stock identification (Campana & Neilson, 1985). Otolith shape analysis has recently been widely used with success in stock identification of various marine fish species, including small pelagic fishes such as anchovy *Engraulis encrasicolus* (L. 1758) (Gonzalez-Salas & Lenfant, 2007; Bacha *et al*., 2014), European sardine *Sardina pilchardus* (Walbaum 1792) (Jemaa et al., 2015b), Atlantic herring Clupea harengus L. 1758 (Libungan *et al.*, 2015) and horse mackerel *Trachurus trachurus* (L. 1758) (Stransky *et al*., 2008). Although otolith shape provides a phenotypic basis for stock separation, factors affecting otolith shape are not fully understood. The otolith shape, among other morphometric traits, like the body shape, is a characteristic that reflects a combined effect of genetic variation and local environmental factors (Tudela, 1999; Cardinale *et al.*, 2004; Vignon & Morat, 2010). Campana & Casselman (1993) suggested that environmental factors are generally more influential determinants of otolith shapes than genetic ones. A recent study (Vignon, 2015) established that local environmental conditions induce an important change in otolith shape. Indeed, various environmental factors such as water temperature, depth and feeding conditions (Gauldie & Crampton, 2002; Cardinale *et al*., 2004; Gagliano & McCormick, 2004) influence fish growth which in turn can affect otolith growth, hence producing variations in otolith shape in the absence of genetic differences (Simoneau *et al.*, 2000). The presence of hydrographic features may act as barriers to fish dispersal and migration (Bacha *et al.*, 2014). As such, geographic variation in otolith shape reflects the conditions under which the stock developed and could reveal areas within which mixing is restricted. The aim of the present study was to evaluate

otolith shape as a methodology for stock discrimination of *S. aurita*, a small pelagic, migratory species with potential stock mixing during the adult period. Fish from six sampling areas from Senegal to northern Morocco were analysed. Investigations were conducted to find out how oceanographic features of the area may restrict fish mixing and contribute to their isolation and to what extent otolith shape reflects local environmental conditions and be used to distinguish different isolated groups of fishes.

5.3. Materials and methods:

5.3.1. Sampling and age determination:

Samples of *S. aurita* were collected from six different areas in north-west Africa and the south-west Mediterranean Sea during summer 2014 from research vessels and landing ports (Fig. IV.1). The areas were selected based on the geographical distance between them and the oceanographic characteristics of the areas (Table IV-1). In the laboratory, 270 individuals were measured (total length, LT, mm) to the nearest mm and weighed (total mass, M, g) with a precision of 0.1 g left and right sagittal otoliths were then extracted, washed and cleaned in distilled water and then dried. Only otoliths with no damage or crystallization were used in this study. All otoliths (n=25) from Joal (area 6, Fig.IV-1) were excluded from the analysis because they showed crystallization anomalies. The method used for reading and interpreting the age followed those established and validated during the last workshop on age reading of *S. aurita* in north-west Africa (FAO, 2006). Each otolith was read twice and readings for a given otolith were accepted only if both agreed. When there was a difference between the two readings, a third reading was performed and the age value that was repeated twice was accepted. In this study, agreement between the two first readings was high and reached 86%. Overall, 193 right otoliths from fish of 2-3 years of age were used in this study (Table IV.1).

5.3.2. Image acquisition and shape measure:

To minimize distortion errors within the normalization process during image analysis, otoliths were placed on a microscope slide with the sulcus facing downwards and the rostrum always pointing in the same direction (upwards) (Nolf, 1985; Tuset *et al*., 2008). The otolith outlines were digitized against a black background using an image-analysis system consisting of a high resolution Sony video camera (www.sony.com) connected to an optical microscope. The microscope magnification was adjusted to the size of the otoliths to ensure as high resolution

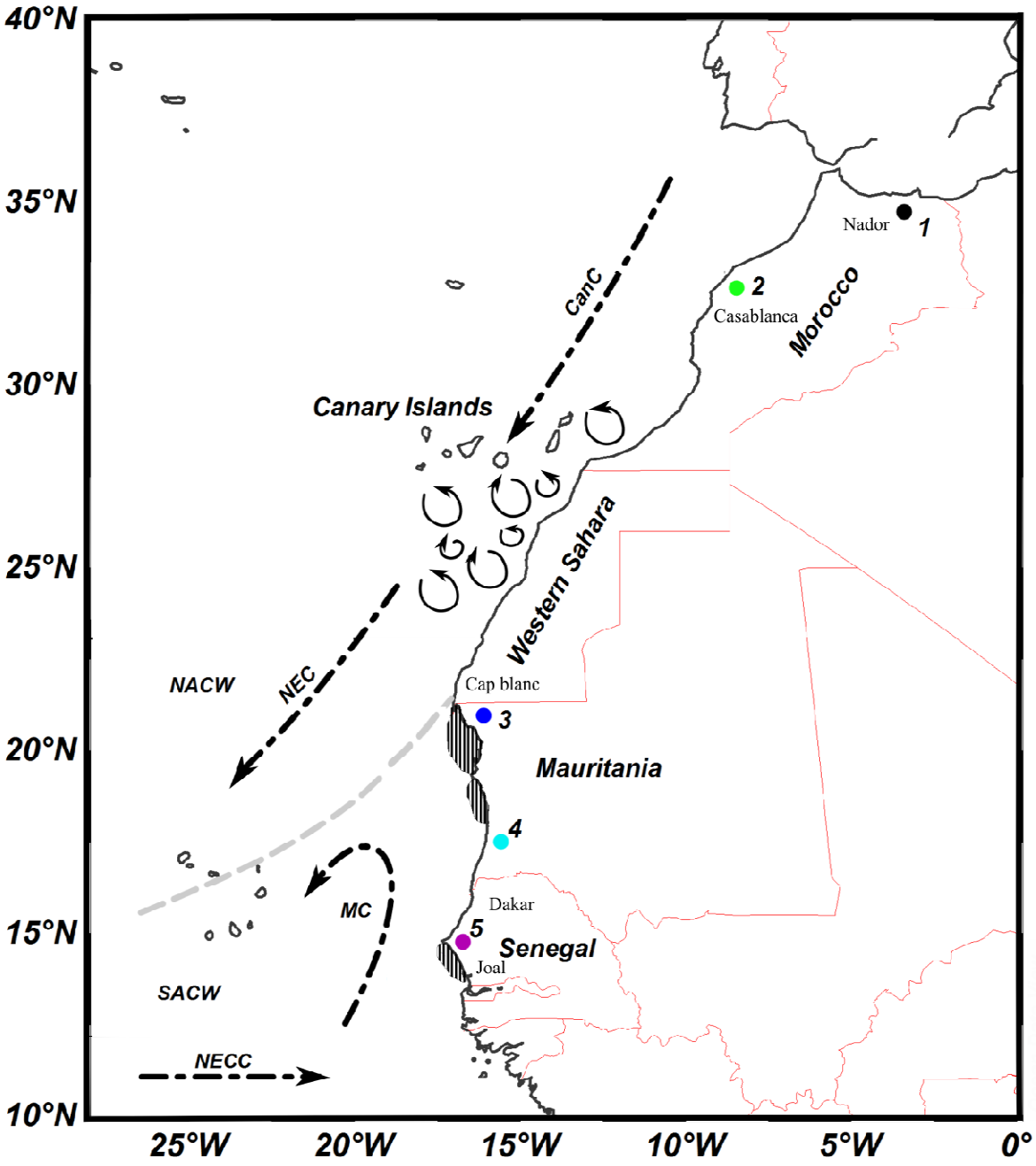


Figure IV.1: Map of *Sardinella aurita* ( ) sampling areas. , observed nursery grounds (adapted from Boëly *et al.*, 1982); ----, main frontal zone between North Atlantic CentralWater (NACW) and South Atlantic Central Water (SACW) masses; , mesoscale Canary Island eddies; ---→, CanC: Canary Current; MC: Mauritanian Current; NEC: North equatorial Current; NECC: North equatorial Countercurrent.

as possible, varying between x16 and x18. High contrast video images were obtained using transmitted light, producing dark two-dimensional objects with a bright background. Each digitized image was then analysed using image-analysis software (TNPC 5.0, NOESIS; http://archimer.ifremer.fr/doc/00032/14288/11567.pdf/) to measure otolith area (A, mm^2), perimeter (*0*, mm), maximum length (L_0, mm) and maximum width (W, mm). Six shape

indices were calculated as follows: Circularity [$0\ (A^2)^{-1}$], rectangularity [$A(L_0W)^{-1}$], ellipticity [$(L_0\text{-}W)(L_T+W)^{-1}$], roundness [$4A(\pi L_0^2)^{-1}$], aspect ratio ($L_0W^{-1}$) and form-factor ($4\pi A)(0^2)^{-1}$. These univariate descriptors were screened for normality and homogeneity of variance using Kolmogorov-Smirnov normality tests and Levene's tests, respectively and were ln transformed if these criteria were not satisfied. The method of elliptic Fourier descriptors (FD) was used in accordance with the procedures suggested by Kuhl & Giardina (1982) and calculated with shape software (Iwata & Ukai, 2002). The Fourier power (FP) spectrum was calculated to determine the sufficient and necessary number of harmonics for the best reconstruction of the otolith outline. As the first 13 harmonics reached 99% of the mean cumulated power, the Fourier analysis indicated that the otolith shape of *S. aurita* could be summarized by these 13 harmonics, i.e. 52 (13 * 4=52) FDs. The first harmonic represents the starting point of the outlines and is not relevant for shape analysis. Consequently, the coefficients corresponding to this harmonic were eliminated (Gonzalez Salas & Lenfant, 2007).

Table IV.1. Summary information of Sardinella aurita samples analysed in the study (age groups 2 and 3 years): sampling areas, localities, area code (Fig. IV-1) dates, total lengths (LT) and number (n) of otoliths analysed.

Region	Country	Area	Location	Area code	Month	Mean ± SD L_T (mm)	*n*
Southern Alboran Sea	Morocco	Nador	35°16'N 2°44'W	1	June 2014	252.3 ± 8.13	29
North-west African coast	Morocco	Casablanca	33°42'N 7°42'W	2	June 2014	328.32 ± 9.44	30
	Mauritania	North Mauritania	20°14'N 16°59'W	3	July 2014	325.39 ± 16.11	32
	Mauritania	South Mauritania	17°18'N 16°16'W	4	July 2014	315.39 ± 13.97	31
	Senegal	Dakar	14°42'N 17°16'W	5	August 2104	296.41 ± 19.42	46
	Senegal	Joal	14°10'N °16°52'W	6	August 2104	270.95 ± 13.41	25

5.3.3. Size correction and multivariate analyses:

The relationship between shape indices, FDs and L_T was checked using Pearson's correlation coefficient (r), finding a significant correlation between these variables ($P<0.05$). Most important for morphometric analysis is the correction of the data by size, i.e. uncoupling of otolith shape and L_T. To eliminate the effect of L_T on shape indices and the FDs, the standard residuals from a linear regression of each shape indices and FD on the L_T were calculated for the whole data (Reist, 1985). The size-corrected variables were screened for normality and homogeneity of variance using Kolmogorov-Smirnov normality tests and Levene's tests,

respectively. The normalized shape indices and FDs were normally distributed (P>0.05) and they showed homogeneity of variance (P>0.05); therefore, the use of parametric tests in stock discrimination was possible. Two techniques were used for investigating differences between stocks: linear discriminant analysis (LDA) and hierarchical cluster analysis. LDA was performed to detect morphometric differences in the otolith shape between areas (Xlstat 2015; https://www.xlstat.com/). The classification success into groups was tested by jack-knife cross-validation and Wilk's λ was used to evaluate the discrimination power. Hierarchical-cluster analysis based on the Euclidean distance single linkage was used for classification and ordination of fish into groups. Similarity matrices were constructed based on the Euclidean distance. For comparison of geographical differences between otolith shapes, size-normalized average shapes were calculated from the mean FDs for each stock and presented as an overlay graph of the reproduced outlines. Analyses and tests were carried out using the Xlstat 2015.

5.4. Results:

Because the age of fish can have a considerable influence on otolith shape (Campana & Casselman, 1993) the potential significance of fish age on otolith shape variation was explored. As most of the growth of *S. aurita* occurs during the first year of life with slowing during the second year when sexual maturation has begun (Pham-Thuoc & Szypula, 1973; Cury & Fontana, 1988) young *S. aurita* (age 0 and 1 years) have distinct otolith shapes and showed low similarity with other age groups (2+ years). Since no significant difference in otolith shape of 2 and 3 year *S. aurita* was found, analysis of otolith shape focused only on these age groups. Circularity (Cir) was eliminated from the study due to the impossibility of changing the normality or variance homogeneity. All the other shape indices measurements were normally distributed (P>0.05) and showed homogeneity of variance (P>0.05). The effect of size on the shape indices and FDs was successfully eliminated (r^2 <0.001). The first two discriminant functions of the LDA performed with shape indices and FDs pooled together accounted for 73.7% of the variance. Individuals could be significantly discriminated into three distinct groups based on the first two functions (Wilk's λ=0.017, P<0.001) (Fig. IV-2).

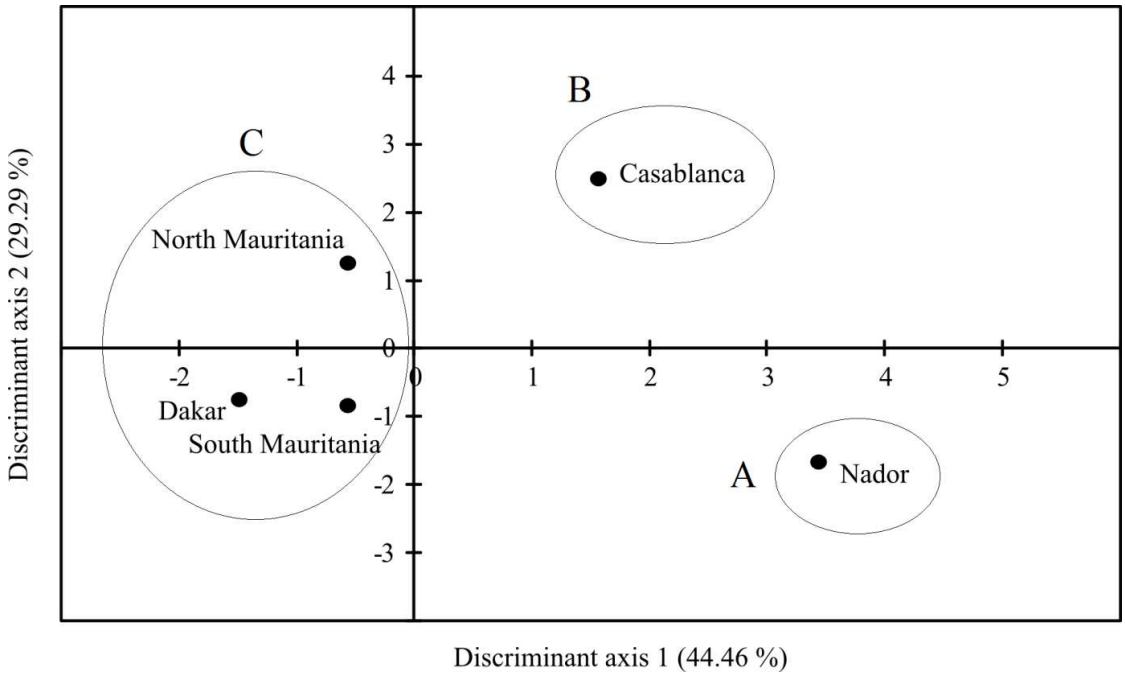


Figure IV.2. Linear discriminant analysis scores for the classification of otoliths of Sardinella aurita by sampling areas (five areas; Fig. IV-1) based on pooled data of shape indices and Fourier descriptors [only barycentres (❶ are shown].

Group A was composed mainly of individuals from area 1 (Nador; Fig.IV-1), group B was composed of individuals from area 2 (Casablanca; Fig.IV-1) and group C of individuals from areas 3-5, corresponding to the Senegalese-Mauritanian areas (Fig.IV-1). The jack-knifed classification results validate most of the patterns observed in the LDA analysis (Table IV-2). The classification matrix was interpreted in two ways: first, by observing the proportion of fish that are correctly classified in each group and, second, the proportion of fish from a given group that are classified into another group. In this way, the better defined groups and the more similar groups were identified. The Nador group (area 1) and the Casablanca group (area 2) had higher percentages of individuals successfully classified (85 and 63% respectively) than the Senegalese-Mauritanian areas (3-5) with an overall classification success of 51%; Wilk's λ=0.017, P<0.001 (Table IV-2 and Fig. IV-3). High misclassification percentages were observed between areas 4 and 5 (up to 39%) as well as within areas 3 and 5 (up to 34%) and up to 17% within areas 3 and 4 (Table IV-2 and Fig. IV-3). Most of the patterns observed in the discriminant analysis were validated by cluster analysis, suggesting three main groups (at a Euclidean distance arbitrarily set at c. eight) (Fig. IV-4): group A: Nador (area 1), group B: Casablanca (area 2) and group C: Senegalese-Mauritanian (areas 3-5). An LDA of these three groups was carried out revealing high classifications (overall classification success of 78%;Wilk's λ=0· 183, P<0· 001) (Table IV-3). The reconstruction of

the shape outline from the average harmonics showed distinct differences between the three groups identified (Fig. IV-5). The highest between groups variation clearly occurred in the width direction of the otolith. Shape variation between the three groups was highest on the dorsal and ventral outline.

Table IV.2. Jack-knifed classification matrix of the discriminant analysis of Sardinella aurita between sampling areas (Fig. IV-1). Correct classification in bold; overall classification success; 51%, Wilk's λ=0.017, P<0.001)

Areas	1 Nador	2 Casablanca	3 North Mauritania	4 South Mauritania	5 Dakar
1 Nador	**85**	5	5	0	5
2 Casablanca	11	**63**	11	11	5
3 North Mauritania	6	9	**34**	16	34
4 South Mauritania	9	4	17	**30**	39
5 Dakar	4	11	13	28	**43**

The otoliths from group A (Nador) were particularly wider and slightly shorter compared with the other groups. Only small differences between average shapes of groups B (Casablanca) and C (Senegalese-Mauritanian) were observed, except in the anti-rostrum and ventral part near the post-rostrum. In general, group B is in an intermediate position between groups A and C.

Table IV.3. Jack-knifed classification (%) matrix of the linear discriminant analysis between the three groups (A, B and C) of Sardinella aurita identifier with the cluster analysis. Correct classifications are shown in bold; overall classification success 78%;Wilk's λ=0.101, P<0.001

Stocks	Southern Alboran sea (A)	Casablanca (B)	Senegalese-Mauritanian (C)
Southern Alboran sea (A)	**85**	5	10
Casablanca (B)	5	**68**	26
Senegalese-Mauritanian (C)	6	13	**81**

5.5. Discussion

Otolith shape analysis of *S. aurita* showed significant variation among the areas studied in the Mediterranean Sea and off the north-west African coast. Three distinct groups could be discerned: group A, Nador (Alboran Sea), group B, Casablanca and group C, Senegalese-Mauritanian. Significant differences in otolith shape were found between fish from the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea areas. This agrees with the results of the genetic

study on *S. aurita* based on mitochondrial DNA, which showed that there is no gene flow between Atlantic Ocean and Mediterranean Sea populations and the existence of two genetically differentiated populations (Chikhi *et al.*, 1997). The oceanographic processes occurring off the Strait of Gibraltar have been demonstrated to act as barriers to gene flow for many fish species (Bacha *et al.*, 2014). Many studies showed that fish species from the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea could be distinguished using otolith shape analysis. This is the case for Atlantic saury Scomberesox saurus (Walbaum 1792) (Agüera & Brophy, 2011), E. encrasicolus (Bacha *et al*., 2014), the comber, *Serranus cabrilla* (L. 1758) (Tuset *et al.*, 2003) and *T. trachurus* (Stransky *et al*., 2008).

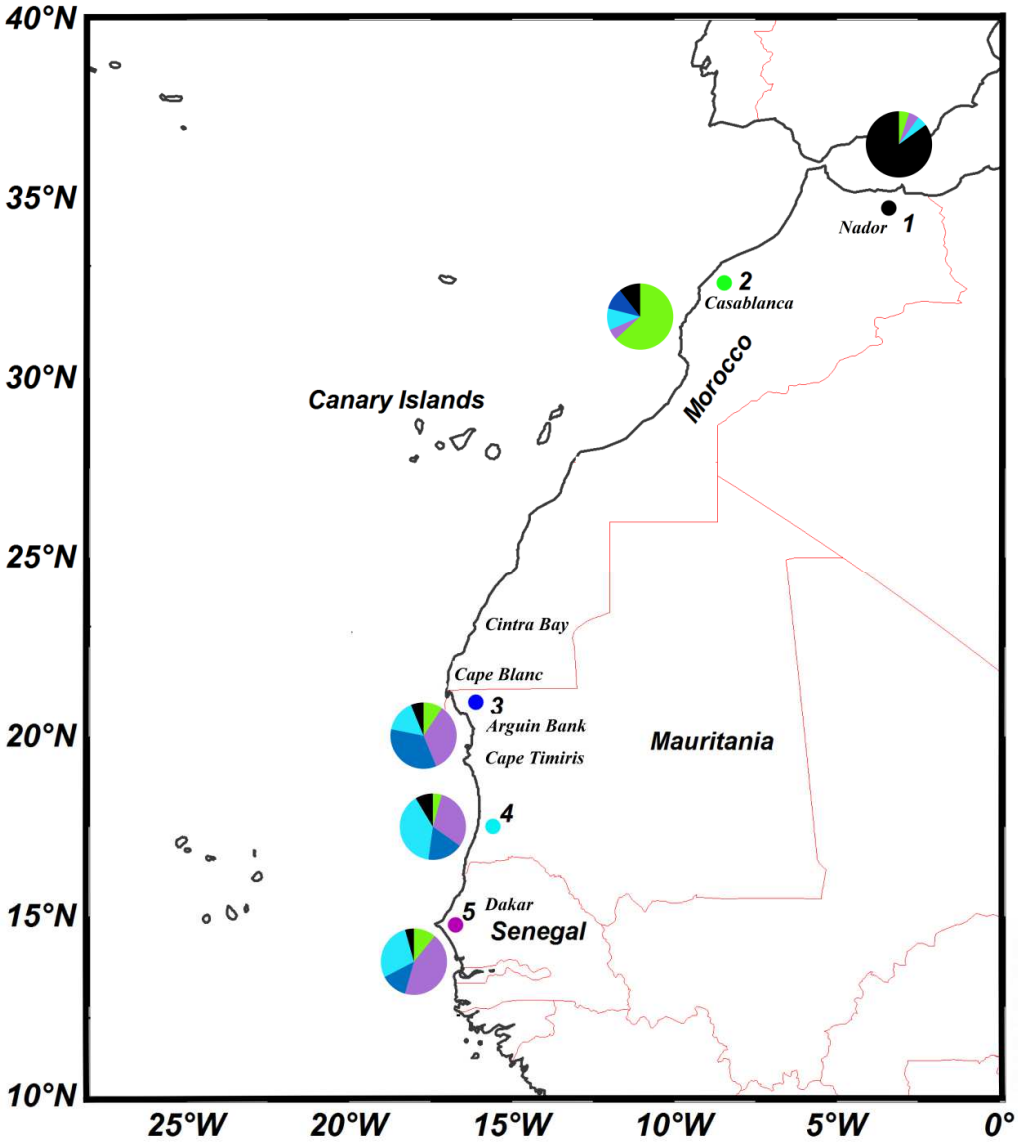


Figure IV.3. Proportional classification of Sardinella aurita individuals between sampling areas in the discriminant analyses. , area:1 Nador; 2 Casablanca; 3 north Mauritania; 4 south Mauritania; 5 Dakar.

Differences in environmental conditions can have a considerable influence on how otoliths grow and consequently how otolith shapes are formed (Campana & Neilson, 1985). Many studies have demonstrated that otolith morphology can vary in response to differences in growth regimes for a range of species (Cardinale *et al.*, 2004). Observed differences in otolith shape could be a result of the contrasting environmental conditions experienced by fish in the studied areas. Geographic variations in environmental conditions such as temperature and food availability (productivity) may have influenced *S. aurita* growth. Growth studies conducted by different authors on *S. aurita* showed growth rate differences between Mediterranean Sea and Atlantic Ocean populations (Tsikliras *et al.*, 2005) and also between populations inhabiting the West African coast (Marchal, 1993). Food availability in the Mediterranean Sea is much lower and the prevailing temperatures much higher (Stergiou, 2000) when compared with the cold nutrient-rich waters in upwelling systems, such as off north-west Africa (Mann & Lazier, 1996). A number of sub-populations constituting one metapopulation are assumed to occupy waters over the north-west African shelf, between Senegal, Mauritania and Morocco (Garcia, 1982). Levins (1970) developed the concept of metapopulation to describe a population consisting of many local populations (or stocks). Off the north-west African coast, the existence of discrete spawning and nursery areas (Boëly *et al.*, 1982; Roy *et al*., 1989), retention areas (Moyano *et al.*, 2014; Mbaye *et al*., 2015) may contribute to the isolation of sub-populations. A discontinuity between fish from Casablanca (group B) and the group C from Senegalese-Mauritanian waters was evident in the results from the cluster and discriminant analysis. These results reinforce previous studies that suggested the existence of a distinct stock or sub-population in northern Morocco (Garcia, 1982). Population structure is determined by the interaction of homogenizing factors and geographical fragmentation (Vandamme *et al.*, 2014). In the last few years, many studies have showed that oceanographic features, such as eddies and fronts, may prevent random mixing and diffusion of pelagic larvae (Galarza *et al.*, 2009; Galindo *et al.*, 2010; White *et al.*, 2010). As suggested for *S. pilchardus* (Chlaida *et al*., 2009; Jemaa *et al.*, 2015b) and *E. encrasicolus* (Jemaa *et al*., 2015a), the causes for the isolation of the northern Morocco (Casablanca) *S. aurita* may be related to oceanographic barriers (e.g. gyres) or environmental barriers such as the presence of several emergences of upwelling in the south of Morocco (Mittelstaedt, 1991). Although they have been treated as a single group, a high rate of misclassification was found between individuals from group C (areas 3-5).

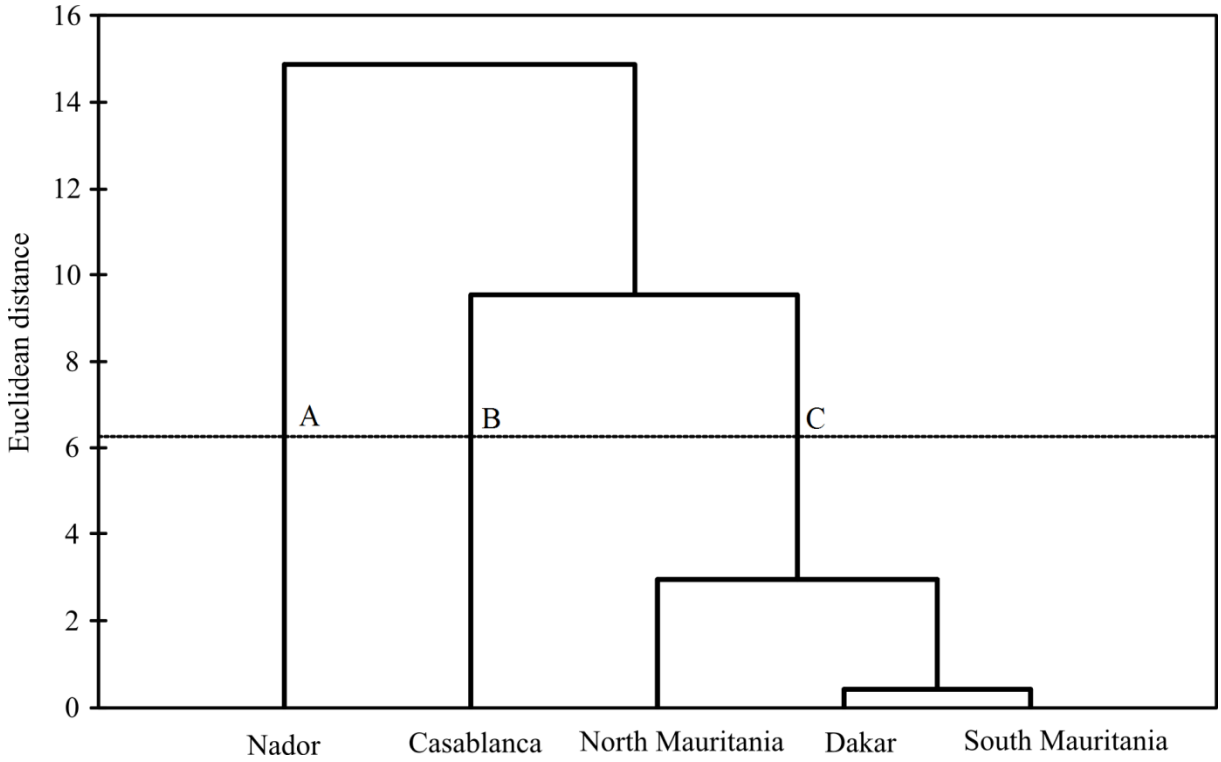


Figure IV.4. Cluster analysis output depicting the linkage dendrogram on Euclidean distances among mean otoliths shape indices and Fourier descriptors for group A (Nador, Alboran Sea), group B (Casablanca, northern Morocco) and group C (Senegalese-Mauritanian) *Sardinella aurita* otoliths from the five sampling areas.

This probably results from the mixing of *S. aurita* in this area due to larval dispersion and latitudinal migration of adults (Braham *et al.*, 2014). In this area, adults are supposed to have an annual migration cycle ranging from 12° to 22°N (Boëly *et al.*, 1982; Garcia, 1982). A recent detailed study using logbook data (1991-2009), however, presented a variety of new hypotheses about adult migration (Braham *et al.*, 2014). It was suggested that part of the sub-population, is probably more sedentary and remains in the permanent upwelling area located in northern Mauritania and southern Morocco. Present data indicate that the southern Mauritania and Dakar (areas 4 and 5) form a sub-group with more similarities between them, compared with northern Mauritania individuals (area 3). This result supports the existence of a sedentary sub-population of *S. aurita* in northern Mauritania as suggested by Fréon (1988) and Braham *et al*. (2014). These authors mentioned that the observed presence of adult fish in northern Mauritania and southern Morocco all year round suggests the existence of a sedentary fraction of the stock in this area and argued that this makes sense because the upwelling intensity and the productivity are always high in this region (Cropper *et al.*, 2014).

Areas 4 and 5 (southern Mauritania and Senegal) are located in the region of the recirculation gyre characterized by a strong seasonality and a large offshore extension of chlorophyll a

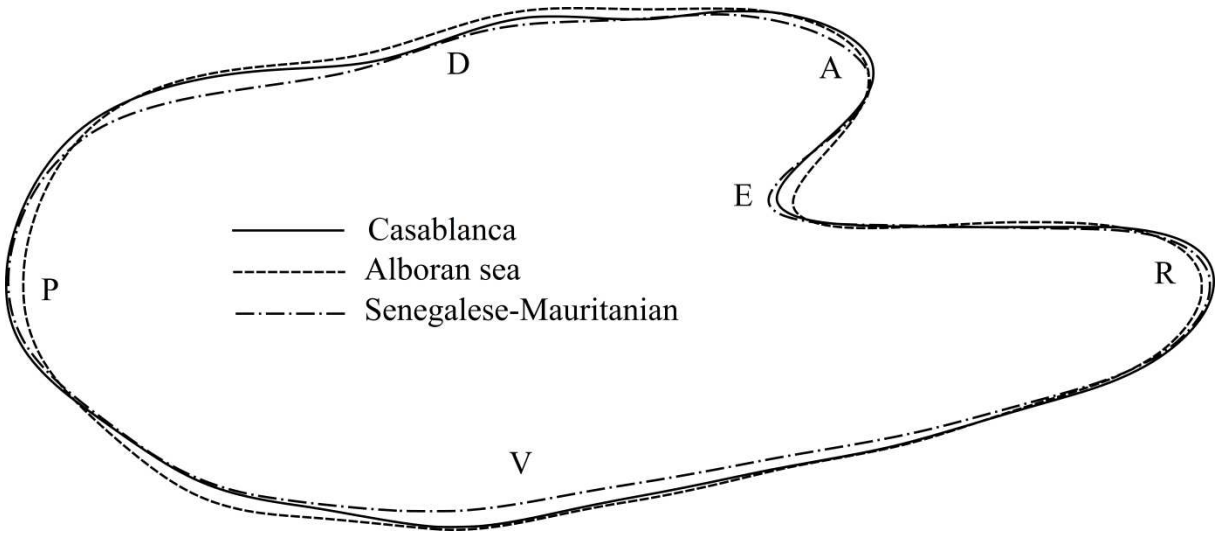


Figure IV.5. Average outline of otoliths from the three groups identified based on mean Fourier descriptors within each group: ….. , group A, Nador–Alboran Sea; ___, group B, Casablanca; _ _ _ , group C, Senegalese-Mauritanian. **D**: dorsal; **V**: ventral; **E**: excisura major; **R**: rostrum; **A**: anti-rostrum; **P**, post-rostrum.

whereas area 3 (northern Mauritania) is characterized by aweak seasonality and a persistent large offshore extension of chlorophyll a (Lathuilière *et al.*, 2008). The high rate of misclassification found between individuals from group C could also result from larval dispersal. Indeed, fish coming from the same spawning area might disperse as larvae and grow up in contrasting environmental conditions, acquiring different otolith shapes. Off Mauritania and Senegal, observations by several authors (Boëly *et al*., 1982; Fréon, 1988) found two main spawning areas for *S. aurita* located within the two highest retention areas (the Arguin Bank north of 19.5°N and south of Cap-Vert 14°N). The large continental shelf in northern Mauritania off Arguin Bank may contribute to local coastal fish population isolation and the existence of a sedentary fraction of the stock in this area. Wide shelves may generate upwelling cell structures that enhance coastal retention (Estrade *et al*., 2008; Mbaye *et al.*, 2015). The latter authors point out that the shelf zone located off Arguin Bank (19.5°-21°N) is highly retentive for *S. aurita* eggs and larvae. They found that the maximum retention rates occur in July to August and November to December and match the main spawning periods of *S. aurita*. This has been confirmed by a study of early life stage distribution of *S.aurita*

(Ettahiri *et al*., 2003). These authors concluded that the southern Moroccan and northern Mauritanian *S.aurita* can be considered an independent sub-population. The differences in otolith shape of *S. aurita* off Mauritania and Senegal suggest the existence of isolated groups of fish with some mixing, but to what degree these groups or sub-populations interbreed during reproduction is not known. A more detailed study of larval dispersal, adult migrations and spawning behaviour is crucial for understanding the population structure of *S. aurita* and to enable proper management and sustainable exploitation of the species. As highlighted by Braham *et al*. (2014), discussion of stock structures off north-west Africa is worth reopening and this topic should be a priority for future research at the regional scale.

In conclusion, the results of this study showed that otolith shape analysis is a useful tool for discriminating S. *aurita* belonging to separate stocks both at local and large scales. It clearly indicates that Mediterranean Sea and Atlantic Ocean *S. aurita* populations are distinct. Unlike the genetic study conducted off north-west Africa (Chikhi *et al*., 1997), otolith shape of *S. aurita* suggests the existence of isolated groups of fish. The separation of these groups seems to be linked to oceanographic barriers and local retention areas. In terms of fisheries management, present results do not support the current management policy for *S. aurita* off the north-west African coast, which considers a single stock in the whole sub-region (FAO, 2001, 2015). Since *S. aurita* has a high growth rate and fish recruit to the fishery at an age of 1-2 years (Boëly *et al*., 1982), it is necessary to manage these isolated groups as discrete stocks. For pelagic species with high gene flow, the present results emphasize the importance of not only focusing on genetic variability but also taking into account the identification of phenotypic stocks to ensure sustainable fisheries and conservation of the species.

This study was performed in the frame of the GlobCoast project (www.foresea.fr/globcoast) which is funded by the Agence Nationale de la Recherche (ANR-11-BLAN-BS56-018-01). The GlobCoast project is affiliated to the LOICZ and AQUIMER project. A post-doctoral grant was funded by ANR to M.B. and a doctoral grant to A.M.J. was funded by Ambassade de France in Mauritania.

Chapitre 6

6. Discussion générale et perspectives

Discussion générale et perspectives:

Le but principal de cette thèse était d'une part de décrire les variations saisonnières et inter-annuelles de l'environnement marin de l'upwelling des Canaries le long de la côte Nord-Ouest de l'Afrique (NOA), et d'autre part de relier ces variations avec les dynamiques spatio-temporelles de principales espèces de petits pélagiques d'importance commerciale de cette zone. Les résultats obtenus permettent de compléter ou d'apporter de nouveaux éléments de connaissances sur cet écosystème et sur son évolution récente.

Pour atteindre les objectifs fixés dans la thèse, nous avons utilisé différents jeux de données disponibles afin d'avoir une vision la plus complète possible du fonctionnement de cet écosystème. Ainsi, nous avons combiné des données satellitaires, des données de campagnes scientifiques acoustiques, des statistiques de pêche et des analyses de formes des otolithes. Ce type de données bien qu'aujourd'hui largement utilisées dans différentes études scientifiques présentent quelques limites que nous discuterons ci-dessous.

6.1. Analyse critique et limites des données

Les données environnementales satellitaires:

L'avantage de ces données résulte de leur couverture spatiale très étendue couplée à une échelle spatiale très fine (4 Km) et un pas de temps resserré (jour/semaine). Cette approche permet ainsi d'examiner les tendances des paramètres (SST, turbidité, vent, chlorophylle *a*) qui peuvent affecter directement ou indirectement la productivité biologique et la pêche. Les variables étudiées dans cette étude ont été choisies du fait de leurs influences connues sur les populations de poissons. Il s'agit de la température de surface (SST), de l'indice d'upwelling, de la turbulence, de l'indice de rétention et de la concentration en chlorophylle-*a*.

Pour étudier les variations et les tendances d'évolution de l'environnement, il est nécessaire de disposer de longues séries chronologiques pour les différents paramètres étudiés. Par exemple pour la chlorophylle, pour analyser la série chronologique la plus longue possible, nous avons d'abord essayé d'utiliser l'ensemble des données issu de différents satellites: SeaWiFS (1997-2010), MERIS (2002-2012) et MODIS-Aqua (2002-2013). Un point important lors de l'analyse des données environnementales à long terme est la constance de la qualité des données au fil du temps. Nous avons montré pour la chlorophylle *a*, que malgré les

corrections atmosphériques, les données de SeaWiFS et de MODIS étaient sous-estimées par rapport à celles de MERIS. Ces différences ne sont pas dues à la qualité des données, mais à la meilleure couverture spatiale de MERIS, surtout près de la côte où la Chl *a* présente les concentrations les plus élevées. Aussi, pour éviter les biais possibles dus à l'étalonnage des capteurs, nous avons donc décidé d'utiliser uniquement les données du capteur MERIS et de se concentrer sur la série chronologique 2002-2011.

Les données environnementales issues de mesures *in situ* sont peu abondantes dans la région et sont souvent discontinues aux échelles temporelles (années, saisons) et spatiales. C'est le cas des données météo comme le vent, dont les données sont importantes pour l'étude de l'upwelling. Il y a peu de stations météo dans la zone d'étude et la qualité des données (ex. calibration, relevés des anémomètres, etc..) limite leur utilisation. C'est pour cela que nous avons privilégié les données satellitaires. Ces dernières présentent aussi un certain nombre de limites qu'il faut prendre en compte. Par exemple, le problème de la couverture nuageuse qui peut réduire la qualité et la disponibilité des données pour certains secteurs et certaines périodes. La zone NW africaine est particulière impactée par les poussières du désert du Sahara. Pour la chlorophylle-*a* le problème a été surmonté grâce aux corrections atmosphériques faites sur les sorties MERIS utilisées dans ce travail.

Par ailleurs, les données satellitaires de la température (SST) et de la concentration en chlorophylle sont des données de surface. Lorsque l'on s'intéresse à relier les variations spatio-temporelles des petits poissons pélagiques avec l'environnement, il faut étudier ce qui se passe dans toute la colonne d'eau (milieu de vie des petits pélagiques) et s'intéresser à la structuration verticale des masses d'eau. Par ailleurs, d'autres paramètres environnementaux comme la teneur en nutriments, en oxygène, la salinité ou encore des données sur le compartiment zooplanctonique (proies des poissons) auraient permis de me mieux analyser l'influence de l'environnement sur la dynamique des petits poissons pélagiques.

Les données acoustiques:

L'utilisation de l'acoustique pour l'évaluation des stocks de petits pélagiques est largement répandue au niveau international. Dans la zone NW africaine, les prospections acoustiques à bord de navires de recherche ont commencé depuis les années 70. Plusieurs bateaux de recherche ont opéré dans la région dans le cadre de programmes communs de recherches.

Nous citons par exemple la Thalassa en 1977, le N/O Dr. Fridtjof Nansen de 1981 à 1992 et les navires russes vers début des années 90s. Seules les données des campagnes scientifiques acoustiques réalisées par le N/O Dr. Fridtjof Nansen entre 1995 et 2006 de façon continues sont exploitables pour notre étude. Ce programme de recherches supervisé sous l'égide de la FAO a permis de prospecter toute la zone NW africaine allant de la Guinée jusqu'au Maroc. Ces dernières années, à partir de 1998, les pays de la sous-région : le Maroc, la Mauritanie et le Sénégal, ont acquis de nouveaux navires de recherche en mesure de mener des prospections d'évaluations acoustiques de routine et des scientifiques locaux ont été formés, avec le soutien de la FAO, pour l'estimation acoustique de l'abondance des petits pélagiques. Toutefois des problèmes d'intercalibration, de suivis réguliers et de périodes de prospections ne nous permettent pas d'utiliser ces données sur l'ensemble de notre zone d'étude et ne peuvent constituer des séries homogènes. En effet, le schéma de prospection, les périodes, les zones et le temps alloué, les équipements d'écho-intégration peuvent être différents d'un pays à un autre.

L'évaluation acoustique des petits pélagiques est rendue délicate par le comportement nycthéméral des agrégations des bancs de poissons. Il est connu que plusieurs espèces de petits pélagiques vivent le jour en bancs et se dispersent la nuit. Or ce comportement peut avoir une incidence sur les résultats d'évaluation des campagnes acoustiques. Dans certains cas, les campagnes ne sont réalisées que de nuit ou que de jour ou alors en dupliquant les parcours jour-nuit.

De 1995 à 2006, le N/O Dr. Fridtjof Nansen a mené des prospections acoustiques chaque année durant les mois d'octobre à décembre dans toute la sous-région NW africaine (10°-35°N). Ces campagnes acoustiques sont réalisées en prospection continue pendant le jour et la nuit. Ce choix résulte d'une optimisation du temps des campagnes acoustiques et d'un souci de couvrir l'ensemble de la zone à une même période. Le fait que beaucoup d'espèces étudiées dans la zone sont des espèces migratrices, il faut aussi éliminer l'effet de ces migrations horizontales pour éviter le double comptage.

La comparaison des données acoustiques de deux espèces, le chinchard et la sardinelle, a montré que l'effet "nycthémère" explique moins de 5% de la variabilité totale (Ould Taleb Sidi, 2005). Une autre étude utilisant les données des campagnes acoustiques du N/O Dr. Fridtjof Nansen a comparé dans la zone mauritanienne la différence entre la densité acoustique estimée pendant le jour et la nuit pour la sardinelle (Braham, 2013). Cette étude montre que les effets années et strates (bathymétrie) sont les plus significatifs, mais que l'effet

jour/nuit est aussi significatif. En effet, il trouve que la densité acoustique est en moyenne plus importante pendant la nuit que le jour particulièrement dans les strates côtières (Figure 15).

Ces différences soulignent que l'intégration du comportement nycthéméral peut améliorer la précision des campagnes acoustiques. Les chalutages de nuit pourraient être plus représentatifs que ceux de jour du fait que le jour l'évitement des bancs constitue une source de biais importants et que les espèces sont mélangées. Lors des campagnes réalisées de 1995 à 2006 avec le N/O Dr. Fridtjof Nansen, sur les 14 712 prospections acoustiques réalisées, 85,7% l'ont été durant la nuit minimisant ainsi les erreurs pouvant être liées aux prospections jour/nuit dans notre étude.

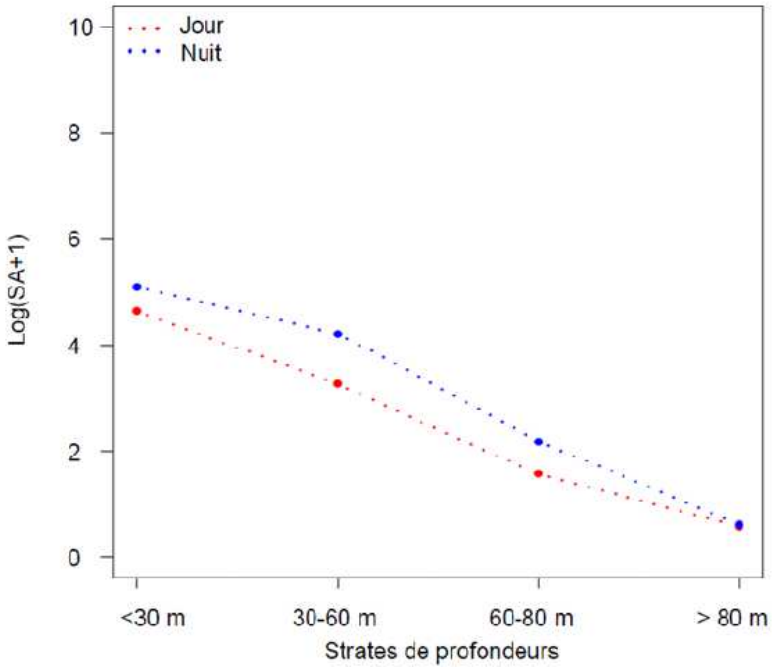


Figure 15. Log de la densité acoustique (SA totale des petits pélagiques) jour et nuit toutes années confondues 1995-2006 (zone mauritanienne) (D'après Braham, 2013).

Les campagnes acoustiques sont utiles pour analyser précisément la distribution spatiale des poissons. Toutefois, il convient de noter que les campagnes ont été menées seulement en automne et ne tiennent pas compte de la variabilité saisonnière des conditions environnementales et des périodes biologiques (reproduction, migration) des espèces de poissons analysées. Les populations de poissons pélagiques au large de l'Afrique de l'Ouest se reproduisent tout au long de l'année, mais avec des pics saisonniers marqués (Roy et al.,

1993). La sardine se reproduit principalement pendant l'hiver en dehors de la saison d'upwelling tandis que la ponte d'anchois à lieu principalement en été, pendant la période de forts upwellings (Belveze et Erzini 1983; Aristegui et al., 2006; Berraho, 2007). Au sud de 22°N, les sardinelles se reproduisent surtout pendant la saison d'upwelling (en hiver et au printemps), avec un pic majeur en mai et juin (Fréon 1988). Les résultats des campagnes acoustiques que nous avons traités correspondent donc à différentes phases biologiques pour les trois espèces et ne peuvent par conséquent être extrapolés à d'autres saisons non prospectées.

Les statistiques des pêches :

Bien que les campagnes scientifiques acoustiques du fait de leurs couvertures spatiales et temporelles fines permettent d'obtenir une bonne représentation de l'abondance et de la distribution spatiale des petits pélagiques, leurs mises en œuvre et les coûts associés ne permettent pas un suivi aux différentes saisons. Malgré un certain nombre de limitations, les données issues des déclarations de la pêche commerciale sont souvent le seul moyen d'estimer l'abondance et la répartition spatiale des poissons à différentes périodes de temps. C'est une pratique très courante que de recourir aux données de captures et d'effort qui sont ainsi l'une des bases fondamentales de l'évaluation des stocks halieutiques au travers des captures par unités d'effort (CPUE). Ces indices sont censés mesurer l'état du stock, dont ils permettent de suivre l'évolution d'abondance au cours des années tout en étant utilisés comme variables d'entrée dans les modèles d'évaluation des stocks.

La CPUE est l'indice d'abondance le plus fréquemment utilisé en halieutique. Pourtant, son emploi est délicat et pose un certain nombre de problèmes le plus souvent liés à non-linéarité de la relation CPUE/abondance du fait de l'hétérogénéité spatiale de la ressource et au comportement de recherche des navires (Hilborn & Walters, 1992).

Dans la zone économique exclusive mauritanienne (ZEE), les données disponibles sur l'activité des bateaux de pêche sont celles qui sont déclarées dans les journaux de pêche. Cette base de données a été beaucoup retravaillée par des experts nationaux et internationaux avant d'être validée et considérer comme une ressource de données fiables. Toutefois les captures réalisées dans cette zone peuvent être influencées par les stratégies déployées par les différentes flottilles opérant dans la zone. En effet, les bateaux pélagiques industriels en activité dans la ZEE mauritanienne n'ont pas la même stratégie de pêches (engins, espèces

cibles, etc.). La flotte industrielle fluctue autour de 50 unités, opérant sous le pavillon de 23 pays différents (Ould Taleb Sidi *et al*., 2012). Cette flotte peut être divisée en deux catégories: les chalutiers de type russe et les chalutiers de type néerlandais. Les chalutiers de type russe ciblent principalement les chinchards et les maquereaux et normalement ils pêchent la sardinelle qu'en tant que prise accessoire. Les chalutiers de type néerlandais constituent les plus grandes unités dans la flotte industrielle en termes de longueur, tonnage et la puissance du moteur (Ould Taleb Sidi *et al.*, 2012). Cette flottille cible les clupéidés (principalement la sardinelle). Par ailleurs, d'autre espèces sont mal représentées dans les bases de données, car elles ne sont pas ciblées comme c'est le cas pour l'anchois. Pour cette dernière espèce, plusieurs indications laissent supposer que la majeure partie des captures déclarées en Mauritanie comme anchois (moyenne de 100 000 tonnes) pourrait en fait être des juvéniles de chinchards transformés en farine et devenant de ce fait non identifiable. Bien que la loi mauritanienne exige que les bateaux remettent en fin de marée un journal de pêche contenant toutes les données relatives à l'activité de pêche pendant une marée donnée à la DSPCM, certaines défaillances persistent comme les fausses déclarations concernant les rejets, les zones de pêche, les captures, les prises accessoires, etc... En Mauritanie, un système de suivi scientifique a été mis en place depuis les années 90 permettant la collecte des données commerciales à bord des flottilles pélagiques caractérisées par leurs hétérogénéités (nationalités différentes, caractéristiques techniques.etc) et une grande mobilité. Chaque enregistrement renseigne sur les captures journalières par espèce ou groupe d'espèces (en kg), l'effort de pêche journalier (en heure de chalutage), le code du navire, sa nationalité et en général ses caractéristiques (puissance motrice, longueur, largeur, jauge, poids des cales), la période (jour, année) et le secteur d'activité. La zone mauritanienne est subdivisée en 80 secteurs ou carrés statistiques de 30 minutes de côté chacun, cette subdivision pourrait générer des erreurs sur les distributions réelles des espèces. Il aurait été préférable de disposer des positions exactes des captures pendant une marrée donnée à partir des données VMS. Par ailleurs, les données de CPUE peuvent au cours des années être affectées par les changements de mode et de niveau d'exploitation et aussi de gestion (réglementation, quotas..). Depuis le milieu des années 1990, les prises de petits pélagiques ont augmenté de manière importante suite à l'entrée dans la zone de pêche de plusieurs flottilles notamment celles de l'Union Européenne. Les captures de petits pélagiques dans la ZEE mauritanienne ont été multipliées par un facteur de 5 entre 1990 et 2010 passant d'environ de 200 000 tonnes à plus d'un million de tonnes (Braham, 2013).

D'une manière générale, l'évaluation de l'abondance des ressources de petits pélagiques à partir des CPUE est critiquée en raison notamment de la grande variabilité de ces ressources et du fait que ces poissons ne sont pas aléatoirement distribués (les petits bancs sont plus nombreux que les grands bancs) (FAO, 1980; Fréon *et al.*, 2005). En outre, ils s'agrègent fréquemment permettant ainsi de maintenir la CPUE stable même lorsque l'abondance décline (Ould Taleb Sidi, 2005). De plus, l'hétérogénéité des activités, la variété des caractéristiques techniques des bateaux et l'évolution de la puissance de pêche dans le temps compliquent davantage l'utilisation de la CPUE en tant qu'indice d'abondance. Un autre problème concernant l'utilisation de la CPUE comme indice d'abondance résulte du fait que les stocks de petits poissons pélagiques du NW de l'Afrique ne sont pas limités aux eaux territoriales d'un seul pays, mais s'étendent dans les eaux territoriales de deux ou plusieurs pays littoraux voisins (stocks communs). Par ailleurs, certains stocks migrent le long de la côte: ils peuvent se trouver dans les eaux côtières d'un pays pendant une partie de l'année, et dans celles de pays voisins pendant le reste de l'année.

Dans le cadre de notre étude, nous avons utilisé les données de captures dans la ZEE mauritanienne dans chaque carré statistique d'un demi-degré minutes de côté sur la période 1998-2011 pour calculer un effort de pêche (CPUE) considéré comme un indice d'abondance. Ce sont les seules données disponibles au moins à l'échelle mensuelle et spatiale qui nous permettent d'analyser les évolutions spatio-temporelles de la sardine et de la sardinelle. Étant donné que ces deux espèces sont les principales espèces ciblées par la pêche artisanale et industrielle et peuvent représenter plus de 90% des captures annuelles de petits pélagiques (Braham *et al*., 2014) et que les captures ne sont pas limitées par des quotas ou stratégies de gestion, nous considérons la CPUE comme un bon proxy de leurs abondances dans la zone d'étude.

La structuration des populations et l'identité des stocks

L'exploitation et la gestion des ressources halieutiques nécessitent une bonne connaissance de la structure des populations et l'identification des stocks (Cadrin *et al*., 2013). Cela est important pour pouvoir estimer les paramètres clés de la dynamique des populations nécessaire aux modèles de gestion. En milieu marin, malgré l'absence de barrières

géographiques à la dispersion, peu d'espèces forment des populations homogènes et isolées, et les populations de poissons sont souvent composées de stocks distincts.

Dans un contexte d'exploitation partagée par plusieurs pays des ressources halieutiques du système d'upwelling NW africain, connaître la structuration spatiale des populations et leurs organisations en stocks est un enjeu crucial pour les pêcheries de cette région. En effet, l'étude de la dynamique de chaque stock, importante pour une meilleure exploitation de la ressource, ne peut pas être réalisée si les stocks ne sont pas clairement circonscrits, c'est-à-dire leurs limites définies par rapport à d'autres stocks de la même espèce (Carvalho & Hauser, 1994). Les connaissances sur la structuration des populations de petits pélagiques le long des côtes NW africaines sont encore fragmentaires. Dans le cadre de cette thèse, nous avons pu grâce à l'analyse de la forme des otolithes étudier la structuration des populations de sardinelles *S. aurita.* Nos résultats montrent que les sardinelles prélevées au nord du Maroc forment un seul groupe qui est clairement isolé de ceux des eaux sénégalo-mauritaniennes, ce qui suggère l'existence d'un stock distinct au nord du Maroc. Nos résultats montrent également qu'une certaine discontinuité existe dans le groupe de sardinelles des eaux sénégalo-mauritaniennes et suggère l'existence d'une fraction sédentaire de *S. aurita* dans le nord de la Mauritanie (banc d'Arguin). Au niveau de la zone nord-ouest africaine, l'existence de deux stocks a souvent été évoquée sans être démontrée: (a) le stock sédentaire saharien (30°- 22° lat. N) et (b) le stock sénégalo-mauritanien (22°-12° lat. N) (Maxime & Maxim, 1988; Garcia, 1982, Chavance *et al*., 1991).

Pour l'anchois, le groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques de la zone NW africaine considère l'existence d'un seul stock pour cette espèce dans la zone d'étude du Maroc au Sénégal (FAO / COPACE, 1994). Toutefois nos données sur la répartition spatiale de l'anchois suggèrent l'existence de 2 stocks l'un entre 27° - 34°N et l'autre entre 19°-24° N. Ces données vont dans le même sens que les résultats de Jemaa et *al*. (2015) qui à partir de l'analyse de la forme des otolithes d'anchois a montré l'existence de deux stocks distincts : une autour du Cap- Blanc (21°N) et l'autre au sud de Casablanca (32°N).
Pour la sardine, le groupe de travail du COPACE FAO considère l'existence de trois stocks de sardines dans la zone nord-ouest africaine (Figure 9), il s'agit des:

- Stock Nord (35°N 45'-32°N)
- Stock Central (32°N-26°N) (Zone A+B)
- Stock Sud (26°N- jusqu'à l'extension sud de l'espèce) (Zone C)

Dans l'étude des relations entre l'abondance des espèces (sardine, anchois et sardinelle) et la variabilité de l'environnement dans toute la zone NW africaine, nous n'avons pas pu raisonner en terme de dynamique des stocks. Cela résulte d'une part du fait que pour la sardinelle, les données acoustiques utilisées ne distinguent pas entre les 2 espèces de sardinelles et d'autre part que la structuration des populations de sardines et d'anchois dans toute la zone reste encore à être précisée avec une étude détaillée de la forme des otolithes. L'analyse de la forme des otolithes est aujourd'hui largement utilisée pour l'identification des stocks de poissons (Cañás *et al*., 2012; Keating *et al*., 2014; Sadighzadeh *et al*., 2014; Vieira *et al*., 2014; Watkinson & Gillis, 2005). Cette méthode a été utilisée avec succès pour étudier la structure des populations de poissons pélagiques (Burke *et al*., 2008; Gonzalez & Zardoya, 2007; Stransky *et al*., 2008; Bacha *et al*., 2014). L'analyse de la forme de l'otolithe des petits poissons pélagiques met généralement en évidence une plus grande structuration de leurs populations comparées aux études génétiques (Bacha *et al*., 2014; Jemaa *et al*., 2015). Les individus qui résident dans des environnements différents sont généralement censés présenter des différences (morphologie, cycles de reproduction, taux de croissance et de mortalité), même s'ils sont génétiquement identiques (Heino, 2013). En général, ces variations sont liées à la plasticité phénotypique en réponse aux conditions environnementales (Cadrin, 2000). Campana & Casselman (1993) ont suggéré que les facteurs environnementaux influencent davantage la forme des otolithes que la génétique. Bien que les différences phénotypiques ne fournissent pas de preuves directes de l'isolement génétique entre les stocks, ils peuvent indiquer la séparation prolongée des poissons dans les différents habitats de l'environnement (Begg *et al*., 1999). Ces stocks locaux et isolés de poissons peuvent présenter des caractéristiques démographiques (croissance, recrutement, reproduction,…) différentes justifiant une évaluation et une gestion distinctes.

6.2. Principaux résultats obtenus dans le cadre de la thèse

Variations spatio-temporelles (saisonnières et interannuelles) des conditions environnementales récentes de la zone NW africaine (10°N-35°N)

Les résultats issus de ce travail ont montré que la zone d'étude est caractérisée par une forte variabilité latitudinale et temporelle des conditions environnementales.

Le long des côtes NW africaines (10°-35°N), nos données nous ont permis d'identifier trois régions avec une saisonnalité et une intensité de l'upwelling bien différencié: une zone avec un upwelling quasi permanent et intense dans la région centrale entre le Cap Blanc (20°N) et le sud des îles Canaris (25°N) et deux autres zones d'upwellings saisonniers de faible intensité dans le Nord (26°-35°N) et de forte intensité dans le Sud (10°-19°N). Ces résultats corroborent ceux précédemment décrit pour d'autres périodes de temps ou avec d'autres méthodes de calcul de l'upwelling (Cropper *et al*., 2014; Benazzouz *et al*., 2014, 2015). Cependant, nous avons constaté que la zone d'upwelling quasi permanente intense était plus étroite en latitude que celle décrite précédemment. Dans cette région, les forts upwellings et leur persistance annuelle se situent principalement entre 20°-22° N. Cette zone est caractérisée par une forte intensité de l'upwelling qui varie de 60 à 150 $m^3.s^{-1}.100$ m.

La variation latitudinale de la SST était importante dans l'ensemble de la zone étudiée (différence moyenne de 6° C) avec une décroissance du Sud (24°C) au Nord (18°C). La variabilité saisonnière de la SST est forte particulièrement au sud de la latitude 20° N. Dans cette région, l'amplitude du cycle saisonnier atteint 8,8°C. Entre 20° et 26° N, la faible amplitude du cycle saisonnier de la SST reflète la persistance annuelle de l'upwelling (Roy & Cury, 2003). Dans la zone d'étude, les variations latitudinales et saisonnières de la température dépendent de la saisonnalité des échanges de chaleur avec l'atmosphère, et de l'intensité de l'upwelling qui varie lui-même de façon saisonnière (Benazzouz *et al*., 2014).

Une forte variabilité latitudinale et saisonnière de la concentration en Chl *a* a été observée. Entre 10° N et 24° N, les concentrations de Chl *a* sont les plus élevés (concentrations moyennes annuelles de 2,86 $mg.m^{-3}$) avec des variations saisonnières marquées. Au nord de la latitude 32° N, la concentration de Chl *a* est faible (concentrations moyennes annuelles <0,5 $mg.m^{-3}$) avec des variations saisonnières peu marquées. Cette variabilité est le résultat de l'activité de l'upwelling mais aussi de la disponibilité en nutriments nécessaires au développement du plancton (Patti *et al*., 2008; Ohde & Siegel, 2010; Lathuilière *et al*., 2008). Une augmentation du nord au sud des concentrations en éléments nutritifs a été observée le long des côtes NW africaines (Aristegui *et al*., 2005). Outre les concentrations de nutriments, la productivité dépend aussi de l'efficacité du piégeage des nutriments près de la côte (Aristegui *et al*., 2009). Le système d'upwelling des Canaries est connu pour être le plus spatialement et saisonnièrement variables en terme de production primaire (Carr & Kearns, 2003; Lachkar & Gruber, 2011; présente étude).

Comme la zone étudiée se caractérise par une forte variation latitudinale des paramètres de l'environnement, nous avons analysé leurs variations temporelles séparément dans les trois zones d'upwelling identifiées.

La majeure partie de la variabilité des paramètres environnementaux étudiés est due à la saisonnalité (>60%). Au cours de la période d'étude, nous avons noté une tendance significative au réchauffement allant de 0,01 °C à 0,04 °C.an^{-1} et un renforcement général de l'upwelling, mais une tendance à la baisse de la concentration en Chl *a* dans l'ensemble de la zone étudiée.

Une tendance au réchauffement du même ordre de grandeur allant de 0,1° C à 0,65°C. décennie^{-1} a déjà été enregistrée à plus grande échelle et sur de plus longues séries chronologiques (1982 à 2011) (Santos *et al*., 2012; Benazzouz *et al*., 2015). Nos résultats confirment donc la tendance au réchauffement du système d'upwelling des Canaries depuis au moins le début des années 80.

Concernant le renforcement de l'intensité de l'upwelling dans la zone NW africaine, les résultats de différentes études sont contradictoires. Par exemple, plusieurs études ont montré l'absence d'augmentation de l'intensité de l'upwelling (Barton *et al*., 2013; Cropper *et al*., 2014; Varela *et al*., 2015) alors que d'autres études montrent une tendance à la baisse (Gómez-Gesteira *et al*., 2008; Pardo *et al*., 2011) ou à l'augmentation de l'intensité de l'upwelling (Narayan *et al*., 2010; Marcello *et al*., 2011; Santos *et al*., 2012; Benazzouz *et al*., 2015). Ces résultats controversés de la tendance de l'upwelling sont attribués à la longueur de la série chronologique analysée, à la zone d'étude sélectionnée, et à la saison évaluée dans l'analyse (Varela *et al*., 2015).

La tendance à la baisse de la concentration en Chl *a* observé dans l'ensemble de la zone étudiée confirme ce qui avait déjà été observé précédemment (Arístegui *et al*., 2009; Demarcq, 2009) et correspond au schéma global observé à plus grande échelle spatiale (Martinez *et al*., 2009; Vantrepotte & Mélin, 2009; Gregg & Rousseaux, 2014).

Peu d'études se sont intéressées à l'évolution temporelle de la productivité primaire et à la phénologie du bloom de plancton. Nous avons montré l'existence d'un gradient latitudinal sud-nord de la phénologie du bloom de phytoplancton (période, durée et l'ampleur du bloom). Cependant, il n'y a pas de tendances interannuelles significatives de la phénologie du bloom

phytoplanctonique ni de corrélations ou tendances avec les paramètres physiques de l'environnement étudiés (SST, indice d'upwelling, vent).

Une relation linéaire négative forte a été mise en évidence dans les trois zones d'upwelling identifiées entre la concentration en Chl *a* et la SST, mais pas avec l'intensité de l'upwelling et le vent. En raison du réchauffement observé dans la zone NW africaine (Demarcq, 2009; Benazzouz *et al*., 2015, présente étude), la corrélation négative entre la concentration en Chl *a* et la SST pourrait s'expliquer par une augmentation de la stratification des masses d'eau limitant ainsi la remonté des éléments nutritifs en raison du réchauffement des eaux de surface. Conformément à cela, notre étude suggère que le réchauffement climatique tel que prédit par le GIEC (https://www.ipcc.ch/) pourrait réduire l'ampleur des blooms de phytoplancton de l'écosystème d'upwelling des Canaries comme cela a été précédemment suggéré pour d'autres régions subtropicales (Behrenfeld *et al*., 2006; Henson *et al*., 2009; Schmoker & Hernández-León, 2013).

Notre étude sur la phénologie du bloom de phytoplancton a montré sa relative stabilité interannuelle en dépit d'une tendance au réchauffement, suggérant ainsi que la production primaire n'est probablement pas le principal facteur environnemental contrôlant la variabilité du recrutement des poissons dans la région (coïncidence des larves avec le bloom de plancton). Toutefois la diminution de la concentration en Chl *a* qui semble liée au réchauffement des eaux pourrait modifier le fonctionnement de l'écosystème. Cette variabilité de la concentration en Chl *a* et ses effets sur la productivité halieutique sont encore mal documentés, mais il a été montré que la productivité primaire régionale contrôle en partie les niveaux d'abondances des stocks exploités (Chassot *et al*., 2010).

Influence de l'environnement sur l'évolution spatio-temporelle des populations de petits poissons pélagiques

Les relations entre les abondances d'anchois, sardines et sardinelles avec les paramètres environnementaux dans la zone nord-ouest africaine, ont été étudiées à l'aide de modèles additifs généralisés (GAM). Les modèles additifs généralisés sont des généralisations non paramétriques des régressions linéaires multiples (Hastie & Tibshirani, 1990). Ces modèles sont de plus en plus fréquemment utilisés en halieutiques. Ils sont devenus des outils standards pour évaluer les forçages ou effets non linéaires des variables environnementales

sur la dynamique des populations de poissons (Peltonen *et al*., 2007; Santos *et al*., 2013; San Martin *et al*., 2013).

Le système d'upwelling nord-ouest africain au large du Maroc, de la Mauritanie, de la Gambie et du Sénégal est dominé en terme de ressources halieutiques par les petits poissons pélagiques. Le groupe de travail de la FAO (COPACE, 2016) a conclu que la plupart des espèces de petits pélagiques de la sous-région sont pleinement exploitées ou surexploitées. La dynamique des populations des petits pélagiques de cette région est la moins bien étudiée des systèmes d'upwelling (Californie, Benguela et Humboldt).

Nous nous sommes intéressés dans un premier temps aux facteurs de l'environnement qui contrôlent ou influent sur la répartition spatiale et l'évolution des abondances de trois espèces de petits pélagiques (anchois, sardine et sardinelle) dans toute la zone NW africaine (10°-35°N). Nous avons pour cela utilisé les données issues de l'imagerie satellitaire et les données des campagnes scientifiques acoustiques. Les énergies acoustiques (SA) ont été considérées comme proxy des indices d'abondances des petits pélagiques. L'abondance des espèces a été utilisée comme variable de réponse et les facteurs environnementaux (température de surface (SST), indice d'upwelling, turbulence, indice de rétention, concentration de chlorophylle-a), spatiaux (latitudes, longitudes, profondeurs) et temporels (années) comme variables explicatives.

Durant la période d'étude (octobre-novembre de 1995-2006), la sardine présente la plus forte biomasse suivie de la sardinelle et de l'anchois. Contrairement aux autres écosystèmes d'upwelling (Californie, Humboldt, Benguela), l'écosystème du courant des Canaries n'est pas dominé par une paire d'espèces Sardinops / Engraulis (Alheit *et al*., 2009). Au lieu de cela, il se caractérise par le couple sardines/sardinelles. L'anchois, bien que présent dans cet écosystème, ne joue pas un rôle aussi important que dans les autres systèmes d'upwelling.

L'anchois et la sardine sont principalement présents entre 20°- 34° N alors que la sardinelle n'est présente que dans la partie sud de la zone d'étude au sud du Cap Blanc (21° N) jusqu'au Sénégal (11° N). La zone intermédiaire autour du cap Blanc apparaît comme une zone de transition dans laquelle les trois espèces existent en fonction des conditions environnementales. Cette répartition spatiale semble dépendre des préférences thermiques des espèces.

Des études antérieures ont mis en évidence des changements d'abondance et des limites de distribution d'un certain nombre d'espèces de poissons en relation avec les changements environnementaux tels que le refroidissement ou le réchauffement des eaux (Binet *et al*., 1998; Kifani, 1998; Ter Hofstede *et al*., 2007; Zeeberg *et al*., 2008; Houssa *et al*., 2013; Braham *et al*., 2014). Cependant, au lieu de changements de régime comme observés dans d'autres écosystèmes d'upwelling, le système d'upwelling NW africain semble être régi par des changements de limites de distribution des petits pélagiques déplaçant les centres de gravité des populations (Binet *et al*., 1998; Zeeberg *et al*., 2008). Nous avons mis en évidence des variations interannuelles de la position du centre de gravité de la distribution des 3 espèces, avec des déplacements plus ou moins importants soit vers le nord soit vers le sud selon les années et selon les espèces. Nos résultats confirment l'absence de shifts latitudinaux entre la sardine et la sardinelle. La biomasse et la distribution latitudinale des sardinelles ont montré de faibles fluctuations et pas de relations avec les évolutions de la sardine. Par contre, bien que la série temporelle analysée soit courte (11 ans), nous avons pu mettre en évidence pour la première fois dans le système d'upwelling NW africain un shift d'abondance entre l'anchois et la sardine. L'anchois a montré une période de fortes biomasses (1998-2000) suivie d'une période de faibles biomasses (2001 à 2006). Une tendance inverse a été observée pour la sardine avec de faibles biomasses de 1997 à 2000 et des biomasses plus élevées de 2001 à 2005.

L'anchois est une des espèces les moins bien étudié dans la zone NW africaine en raison de sa faible abondance (<1% des captures pélagiques). C'est une espèce non ciblée par les activités de pêche et les statistiques de pêche utilisées dans les études antérieures ne reflètent pas sa biomasse et sa distribution. Cela explique certainement l'absence de description de shifts entre anchois/sardines dans la zone NW africaine comme cela a pu être décrit dans d'autres écosystèmes d'upwellings (Chavez *et al.*, 2003; Takasuka *et al.*, 2008; Lindegren *et al.*, 2013). L'utilisation des données acoustiques permet d'avoir une meilleure connaissance de l'abondance et de la distribution spatiale de l'anchois. Ainsi, au cours de la période d'étude, nous avons montré que la biomasse des populations d'anchois et de sardine se caractérise par une alternance d'abondance. Quand une espèce est abondante l'autre à une biomasse plutôt faible. Cependant, ces changements de biomasses ne sont pas accompagnés par des expansions et contractions de leurs zones de distribution comme cela a généralement été observé dans d'autres écosystèmes d'upwelling (Barange *et al*., 2009; Alheit *et al*., 2009).

Ces alternances d'abondances entre l'anchois et la sardine ne semblent pas être un artefact lié à la saison d'étude (automne) puisque nous avons pu montrer également que ce shift se retrouve dans les données des campagnes d'échantillonnages acoustiques scientifiques réalisées entre le Maroc et la Mauritanie au cours de l'été (juin-août) de 1994 à 2006 par les navires russes« ATLANTIDA » et l'AtlantNIRO. Bien que limitées à une courte période de temps (≈10 ans), les deux séries de campagnes acoustiques effectuées à différentes saisons (été et automne) confirment l'existence de ces alternances ou shifts d'abondances entre l'anchois et la sardine.

Parmi les paramètres environnementaux étudiés, la température est le principal paramètre expliquant les variations spatio-temporelles d'abondances de l'anchois et de la sardine. L'anchois supporte des eaux plus chaudes que les sardines. Dans d'autres écosystèmes d'upwelling, les variations de température sont souvent considérées comme la principale cause du changement de régime entre l'anchois et la sardine; les périodes de faibles températures favorisant la sardine alors que les périodes de réchauffement favorisent l'anchois (Takasuka *et al*., 2008). Dans notre étude, nous n'avons pas trouvé de relation entre la température et les périodes d'alternances d'abondances de la sardine et de l'anchois. Cela peut résulter du fait de la période d'étude relativement courte mais aussi au fait que l'on a étudié que la période automnale.

Une hypothèse alternative pour expliquer les shifts entre sardine et anchois concerne les relations trophiques entre les deux espèces et avec les ressources trophiques (plancton) (Van der Lingen *et al*., 2006). Durant la période d'étude, nous ne disposons pas d'informations sur les relations trophiques entre les deux espèces et sur la disponibilité de leurs proies. Cet aspect mériterait d'être étudié dans le futur.

Les résultats des GAMs indiquent que parmi les paramètres environnementaux étudiés, la température est le paramètre principal expliquant les variations spatio-temporelles de l'abondance des 3 espèces. L'abondance de la sardine augmente avec l'intensité de l'upwelling alors que celles de l'anchois et de la sardinelle sont associées à un faible indice d'upwelling. Les résultats de notre étude suggèrent que les variations spatio-temporelles de l'abondance de l'anchois et de la sardinelle le long des côtes NW africaines sont davantage contrôlées par le gradient thermique que par la productivité biologique, alors que la sardine semble être plus contrôlée par une fenêtre environnementale optimale d'intensité d'upwelling et de température “optimal upwelling and temperature windows".

Après avoir étudié les relations entre environnement et petits poissons pélagiques dans l'ensemble de la zone (10°-35°N), nous avons focalisé notre étude sur la ZEE mauritanienne en utilisant les données de captures mensuelles sur la période 1998-2011. Nous nous sommes intéressés uniquement à la sardine et la sardinelle, car comme indiqué précédemment l'anchois n'est pas une espèce cible et les données de captures sont souvent mal renseignées. De plus l'espèce est peu abondante en Mauritanie.

Les deux espèces ont montré des variations saisonnières d'abondances marquées et inverses qui correspondent à leurs principales périodes de reproduction et aussi aux saisons hydrologiques au large des eaux mauritaniennes. La sardine préfère les eaux plus froides et semble occuper la partie nord des eaux mauritaniennes dès que la sardinelle a quitté cette zone en raison des températures plus basses. Contrairement à la sardinelle, la sardine a montré une augmentation progressive de son abondance entre 2001 et 2011 avec une extension progressive vers le sud (jusqu'à 17°N) entre 2002-2009.

Contrairement à la sardine, la sardinelle est une espèce thermophile particulièrement fréquente dans les eaux chaudes (environ 24° C). La répartition de l'espèce est tropicale et subtropicale souvent associée avec les principaux systèmes d'upwelling (Froese et Pauly, 2003). C'est une espèce sténotherme et sténohaline et sa migration et son abondance dans la plupart des régions du monde sont contrôlés principalement par la température de l'eau (Binet, 1982; Zeeberg *et al*., 2008).

Dans le modèle global développé, les facteurs mois, années et latitudes expliquent l'essentiel de la variabilité de l'abondance et de la distribution spatiale des deux espèces. Ces fortes variations saisonnières et interannuelles sont dues au fait que les deux espèces migrent de façon saisonnière et qu'elles sont caractérisées par des changements à grande échelle de leurs distributions le long de la côte NW africaine (Binet *et al*., 1998; Kifani, 1998; Zeeberg *et al*., 2008).

Le modèle océanographique utilisé a révélé qu'une forte proportion de la variabilité des captures pour les deux espèces pourrait être expliquée par les variables environnementales. Les principaux paramètres environnementaux expliquant la variabilité sont la SST et l'indice d'upwelling pour les sardinelles et, pour la sardine la concentration en Chl-a, l'indice d'upwelling et la SST (par ordre décroissant). Les variations spatio-temporelles de la sardinelle au large de la Mauritanie semblent être plus contrôlées par un gradient thermique que par un gradient de productivité (Chl-*a*), probablement du fait des contraintes physiologiques (tolérances thermiques) de la sardinelle, alors que l'abondance et la

distribution de la sardine semblent être plus contrôlées par une fenêtre «optimale d'intensité d'upwelling et de température". Dans le modèle GAM, la concentration en Chl *a* et l'intensité de l'upwelling expliquent plus de 32% de la variance totale de la sardine contre seulement 10% pour la sardinelle. Les résultats obtenus pour la ZEE mauritanienne vont dans le même sens que ceux que l'on a obtenus précédemment dans toute la zone d'étude et à une seule saison (automne).

Le régime alimentaire de la sardinelle est composé principalement de zooplancton suivi par du phytoplancton et de petites quantités de détritus (Fréon, 1988; Tsikliras *et al*., 2005; Gushchin & Corten, 2015). Cette espèce est donc moins dépendante directement du phytoplancton et donc des variations de l'upwelling contrairement à la sardine. Les sardines consomment plus de phytoplancton que les anchois et donc se nourrissent à un niveau trophique inférieur (Chouvelon *et al*., 2014). Ces différences de régime alimentaire sont en partie dues à des appendices morphologiques différents, les sardines ayant des branchio-spines plus fines et plus resserrées que l'anchois, leur permettant ainsi de retenir des proies plus petites. Les périodes de fortes activités de l'upwelling, et donc d'augmentation de la productivité primaire, favorisent les espèces avec un type d'alimentation de type «filter-feeding» qui filtrent les petites particules et qui se nourrissent principalement de phytoplancton comme la sardine (Binet *et al.*, 1998; Garrido *et al.*, 2008).

Enfin, au vu de l'importance de la sardinelle ronde dans la zone NW africaine, et comme c'est une espèce qui effectue des migrations saisonnières entre le Sénégal et le sud du Maroc, mais que ces migrations sont encore mal connues (Boëly & Fréon, 1979; Corten, 2012), sa gestion reste complexe. Une question importante qui continue d'interpeller les scientifiques et les gestionnaires des pêches, est de savoir s'il existe un ou plusieurs stocks de sardinelle ronde le long des côtes NW africaines. Notre étude indique que l'analyse de la forme des otolithes est un outil efficace pour discriminer les stocks de sardinelle ronde tant à l'échelle locale qu'à grande échelle spatiale. Cette analyse a montré une nette différence entre les deux populations de sardinelle de Méditerranée et d'Atlantique. Le long des côtes NW africaines, les échantillons prélevés au nord du Maroc forment un seul groupe qui est clairement isolé de ceux des eaux sénégalo-mauritaniennes, ce qui suggère l'existence d'un stock distinct au nord du Maroc. Comme suggéré pour la sardine (Chlaida *et al*., 2009; Jemâa *et al*., 2015b) et l'anchois (Jemâa *et al*., 2015a) dans cette région, les causes de l'isolement des sardinelles du

nord du Maroc (Casablanca) peuvent être liées à des barrières océanographiques (e.g. des gyres) ou à la présence de plusieurs émergences d'upwelling dans le sud du Maroc (Mittelstaedt, 1991). Dans le groupe C, une certaine discontinuité existe et suggère l'existence d'une fraction sédentaire de *S. aurita* dans le nord de la Mauritanie (banc d'Arguin). Le large plateau continental dans le nord de la Mauritanie au large du banc d'Arguin peut avoir contribué à l'isolement de la population et l'existence d'une fraction sédentaire du stock dans ce secteur. Les faibles profondeurs associées à la grande largeur du plateau peuvent générer des structures de cellules d'upwelling qui favorisent la rétention côtière (Estrade et al., 2008; Mbaye *et al*., 2015).

En matière de gestion de la pêche, nos résultats ne confortent pas la politique de gestion actuelle de *S. aurita* au large de la côte NW africaine, qui considère un stock unique dans l'ensemble de la sous-région (FAO, 2001; 2015).

6.3. Perspectives :

Les résultats obtenus au cours de cette thèse ont complété et apporté de nouvelles connaissances sur l'environnement marin de l'upwelling des Canaries le long de la côte Nord-Ouest de l'Afrique et son influence sur les principales espèces de petits poissons pélagiques. Comme discuté précédemment, nous sommes conscients des limites des approches et des résultats obtenus. Parmi les perspectives envisagées pour compléter et améliorer notre connaissance sur les relations entre environnement et petits poissons pélagiques de l'upwelling des Canaries le long de la côte NW de l'Afrique, il serait intéressant de:

- Elargir l'étude de la variation saisonnière et interannuelle de l'environnement à d'autres paramètres environnementaux (comme la salinité, la concentration en oxygène, le zooplancton) mesurés *in situ* lors de campagnes scientifiques telles que les campagnes acoustiques qui se déroulent dans la zone. Il serait aussi intéressant d'intégrer les indices climatiques qui n'ont pas été abordés dans cette étude: l'oscillation nord-atlantique (NAO), l'Oscillation Multi-décennale de l'Atlantique (AMO), ENSO (El Nino Southern Oscillation). Il faudrait pour cela disposer de séries chronologiques plus longues.

- Développer des séries à long terme en améliorant la calibration des données satellitaires notamment pour les données de chlorophylle. De même, de nombreuses campagnes

acoustiques ont été réalisées dans la région et de nouvelles se mettent en place. Il faudrait retravailler toutes ces données et apporter les corrections et intercalibrations nécessaires afin de disposer de plus longues séries sur l'abondance des petits pélagiques.

- Étudier l'effet nuit et jour sur l'abondance et la distribution spatiotemporelle des différentes espèces de petits poissons pélagiques dans la zone d'étude afin d'apporter les corrections nécessaires. De même, il serait utile de développer l'équation de l'index de réflexion (TS) propre aux espèces de la sous région, qui convertit l'énergie acoustique en biomasse. Pour les sardinelles, il faudrait aussi arriver à séparer les deux espèces (*S. aurita* et *S. maderensis*) pour analyser plus finement la dynamique de chacune des espèces.

- Dans cette étude, nous avons utilisé les abondances des poissons adultes. Or il est connu que la variabilité du recrutement des petits poissons pélagiques est forte. C'est pourquoi il faudrait envisager des campagnes scientifiques pour évaluer le recrutement et ainsi étudier la variabilité de recrutement en relation avec le changement de l'environnement. L'étude des premiers stades de vie est également importante pour comprendre la variabilité du recrutement. Des études sur l'ichtyoplancton (croissance, nutrition, indice de condition, survie) permettraient de mieux comprendre comment l'environnement affecte ces espèces.

- Nous nous sommes intéressés dans notre étude à trois espèces (anchois, sardine et sardinelles). D'autres espèces de petits pélagiques sont également importantes en terme d'abondance, de pêche et de rôle dans l'écosystème de l'upwelling des Canaries. C'est le cas du chinchard, du maquereau et de l'ethmalose.

- Étudier le changement de régime entre les espèces dans cette zone en cherchant à comprendre les facteurs qui le contrôle. Il est particulièrement important de vérifier sur de plus longues séries temporelles l'alternance observée entre l'anchois et la sardine. Pour cela, il est nécessaire de mieux comprendre les relations trophiques entre espèces et les relations entre les espèces et leur environnement trophique.

- Connaître la structuration spatiale des populations et leurs organisations en stocks est un enjeu crucial pour les pêcheries de cette région mais aussi pour pouvoir analyser plus finement les évolutions de chaque stock en relation avec l'environnement. L'analyse de la forme des otolithes est aujourd'hui largement utilisée pour l'identification des stocks de

poissons même chez les petits poissons pélagiques. Cette méthode met souvent en évidence l'existence de stocks là où les études génétiques montrent une faible différenciation génétique. Cela est particulièrement vrai chez les espèces pélagiques, parce que de faibles niveaux de flux de gènes entre les stocks, négligeable du point de vue de la gestion des ressources, peuvent être suffisants pour assurer l'homogénéité génétique (Waples, 1998; Begg *et al*., 1999; Kasapidis, 2014).

L'analyse de la forme des otolithes, qui peut-être couplée avec l'analyse de la microchimie des otolithes, pourrait s'appliquer aux principales espèces de petits pélagiques du système d'upwelling nord-ouest africain.

Bibliographie générale :

Agüera, A.&Brophy, D. (2011). Use of saggital otolith shape analysis to discriminate Northeast Atlantic andWestern Mediterranean stocks of Atlantic saury, Scomberesox saurus saurus (Walbaum). Fisheries Research 110, 465-471. doi: 10.1016/j.fishres.2011.1006.1003

Alheit, J. and Hagen, E. (1997). Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. Fisheries Oceanography 6, 130-139.

Alheit, J., Roy, C. and Kifani, S. (2009). Decadal-scale variability in populations. Climate Change and Small Pelagic Fish, 285-299.

Álvarez-Salgado, X. A. (2007). Contribution of upwelling filaments to offshore carbon export in the subtropical Northeast Atlantic Ocean. Limnology and Oceanography 52, 1287-1292.

Amenzoui, K. (2010). Variabilité des caractéristiques biologiques de la sardine, Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) exploitée au niveau des zones de Safi, Agadir et Laâyoune (Côtes atlantiques marocaines). Thèse Doc. Univ. Mohamed V, 339 p.

Amenzoui, K., Ferhan-Tachinante, F., Yahyaoui, A., Kifani, S. and Mesfioui, A. H. (2006). Analysis of the cycle of reproduction of Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) off the Moroccan Atlantic coast. Comptes rendus biologies 329, 892-901.

Antoine, D., Morel, A., Gordon, H. R., Banzon, V. F., Evans, R. H. (2005). Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long?term trends. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012), 110.

Aristegui, J., Alvarez-Salgado, X., Barton, E., Figueiras, F., Hernández-León, S., Roy, C., Santos, A. (2004). Oceanography and fisheries of the Canary Current/Iberian Region of the eastern North Atlantic, Chapter 23 in The Sea, The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses, 14, AR Robinson and KH Brink, eds. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Aristegui, J., Alvarez-Salgado, X. A., Barton, E. D., Figueiras, F. G., Hernandez-Leon, S., Roy, C., and Santos, A. (2005). Oceanography and fisheries of the canary current/iberian region of the eastern north atlantic (18a, E).

Arístegui, J., Alvarez-Salgado, X. A., Barton, E. D., Figueiras, F. G., Hernandez-León, S., Roy, C., and Santos, A. (2006). Oceanography and fisheries of the Canary

Current/Iberian region of the Eastern North Atlantic (18a, E). The global coastal ocean: Interdisciplinary regional studies and syntheses, 14: 879.

Arístegui, J., Barton, E. D., Álvarez-Salgado, X. A., Santos, A. M. P., Figueiras, F. G., Kifani, S., Hernández-León, S., et al. (2009). Sub-regional ecosystem variability in the Canary Current upwelling. Progress in Oceanography 83, 33-48.

Asch, R. G. and Checkley, D. M. (2013). Dynamic height: A key variable for identifying the spawning habitat of small pelagic fishes. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 71, 79-91.

Atarhouch, T., Rami, M., Naciri, M., and Dakkak, A. (2006). Genetic population structure of sardine (Sardina pilchardus) off Morocco detected with intron polymorphism (EPIC-PCR). Marine Biology, 150: 521-528.

Atlas, R., Hoffman, R. N., Ardizzone, J., Leidner, S. M., Jusem, J. C., Smith, D. K. and Gombos, D. (2011). A cross-calibrated, multiplatform ocean surface wind velocity product for meteorological and oceanographic applications. Bulletin of the American Meteorological Society 92, 157-174.

Ba, I. S. (1988). Biologie et dynamique des populations d'Anchois (Engraulis encrasicolus) des côtes mauritaniennes. Thèse Doc Universite de Bretagne Occidentale,139p.

Bacha, M., Jemaa, S., Hamitouche, A., Rabhi, K. & Amara, R. (2014). Population structure of the European anchovy, Engraulis encrasicolus, in the SW Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean: evidence from otolith shape analysis. ICES Journal of Marine Science 71, 2429-2435. doi: 10.1093/icesjms/fsu2097

Bacha, M., Jeyid, A., Jaafour, S., Yahyaoui, A., Diop, M., and Amara, R. (2016). Insights on stock structure of round sardinella Sardinella aurita off north?west Africa based on otolith shape analysis. Journal of Fish Biology.

Bacha, M., Jeyid, A., Vantrepotte, V., Dessailly, D., and Amara, R. Under press. Environmental effects on spatio-temporal patterns of abundance and distribution of Sardina pilchardus and sardinella off the Mauritanian coast (North-West Africa). Fisheries Oceanography.

Baibai, T., Oukhattar, L., Quinteiro, J. V., Mesfioui, A. & Rey-Mendez, M. (2012). First global approach: morphological and biological variability in a genetically homogeneous population of the European pilchard, Sardina pilchardus (Walbaum, 1792) in the North Atlantic coast. Reviews in Fish Biology and Fisheries 22, 63-80. doi: 10.1007/s11160- 11011-19223-11169

Bakun, A. (2005). Regime shifts. The sea 13, 971-1018.

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. (1990). Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. Science 247, 198-201.

Bakun, A. (1996). Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant College System, University of California Sea Grant, California, USA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biologicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico. 323 pp.

Bakun, A. (2006). Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: Navigating the "predator pit" topographies. Progress in Oceanography 68(2–4): 271–288. doi:10.1016/j.pocean.2006.02.004

Barange, M., Hampton, I., and Roel, B. (1999). Trends in the abundance and distribution of anchovy and sardine on the South African continental shelf in the 1990s, deduced from acoustic surveys. South African Journal of Marine Science, 21: 367-391.

Barange, M., Bernal, M., Cercole, M.C., Cubillos, L., Cunningham, C.L., Daskalov, G.M., De Oliveira, J.A.A., Dickey-Collas, M., Hill, K., Jacobson, L., Køster, F.W., Masse, J., Nishida, H., N˜ iquen, M., Oozeki, Y., Palomera, I., Saccardo, S.A., Santojanni, A., Serra, R., Somarakis, S., Stratoudakis, Y., van der Lingen, C.D., Uriarte, A., Yatsu, A., (2009). Current trends in the assessment and management of small pelagic fish stocks. In: Checkley, D., Roy, C., Oozeki, Y., Alheit, J. (Eds.), Climate Change and Small Pelagic Fish Stocks. Cambridge University Press, New York.

Barkova N.A., Domanevsky L.N., (1976). Some peculiariaties of sardine (Sardina pilchardus) distribution and spawning along the Northwest Africa. ICES. C.M. 1976/J: 6 Pelagic fish (Southern) Committiee.-15p.

Barton, E. D., Field, D., Roy, C. (2013). Canary current upwelling: More or less? Progress in Oceanography 116, 167-178.

Barton, E., Aristegui, J., Tett, P., Cantón, M., Garc?a-Braun, J., Hernández-León, S., Nykjaer, L., et al. (1998). The transition zone of the Canary Current upwelling region. Progress in Oceanography, 41: 455-504.

Beaulieu, C., Chen, J., Sarmiento, J. L. (2012). Change-point analysis as a tool to detect abrupt climate variations. Philosophical Transactions of the Royal Society of London A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences 370, 1228-1249.

Begg, G. A.&Waldman, J. R. (1999). An holistic approach to fish stock identification. Fisheries Research 43, 35-44. doi: 10.1016/S0165-7836(1099)00065-X

Behrenfeld, M. J., O'Malley, R. T., Siegel, D. A., McClain, C. R., Sarmiento, J. L., Feldman, G. C., Milligan, A. J., et al. (2006). Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. Nature 444, 752-755.

Belhabib, D., Campredon, P., Lazar, N., Sumaila, U. R., Baye, B. C., Kane, E. A., and Pauly, D. (2016). Best for pleasure, not for business: evaluating recreational marine fisheries in West Africa using unconventional sources of data. Palgrave Communications, 2.

Bellido, J. M., Brown, A. M., Valavanis, V. D., Giráldez, A., Pierce, G. J., Iglesias, M., and Palialexis, A. (2008). Identifying essential fish habitat for small pelagic species in Spanish Mediterranean waters. Hydrobiologia, 612: 171-184.

Bellido, J., Pierce, G., and Wang, J. (2001). Modelling intra-annual variation in abundance of squid Loligo forbesi in Scottish waters using generalised additive models. Fisheries Research, 52: 23-39.

Belveze, H., and Erzini, K. (1983). The influence of hydroclimatic factors on the availability of the sardine (Sardina pilchardus Walbaum) in the Moroccan Atlantic fishery. FAO Fisheries Report (FAO). no. 291.

Benazzouz et al (2015) , Recent changes and trends of the upwelling intensity in the canary current large marine ecosystem Chap 6, In Valdés, L. and Déniz-González, I. (eds). 2015. Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem. IOC UNESCO, Paris. IOC Technical Series, No. 115: 383 pp.

Benazzouz, A., Mordane, S., Orbi, A., Chagdali, M., Hilmi, K., Atillah, A., Lluís Pelegrí, J., et al. (2014). An improved coastal upwelling index from sea surface temperature using satellite-based approach-The case of the Canary Current upwelling system. Continental Shelf Research, 81: 38-54.

Ben-Tuvia, A. (1960). Synopsis on the systematics and biology of Sardinella maderensis (L). In Proceedings of the World Scientific Meeting on the Biology of Sardines and Related Species Vol. II (Rosa, H. Jr. & Murphy, G., eds), pp. 497-519. Rome: FAO.

Berraho, A. (2007). Relations spatialisées entre milieu et ichtyolancton des petits pélagiques de la côte Atlantique marocaine (Zones centrale sud).

Bez, N., Braham, C.-B. and Jech, J. M. (2014). Indicator variables for a robust estimation of an acoustic index of abundance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 71, 709-718.

Binet, D. (1982). Influence des variations climatiques sur la pêcherie des Sardinella aurita ivoiro-ghanéennes: relation sécheresse-surpêche. Oceanologica Acta 5, 443-452.

Binet, D. (1983). Zooplancton des régions cotières à upwellings saisonniers du golfe de guinée. Oceanogr. Trop, 18(2) :357-380.

Binet, D. (1988). Rôle possible d'une intensification des alizés sur le changement de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. Aquatic living resources 1, 115-132.

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. (1997). Climate and pelagic fisheries in the Canary and Guinea currents 1964-1993: The role of trade winds and the southern oscillation. Oceanolica Acta 20, 177-190.

Binet, D., Gobert, B. and Maloueki, L. (2001). El Niño-like warm events in the Eastern Atlantic (6 N, 20 S) and fish availability from Congo to Angola (1964-1999). Aquatic living resources 14, 99-113.

Binet, D., Samb, B., Sidi, M., Levenez, J. and Servain, J. (1998). Sardine and other pelagic fisheries changes associated with multi-year trade wind increases in the southern Canary Current. Global versus local changes in upwelling systems, 211-233.

Bivand, R. S., Pebesma, E. and Gómez-Rubio, V. (2013). Hello World: Introducing Spatial Data. In Applied Spatial Data Analysis with R, pp. 1-16: Springer.

Bode, A., Anadón, R., Morán, X. A. G., Nogueira, E., Teira, E., Varela, M. (2011). Decadal variability in chlorophyll and primary production off NW Spain. Climate Research 48, 293.

Boëly T., P. Fréon, (1979). Les ressources pélagiques côtières. In: Troadec et Garcia: Les ressources halieutiques de l'A tian tique centre-est. 1er partie: Les ressources du golfe de Guinée, de l'Angola à la Mauritanie. F AO Doc. tech., 186, 186 p.

Boëly, T. (1982). Les ressources en poissons pélagiques des côtes ouest-africaines entre la Mauritanie et le fleuve Congo. Rapp. P-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer.,, 180:423-431.

Boëly, T., Chabanne, J., Fréon, P. & Stéquert, B. (1982). Cycle sexuel et migrations de S. aurita sur le plateau continental ouest-africain des ˆ?les Bissagos à la Mauritanie. Rapport proces-verbaux des Réunion - Conseil international pour l'Exploration de la Mer 180, 350-355.

Borges, M., Santos, A., Crato, N., Mendes, H. and Mota, B. (2003). Sardine regime shifts off Portugal: a time series analysis of catches and wind conditions. Scientia Marina 67, 235-244.

Borja, A., Uriarte, A., Valencia, V., Motos, L. and Uriarte, A. (1996). Relationships between anchovy (Engraulis encrasicolus L.) recruitment and the environment in the Bay of Biscay. Scientia Marina 60, 179-192.

Braham C-B (2013) ; Les pecheries pelagiques de la zee mauritanienne : Nouvelles methodes pour de nouvelles connaissances L'Université de Montpellier II . Thèses doctorat 180p.

Braham, C.-B., and Corten, A. (2015). Pelagic fish stocks and their response to fisheries and environmental variation in the Canary Current Large Marine Ecosystem. Chap 5. In Valdés, L. and Déniz-González, I. (eds). 2015. Oceanographic and biological features in the Canary Current Large Marine Ecosystem. IOC-UNESCO,Paris. IOC Technical Series, No. 115: 383 pp.

Braham, C.-B., Fréon, P., Laurec, A., Demarcq, H. & Bez, N. (2014). New insights in the spatial dynamics of sardinella stocks off Mauritania (North-West Africa) based on logbook data analysis. Fisheries Research 154, 195-204. doi: 10.1016/j.fishres.2014.1002.1020

Brody, S. R., Lozier, M. S., Dunne, J. P. (2013). A comparison of methods to determine phytoplankton bloom initiation. Journal of Geophysical Research: Oceans 118, 2345-2357.

Burke, N., Brophy, D., King, P.A., (2008). Otolith shape analysis: its application fordiscriminating between stocks of Irish Sea and Celtic Sea herring (Clupea harengus) in the Irish Sea. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 65, 1670-1675.

Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2002). Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach: Springer.

Caddy, J. F. and Garibaldi, L. (2000). Apparent changes in the trophic composition of world marine harvests: the perspective from the FAO capture database. Ocean and Coastal Management 43, 615-655.

Cadrin, S. X., Friedland, K. D. & Waldman, J. R. (2005). Stock identification methods - an overview. In Stock Identification Methods - Applications in Fishery Science (Cadrin, S. X., Friedland, K. D. & Waldman, J. R., eds), pp. 3-6. Burlington, VT: Elsevier Inc.

Cadrin, S.X., (2000). Yellowtail flounder. In Status of the Fishery Resources off the Northeastern United States, S.H. Clark, 2000 January ed. NOAA Tech. Mem. NMFS-NE-115 updated online, http://www.nefsc.nmfs.gov/sos/spsyn/fldrs/yellotail/.

Cadrin, S.X., Kerr, L.A., Mariani, S., (2013). Stock identification methods: applications in fishery science. Academic Press.

Campana, S. E. & Casselman, J. M. (1993). Stock discrimination using otolith shape analysis. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50, 1062-1083. doi: 10.1139/cjfas-2014-0559

Campana, S. E. & Neilson, J. D. (1985). Microstructure of fish otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42, 1014-1032. doi: 10.1139/cjfas-2014-0206

Canales, T. M., Law, R., Wiff, R., & Blanchard, J. L. (2015). Changes in the size-structure of a multispecies pelagic fishery off Northern Chile. Fisheries Research, 161, 261-268.

Cañás, L., Stransky, C., Schlickeisen, J., Sampedro, M.P., Fariña, A.C., (2012). Use of the otolith shape analysis in stock identification of anglerfish (Lophius piscatorius) in the Northeast Atlantic. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil.

Cardinale, M., Doering-Arjes, P., Kastowsky, M. & Mosegaard, H. (2004). Effects of sex, stock and environment on the shape of known-age Atlantic cod (Gadus morhua) otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61, 158-167. doi: 10.1139/F1108-1143

Carr, M.-E. (2001). Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 49, 59-80.

Carr, M.-E., and Kearns, E. J. (2003). Production regimes in four Eastern Boundary Current systems. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 50: 3199-3221.

Carvalho, G.R., Hauser, L., (1994). Molecular genetics and the stock concept in fisheries. Rev Fish Biol Fisheries 4, 326-350.

Chassot E, S Bonhommeau, NK Dulvy, F Mélin, R Watson, D Gascuel & O Le Pape (2010). Global marine primary production constrains fisheries catches, Ecology Letters 13: 495-505.

Chassot, E., Bonhommeau, S., Reygondeau, G., Nieto, K., Polovina, J. J., Huret, M., Dulvy, N. K. and Demarcq, H. (2011). Satellite remote sensing for an ecosystem approach to fisheries management. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 68, 651-666.

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., Ryan, J., Lluch-Cota, S. E. and Ñiquen, M. (2003). From anchovies to sardines and back: multidecadal change in the Pacific Ocean. science 299, 217-221.

Checkley, D., Alheit, J., Oozeki, Y., and Roy, C. (2009). Climate change and small pelagic fish, Cambridge University Press Cambridge.

Cheung, W. W., Pauly, D., Sarmiento, J. L. (2013). How to make progress in projecting climate change impacts. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 70, 1069-1074.

Chikhi, L., Agnèse, J.-F. & Bonhomme, F. (1997). Fortes différences des ADN mitochonclriaux de populations de Sardinella aurita de la mer Méditerranée et de l'Atlantique Est. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Series III 320, 289-297. doi: 10.1016/ S0764-4469(1097)82770-82779

Chlaida, M., Laurent, V., Kifani, S., Benazzou, T., Jaziri, H. & Planes, S. (2009). Evidence of a genetic cline for Sardina pilchardus along the Northwest African coast. ICES Journal of Marine Science 66, 264-271. doi: 10.1093/icesjms/fsn1206

Chouvelon, T., Caurant , F., Cherel, Y., Simon-Bouhet, B., Spitz, J., Bustamante, P., (2014). Species- and size-related patterns in stable isotopes and mercury concentrations in fish help refine marine ecosystem indicators and provide evidence for distinct management units for hake in the Northeast Atlantic. ICES Journal of Marine Science 71, 1073-1087.

Chouvelon, T., Violamer, L., Dessier, A., Bustamante, P., Mornet, F., Pignon-Mussaud, C., and Dupuy, C. (2015). Small pelagic fish feeding patterns in relation to food resource variability: an isotopic investigation for Sardina pilchardus and Engraulis encrasicolus from the Bay of Biscay (north-east Atlantic). Marine Biology, 162: 15-37.

Conand F., (1975). Distribution et abondance des larves de clupéidés au large des côtes du Sénégal et de la Mauritanie en septembre, octobre et novembre 1977. Cons. int. Explor. Mer, J 4, 9 p.

Conand, F. (1977). Oeufs et larves de la sardinelle ronde (Sardinella aurita) au Sénégal: distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976. Cahiers ORSTOM, Série Océanographie 15, 201-214.

Coombs, S., Smyth, T., Conway, D., Halliday, N., Bernal, M., Stratoudakis, Y. and Alvarez, P. (2006). Spawning season and temperature relationships for sardine (Sardina pilchardus) in the eastern North Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 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.

Costalago, D., Garrido, S. and Palomera, I. (2015). Comparison of the feeding apparatus and diet of European sardines Sardina pilchardus of Atlantic and Mediterranean waters: ecological implications. Journal of Fish Biology 86, 1348-1362.

Cropper, T. E., Hanna, E. & Bigg, G. R. (2014). Spatial and temporal seasonal trends in coastal upwelling off Northwest Africa, 1981-2012. Deep Sea Research, Part I 86, 94-111. doi: 10.1016/j.dsr.2014.1001.1007

Cury, P. & Fontana, A. (1988). Compétition et stratégies démographiques comparées de deux espèces de sardinelles (Sardinella aurita et Sardinella maderensis) des côtes ouest-africaines. Aquatic Living Resources 1, 165-180. doi: 10.1051/alr:1988018

Cury, P. & Roy, C. (Eds) (1991). Pêcheries Ouest Africaines: Variabilité, Instabilité Et Changement. Paris: ORSTOM IRD Editions. Available at http://horizon.documentation.ird.fr/ exl-doc/pleins_textes/divers11-10/36276.pdf/.

Cury, P. and Roy, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46, 670-680.

Cury, P. and Roy, C. (1991). Pêcheries ouest africaines: variabilité, instabilité et changement IRD Editions. Paris: ORSTOM. 525 pp. .

Cury, P. M., Shin, Y.-J., Planque, B., Durant, J. M., Fromentin, J.-M., Kramer-Schadt, S., Stenseth, N. C., Travers, M. and Grimm, V. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. Trends in Ecology and Evolution 23, 338-346.

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J., Jarre, A., Quiñones, R. A., Shannon, L. J., and Verheye, H. M. (2000). Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in "wasp-waist" ecosystems. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 57: 603-618.doi: 610.1006/jmsc.2000.0712.

Cushing, D. H. (1975). Marine ecology and fisheries, CUP Archive.

De Graaf, G., and Garibaldi, L. 2014. The value of African fisheries. FAO Fisheries and Aquaculture Circular: 76.

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. Oceanologica Acta 23, 391-408.

Demers, S., Therriault, J. C., Bourget, E. and Bah, A. (1987). Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: Wind influence1. Limnology and Oceanography 32, 327-339.

Duffy-Anderson, J. T., Bailey, K., Ciannelli, L., Cury, P., Belgrano, A., and Stenseth, N. C. (2005). Phase transitions in marine fish recruitment processes. Ecological Complexity, 2: 205-218.

Dunn, P. K. (2009). Tweedie: Tweedie exponential family models. R-package version 1.6. 8.

Edwards, M., Richardson, A. J. (2004). Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. Nature 430, 881-884.

Estrade, P., Marchesiello, P., Verdière, D., Colin, A. & Roy, C. (2008). Cross-shelf structure of coastal upwelling: a two-dimensional extension of Ekman's theory and a mechanism for inner shelf upwelling shut down. Journal of Marine Research 66, 589-616. doi: 10.1357/002224008787536790

Ettahiri O., (1996). Etude de la phase planctonique de la sardine, Sardina pilchardus (Walb.), et de l'anchois, Engraulis encrasicolus (L.) des côtes atlantiques marocaines, Thèse Doctorat Océanographie, Biologie université Bretagne Occidentale, , 262p.

Ettahiri, O., Berraho, A., Vidy, G. & Ramdani, M. (2003). Observation on the spawning of Sardina and Sardinella off the south Moroccan Atlantic coast (21-26? N). Fisheries Research 60, 207-222. doi: 10.1016/S0165-7836(02)00172-8

FAO (2001). Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off Northwest Africa. Nouadhibou, Mauritania, 24-31 March 2001. FAO Fisheries Report R657. Rome: FAO. Available at http://www.fao.org/docrep/005/Y2668B/Y2668B00.htm/

FAO (2006). Report of the workshop on the age estimation of Sardine and Sardinella in Northwest Africa Casablanca, Morocco, 4-9 December 2006. FAO Fisheries Report 848. Available at http://www.fao.org/docrep/010/a1450b/a1450b00.HTM/

FAO (2012). Fao working group on the assessment of small pelagic fish off northwest africa. fao fisheries and aquaculture n ° report, 1036, 256p.

FAO (2012).Working group on the assessment of small pelagic fish off northwest Africa. Dakar, Senegal, 21-25 May 2012. FAO Fisheries and Aquaculture Report 1036. Available at http://www.fao.org/docrep/019/i3346b/i3346b.pdf/

FAO (2015). Report of the workshop on the age estimation of Sardine and Sardinella in Northwest Africa Casablanca, Morocco, 20-25 July 2015. FAO Fisheries Report No. 1122. Available at ftp://ftp.fao.org/FI/DOCUMENT/cecaf/Cecaf_SSC7/Ref4b.pdf

FAO (2015). Résume sur l'état des stocks de petits pélagiques dans la zone Nord de l'Atlantique centre-est - COPACE : principaux résultats du groupe de travail de la FAO sur l'évaluation des petits pélagiques au large de l'Afrique du nord-ouest. Comité des pêches pour l'atlantique centre-est sous-comité scientifique septième session Tenerife, Espagne, 14 - 16 octobre 2015. CECAF/SSCVII/2015/2

Fréon P., Stequert B. (1979). Note sur la présence de Sardina pilchardus (Walb.) au Sénégal : Etude de la biométrie et interprétation. Cybium 6: 65-90.

Fréon, P. (1988). Réponses et Adaptations des Stocks de Clupeides d'Afrique de l'Ouest à la Variabilité du Milieu et de l'Exploitation: Analyse et Réflexion à Partir de l'Exemple du Sénégal. Paris: ORSTOM. Available at http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_2/etudes_theses/25601.pdf/.

Fréon, P., Alheit, J., Barton, E. D., Kifani, S. and Marchesiello, P. (2006). 9 Modelling, forecasting and scenarios in comparable upwelling ecosystems: California, Canary and Humboldt. Large Marine Ecosystems 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 76, 385-462.

Fréon, P., Stéquert, B. and Boëly, T. (1982). La pêche des poissons pélagiques côtiers en Afrique de l'Ouest des îles Bissagos au Nord de la Mauritanie: description des types d'exploitation. Rapp. P-v. Réun. Cons. Int. Expl. Mer., 180, 399-404.

Fréon, P., Werner, F., Chavez, F. and Unit, E. (2009). Conjectures on future climate effects on marine ecosystems dominated by small pelagic fish. Climate Change and Small Pelagic Fish. Cambridge University Press.

Froese, R. and Pauly, D. (2003.). Dynamics of overfishing. In J.L. Lozán, E. Rachor, J. Sündermann and H. von Westernhagen (eds.). Warnsignale aus Nordsee und Wattenmeer-eine aktuelle Umweltbilanz. GEO, Hamburg, 448p., p. 288-295.

Furnestin J., (1952). Biologie des clupéidés méditerranéens.Vie et Milieu, Suppl. 2, pp: 96-117.

Furnestin, M. (1957). Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. Rev. Trav.Inst. Pêches marit., 2J, 2J(1-2) :356p.

Gagliano, M. & McCormick, M. I. (2004). Feeding history influences otolith shape in tropical fish. Marine Ecology Progress Series 278, 291-296. doi: 10.3354/meps278291

Galarza, J. A., Carreras-Carbonell, J., Macpherson, E., Pascual, M., Roques, S., Turner, G. F. & Rico, C. (2009). The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. Proceedings of the National Academy of Sciences 106, 1473-1478. doi: 10.1073/pnas.0806804106

Galindo, H. M., Pfeiffer-Herbert, A. S., McManus, M. A., Chao, Y., Chai, F. & Palumbi, S. R. (2010). Seascape genetics along a steep cline: using genetic patterns to test predictions of marine larval dispersal. Molecular Ecology 19, 3692-3707. doi: 10.1111/ j.1365-294X.2010.04694.x

Garcia, S. (1982). Distribution, migration and spawning of themain fish resources in the northern CECAF [Fishery Committee for the Eastern Central Atlantic] area. Programme for the Development of Fisheries in the Eastern Central Atlantic. CECAF/ECAF Series 82/25. Rome: FAO. Available at http://www.fao.org/docrep/003/P8888E/P8888E00.HTM/

Garrido, S., Ben-Hamadou, R., Oliveira, P. B., Cunha, M. E., Chícharo, M. A. and van der Lingen, C. D. (2008). Diet and feeding intensity of sardine Sardina pilchardus: correlation with satellite-derived chlorophyll data. Marine Ecology Progress Series 354, 245-256.

Gauldie, R. & Crampton, J. (2002). An eco-morphological explanation of individual variability in the shape of the fish otolith: comparison of the otolith of Hoplostethus atlanticus with other species by depth. Journal of Fish Biology 60, 1204-1221. doi: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01715.x

Gilbert, R. O. (1987). Statistical methods for environmental pollution monitoring, John Wiley & Sons.

Gómez-Gesteira, M., De Castro, M., Álvarez, I., Lorenzo, M., Gesteira, J., Crespo, A. (2008). Spatio?temporal Upwelling Trends along the Canary Upwelling System (1967-2006). Annals of the New York Academy of Sciences 1146, 320-337.

Gomez-Gesteira, M., Moreira, C., Alvarez, I. and Decastro, M. (2006). Ekman transport along the Galician coast (northwest Spain) calculated from forecasted winds. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012) 111.

González Taboada, F., Anadón, R. (2014). Seasonality of North Atlantic phytoplankton from space: Impact of environmental forcing on a changing phenology (1998-2012). Global Change Biology 20, 698-712.

Gonzalez-Salas, C. & Lenfant, P. (2007). Interannual variability and intraannual stability of the otolith shape in European anchovy Engraulis encrasicolus (L.) in the Bay of Biscay. Journal of Fish Biology 70, 35-49. doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.01243.x

Gregg, W. W., Casey, N. W., McClain, C. R. (2005). Recent trends in global ocean chlorophyll. Geophysical research letters, 32.

Gregg, W. W., Rousseaux, C. S. (2014). Decadal trends in global pelagic ocean chlorophyll: A new assessment integrating multiple satellites, in situ data, and models. Journal of Geophysical Research: Oceans 119, 5921-5933.

Gulland, J., and Garcia, S. (1984). Observed patterns in multispecies fisheries. In Exploitation of marine communities, pp. 155-190. Springer.

Gushchin, A. and Corten, A. (2015). Feeding of pelagic fish in waters of Mauritania: 1. European anchovy, European sardine, round sardinella, and flat sardinella. Journal of Ichthyology 1, 77-85.

Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M. et al. (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. Ecology Letters 9 , 228-241

Hastie, T. J. and Tibshirani, R. J. (1990). Generalized additive models: CRC Press.

Heino, J., (2013). The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. Biological Reviews 88, 166-178.

Henson, S. A., Dunne, J. P., Sarmiento, J. L. (2009). Decadal variability in North Atlantic phytoplankton blooms. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012), 114.

Hilborn, R. and Walters, C. (1992) Quantitative Fisheries Stock Assessment and Management: Choice, Dynamics, and Uncertainty. New York: Chapman and Hall.

Hofmann, E. and Powell, T. (1998). Environmental variability effects on marine fisheries: four case histories. Ecological Applications 8, S23-S32.

Hollowed, A. B., Barbeaux, S. J., Cokelet, E. D., Farley, E., Kotwicki, S., Ressler, P. H., Spital, C. and Wilson, C. D. (2012). Effects of climate variations on pelagic ocean habitats and their role in structuring forage fish distributions in the Bering Sea. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 65, 230-250.

Holzlohner, S. (1975). On the recent stock development of Sardina pilchardus Walbaum off Spanish Sahara. ICES CM, J-.13, 16 pp., 1975.

Houssa, R., Kifani, S., Tojo, N., Lakhnigue, A. and Charouki, N. (2013). Spatial dynamics of sardine (Sardina pilchardus) and sardinella (Sardinella aurita), two small pelagic fishes in the Canary Current System GIS/Spatial Analyses in Fishery and Aquatic Sciences (Vol.5) 119-132.

Hunter, J. and Leong, R. (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, Engraulis mordax. Fish. Bull 79, 15-230.

Hunter, J. R. and Alheit, J. (1995). International GLOBEC Small Pelagic Fishes and Climate Change program. GLOBEC Report No. 8.

Huntsman, S. A. and Barber, R. T. (1977). Primary production off northwest Africa: the relationship to wind and nutrient conditions. Deep Sea Research 24, 25-33.

Ihaka, R., and Gentleman, R. (1996). R: a language for data analysis and graphics. Journal of computational and graphical statistics, 5: 299-314.

Iwata, H.&Ukai, Y. (2002). SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. Journal of Heredity 93, 384-385. doi: 10.1093/jhered/93.5.384

Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G. & Amara, R. (2015a). Evidence for population complexity of the European anchovy (Engraulis encrasicolus) along its distributional range. Fisheries Research 168, 109-116. doi: 10.1016/j.fishres.2015.04.004

Jemaa, S., Bacha, M., Khalaf, G., Dessailly, D., Rabhi, K. & Amara, R. (2015b). What can otolith shape analysis tell us about population structure of the European sardine, Sardina pilchardus, from Atlantic and Mediterranean waters? Journal of Sea Research 96, 11-17. doi: 10.1016/j.seares.2014.1011.1002

Joint, I., Groom, S. B. (2000). Estimation of phytoplankton production from space: current status and future potential of satellite remote sensing. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 250, 233-255.

Kahru, M., Brotas, V., Manzano?Sarabia, M., Mitchell, B. (2011). Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? Global Change Biology 17, 1733-1739.

Karachle, P. and Stergiou, K. (2013). Feeding and ecomorphology of three clupeoids in the N Aegean Sea. Mediterranean Marine Science 15, 9-26.

Kasapidis, P., (2014). Phylogeography and Population Genetics. Biology and Ecology of Sardines and Anchovies, 43; ISSN 1482228548

Katara, I., Pierce, G. J., Illian, J., and Scott, B. E. (2011). Environmental drivers of the anchovy/sardine complex in the Eastern Mediterranean. Hydrobiologia, 670: 49-65.

KAWASAKI T., (1980). Fundamental relations among the sélections of life history in the marine teleosts. Bull. Jap. Soc. Sci. Fisheries, 46, 289-293.

Keating, J.P., Brophy, D., Officer, R.A., Mullins, E., (2014). Otolith shape analysis of blue whiting suggests a complex stock structure at their spawning grounds in the Northeast Atlantic. Fisheries Research 157, 1-6.

Kifani, S. (1998). Climate dependent fluctuations of the Moroccan sardine and their impact on fisheries. Global versus local changes in upwelling systems, 235-248.

King, M. (2007). Fisheries Biology, Assessment and Management. Blackwell Publishing, Oxford., 382 pp.

Klemas, V. (2012). Remote sensing of environmental indicators of potential fish aggregation: An overview. Baltica 25, 99-112.

Koeller, P., Fuentes-Yaco, C., Platt, T., Sathyendranath, S., Richards, A., Ouellet, P., Orr, D., et al. (2009). Basin-scale coherence in phenology of shrimps and phytoplankton in the North Atlantic Ocean. Science 324, 791-793.

Kuhl, F. P. & Giardina, C. R. (1982). Elliptic Fourier features of a closed contour. Computer Graphics and Image Processing 18, 236-258. doi: 10.1016/0146-664X(82)90034-X

Kullenberg, G. (1978). Vertical processes and the vertical-horizontal coupling. In Spatial Pattern in Plankton Communities, pp. 43-71: Springer.

La Mesa, G., Annunziatellis, A., Filidei, E. and Fortuna, C. M. (2015). Modeling environmental, temporal and spatial effects on twaite shad (Alosa fallax) by?catches in the central Mediterranean Sea. Fisheries Oceanography 24, 107-117.

Lachkar, Z., and Gruber, N. (2011). What controls biological production in coastal upwelling systems? Insights from a comparative modeling study. Biogeosciences, 8: 2961-2976.

Lam, V. W., Cheung, W. W., Swartz, W., and Sumaila, U. R. (2012). Climate change impacts on fisheries in West Africa: implications for economic, food and nutritional security. African Journal of Marine Science, 34: 103-117.

Lathuilière, C., Echevin, V. and Lévy, M. (2008). Seasonal and intraseasonal surface chlorophyll-a variability along the northwest African coast. Journal of Geophysical Research 113.

Lathuilière, C., Echevin,V.&Lévy, M. (2008). Seasonal and intraseasonal surface chlorophyll-a variability along the northwest African coast. Journal of Geophysical Research 113, C05007. doi: 10.1029/2007JC004433

Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G. , et al. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. Journal of Climate 19 , 5009-5030.

Lemos, R. T., Sansó, B., and Santos, F. (2010). Hierarchical Bayesian modelling of wind and sea surface temperature from the Portuguese coast. International Journal of Climatology, 30: 1423-1430.

Levins, R. (1970). Extinction. In Some Mathematical Questions in Biology (Gerstenhaber, M.,ed), pp. 77-107. Providence, RI: American Mathematical Society.

Libungan, L., Óskarsson, G., Slotte, A., Jacobsen, J. & Pálsson, S. (2015). Otolith shape: a population marker for Atlantic herring Clupea harengus. Journal of Fish Biology 86, 1377-1395. doi: 10.1111/jfb.12647

Lindegren, M., Checkley, D. M., Rouyer, T., MacCall, A. D. and Stenseth, N. C. (2013). Climate, fishing, and fluctuations of sardine and anchovy in the California Current. Proceedings of the National Academy of Sciences 110, 13672-13677.

Lloret, J., Palomera, I., Salat, J., Sole, I. (2004). Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (Engraulis encrasicolus) and sardine (Sardina pilchardus) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north?western Mediterranean). Fisheries Oceanography 13, 102-110.

Lluch-Belda, D., Schwartzlose, R. A., Serra, R., Parrish, R., Kawasaki, T., Hedgecock, D. and Crawford, R. J. M. (1992). Sardine and anchovy regime fluctuations of abundance in four regions of the world oceans: a workshop report. Fish. Oceanogr., 1, 339-347.

Loisel, H., Vantrepotte, V., Dessailly, D., Mériaux, X. (2014). Assessment of the colored dissolved organic matter in coastal waters from ocean color remote sensing. Optics express 22, 13109-13124.

Longhurst, A. (2010). Mismanagement of marine fisheries, : Cambridge University Press, UK 334pp.

MacCall, A. (2009). Mechanisms of low-frequency fluctuations in sardine and anchovy populations. In Climate change and small pelagic fish. Edited by D.M. Checkley, Jr., J. Alheit, Y. Oozeki, and C. Roy. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 285-299.

MacCall, A. D. (1990). Dynamic geography of marine fish populations, Washington Sea Grant Program Seattle, Washington.

MacLennan, D., and Simmonds, l. (1992). Fisheries Acoustics. Fish and Fisheries Series, 5.

Madkour, F. F. (2012). Feeding ecology of the round sardinella, Sardinella aurita (Family: Clupeidae) in the Egyptian Mediterranean waters. International Journal of Environmental Science and Engineering (IJESE). http://www. pvamu. edu/texed.

Mahfoudh Ould Taleb Ould Sidi Ahmedou, Ould El Mohamed El Moustapha, Ahmednah Ould Mahfoudh et Meiloud Ould Ahmed Salem (2010). L'anchois (Engraulis encrasicolis): état des lieux de la répartition spatio-temporelle, de l'évolution des structures démographiques et des biomasses en Mauritanie.

Malta, T., Santos, P., Santos, A., Rufino, M., and Silva, A. (2016). Long-term variations in Ibero-Atlantic sardine (Sardina pilchardus) population dynamics: Relation to environmental conditions and exploitation history. Fisheries Research, 179: 47-56.

Mann, K. H. & Lazier, J. R. N. (1996). Dynamics of Marine Ecosystems 3rd edn: Part B - Vertical Structure in Coastal Waters: Coastal Upwelling Regions. Malden, MA: Blackwell Publishing. doi: 10.1002/9781118687901

Marcello, J., Hernandez-Guerra, A., Eugenio, F., Fonte, A. (2011). Seasonal and temporal study of the northwest African upwelling system. International Journal of Remote Sensing 32, 1843-1859.

Marchal, E. (1991). Location of the Main West African Pelagic Stocks. Paris: ORSTOM.

Marchal, E. (1993). Biologie et écologie des poissons pélagiques côtiers du littoral ivoirien. In Environnement et Ressources Aquatiques de Côte d'Ivoire : 1. leMilieuMarin (Le Loeuff, P., Marchal, E. & Amon Kothias, J.-B., eds), pp. 237-270. Paris: ORSTOM. Available at http://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_7/divers2/ 37706.pdf/.

Martín, P., Bahamon, N., Sabatés, A., Maynou, F., Sánchez, P. and Demestre, M. (2008). European anchovy (Engraulis encrasicolus) landings and environmental conditions on the Catalan Coast (NW Mediterranean) during 2000-2005. Hydrobiologia 612, 185-199.

Martinez, E., Antoine, D., D'Ortenzio, F., Gentili, B. (2009). Climate-driven basin-scale decadal oscillations of oceanic phytoplankton. Science 326, 1253-1256.

Masski, H., De Stephanis, R., Labonne, M., Abdellaoui, S., Lae, R., and Tai, I. (2015). Exploring fidelity of Sardines (Sardina pilchardus) to feeding grounds in the Atlantic Moroccan waters using stable isotope analyses (C, N) and otolith microchemistry.

Maxim, C. and Maxim, C. (1988). Evaluation du stock de sardinelle ronde (sardinella aurita,valenciennes 1874) sénégalo-mauritanienne. Cercetari marine IRDM Constata, 20/21 :313-344.

Maynou, F., Sabatés, A. and Salat, J. (2014). Clues from the recent past to assess recruitment of Mediterranean small pelagic fishes under sea warming scenarios. Climatic Change 126, 175-188.

Mbaye, B. C., Brochier, T., Echevin, V., Lazar, A., Lévy, M., Mason, E., Gaye, A. T. & Machu, E. (2015). Do Sardinella aurita spawning seasons match local retention patterns in the Senegalese-Mauritanian upwelling region? Fisheries Oceanography 24, 69-89. doi: 10.1111/fog.12094

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.

Merchant, C. J., Embury, O., Roberts?Jones, J., Fiedler, E., Bulgin, C. E., Corlett, G. K., Good, S., McLaren, A., Rayner, N. and Morak?Bozzo, S. (2014). Sea surface temperature datasets for climate applications from Phase 1 of the European Space Agency Climate Change Initiative (SST CCI). Geoscience Data Journal 1, 179-191.

Ministère des Pêches et de l'Economie Maritime (2015), stratégie nationale de gestion responsable pour un développement durable des pêches et de l'économie maritime 2015-2019, 54p.

Mittelstaedt, E. (1991). The ocean boundary along the northwest African coast: circulation and oceanographic properties at the sea surface. Progress in Oceanography 26, 307-355. doi: 10.1016/0079-6611(91)90011-A

Moyano, M., Rodriguez, J. M., Benítez-Barrios, V. M. & Hernández-León, S. (2014). Larval fish distribution and retention in the Canary Current system during the weak upwelling season. Fisheries Oceanography 23, 191-209. doi: 10.1111/fog.12055

Myers, R. A. (1998). When do environment-recruitment correlations work? Reviews in Fish Biology and Fisheries, 8: 285-305.

Narayan, N., Paul, A., Mulitza, S., Schulz, M. (2010). Trends in coastal upwelling intensity during the late 20th century. Ocean Science 6, 815-823.

Nieland, H. (1982). The food of Sardinella aurita (Val.) and Sardinella eba (Val.) off the coast of Senegal. In The Canary Current: Studies of an Upwelling System. A Symposium., Las Palmas (Spain), Ed. par G. Hempel, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, pp. 369-373.

Nolf, D. (1985). Otolithi piscium. In Handbook of Paleoichthyology, Vol. X (Schultze, H. P., ed), pp. 1-145. Stuttgart and New York, NY: Fisher.

Nykjær, L., Van Camp, L. (1994). Seasonal and interannual variability of coastal upwelling along northwest Africa and Portugal from 1981 to 1991. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012) 99, 14197-14207.

Ohde, T., Siegel, H. (2010). Biological response to coastal upwelling and dust deposition in the area off Northwest Africa. Continental Shelf Research 30, 1108-1119.

Oliver, M. J. and Irwin, A. J. (2008). Objective global ocean biogeographic provinces. Geophysical research letters 35.

O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Mitchell, B. G., Siegel, D. A., Carder, K. L., Garver, S. A., Kahru, M., et al. (1998). Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012) 103, 24937-24953.

Ould Taleb Sidi, M.M. (2005). Les ressources des petits pélagiques en Mauritanie et dans la zone nord ouest africaine : variabilité spatiale et temporelle, dynamique et diagnostic. PhD thesis, Université de Rennes, France.

Pardo, P. C., Padín, X. A., Gilcoto, M., Farina-Busto, L. and Pérez, F. F. (2011). Evolution of upwelling systems coupled to the long-term variability in sea surface temperature and Ekman transport. Climate Research, Vol. 48 (2), 231–246. doi:10.3354/cr00989.

Patti, B., Guisande, C., Riveiro, I., Thejll, P., Cuttitta, A., Bonanno, A., Basilone, G., et al. (2010). Effect of atmospheric CO 2 and solar activity on wind regime and water column stability in the major global upwelling areas. Estuarine, Coastal and Shelf Science 88, 45-52.

Patti, B., Guisande, C., Vergara, A., Riveiro, I., Maneiro, I., Barreiro, A., Bonanno, A., et al. (2008). Factors responsible for the differences in satellite-based chlorophyll a concentration between the major global upwelling areas. Estuarine, Coastal and Shelf Science 76, 775-786.

Pauly, D., Christensen, V. (1995). Primary production required to sustain global fisheries. Nature 374, 255-257.

Payne, M. R. (2013). Fisheries: Climate change at the dinner table. Nature, 497: 320-321.

Pelegrí, J. L., Marrero-Díaz, A., Ratsimandresy, A. (2006). Nutrient irrigation of the North Atlantic. Progress in Oceanography 70, 366-406.

Peliz, A., and Fiúza, A. (1999). Temporal and spatial variability of CZCS-derived phytoplankton pigment concentrations off the western Iberian Peninsula. International Journal of Remote Sensing, 20: 1363-1403.

Peltonen H, Luoto M, Pakkonen J P, Karjalainen M, Tuomaala A, Ponni J, Viitasalo M (2007) Pelagic fish abundance in relation to regional environmental variation in the Gulf of Finland, northern Baltic Sea. ICES Journal of Marine Science, 64, 487 - 495

Pérez-Rodríguez, P., Pelegrí, J., and Marrero-Díaz, A. (2001). Dynamical characteristics of the Cape Verde frontal zone. Scientia Marina, 65: 241-250.

Perry, A. L., Low, P. J., Ellis, J. R., and Reynolds, J. D. (2005). Climate change and distribution shifts in marine fishes. Science, 308: 1912-1915.

Pezzulli, S., Stephenson, D., Hannachi, A. (2005). The variability of seasonality. Journal of Climate 18, 71-88.

Pham-Thuoc & Szypula, J. (1973). Biological characteristics of gilt sardine, Sardinella aurita Cuv. et Val. 1847, from northwest African coast. Acta Ichthiologica - Pisces 3, 19-37.

Pickett, M.H., Paduan, J.D., (2003). Ekman transport and pumping in the California Current based on the U.S. Navy's high-resolution atmospheric model COAMPS. Journal of Geophysical Research 108 (C10), 3327. doi: 10.1029/2003JC00190.

Platt, T., Sathyendranath, S. (2008). Ecological indicators for the pelagic zone of the ocean from remote sensing. Remote Sensing of Environment 112, 3426-3436.

Platt, T., Sathyendranath, S., Edwards, A. M., Broomhead, D. S., Ulloa, O. (2003). Nitrate supply and demand in the mixed layer of the ocean. Marine Ecology Progress Series, 254: 3-9.

Platt, T., Sathyendranath, S., Fuentes-Yaco, C. (2007). Biological oceanography and fisheries management: perspective after 10 years. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 64, 863-869.

Pond, S. and Pickard, G. L. (1978). Introductory dynamic oceanography, 241 pp. Pergamon, New York.

Pradhan, Y., Lavender, S. J., Hardman-Mountford, N. J., Aiken, J. (2006). Seasonal and inter-annual variability of chlorophyll-a concentration in the Mauritanian upwelling: observation of an anomalous event during 1998-1999. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 53, 1548-1559.

Raab, K., Llope, M., Nagelkerke, L. A., Rijnsdorp, A. D., Teal, L. R., Licandro, P., Ruardij, P., et al. (2013). Influence of temperature and food availability on juvenile European anchovy Engraulis encrasicolus at its northern boundary. Marine Ecology Progress Series, 488: 233-245.

Racault, M.-F., Le Quéré, C., Buitenhuis, E., Sathyendranath, S., Platt, T. (2012). Phytoplankton phenology in the global ocean. Ecological Indicators 14, 152-163.

Reist, J. D. (1985). An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. Canadian Journal of Zoology 63, 1429-1439. doi: 10.1139/z85-213.

Rice, J. (1995). Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations.

Rijnsdorp, A.D., Peck, M.A., Engelhard, G.H., Möllmann, C. and Pinnegar, J.K. (2009) Resolving the effect of climate change on fish populations. ICES J. Mar. Sci. 66: 1570-1583.

Riveiro I., Guisande C., Lloves M., Maneiro I., Cabanas J.M., (2000). Importance of parental effects on larval Survival in Sardina pilchardus. Marine Ecology Progress Series 205: 249-258.

Rodríguez-Sánchez, R., Lluch-Belda, D., Villalobos, H., and Ortega-García, S. (2002). Dynamic geography of small pelagic fish populations in the California Current System on the regime time scale (1931-1997). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59: 1980-1988.

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.

Roy, C. and Reason, C. (2001). ENSO related modulation of coastal upwelling in the eastern Atlantic. Progress in Oceanography 49, 245-255.

Roy, C., Cury, P. (2003). Decadal environmental and ecological changes in the Canary Current Large Marine Ecosystem and adjacent waters: patterns of connections and teleconnection. Amsterdam, Elsevier 12, 255-278.

Roy, C., Cury, P., and Kifani, S. (1992). Pelagic fish recruitment success and reproductive strategy in upwelling areas: environmental compromises. South African Journal of Marine Science, 12: 135-146.

Roy, C., Cury, P., Fontana, A. & Belvèze, H. (1989). Stratégies spatio-temporelles de la reproduction des clupéidés des zones d'upwelling d'Afrique de l'Ouest. Aquatic Living Resources 2, 21-29. doi: 10.1051/alr:198900

Rykaczewski, R. R. and Checkley, D. M. (2008). Influence of ocean winds on the pelagic ecosystem in upwelling regions. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 1965-1970.

Sabatés, A. N. A., MartÍN, P., Lloret, J. 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.

Sadighzadeh, Z., Valinassab, T., Vosugi, G., Motallebi, A.A., Fatemi, M.R., Lombarte, A.,Tuset, V.M., (2014). Use of otolith shape for stock identification of John's snapper, < i> Lutjanus johnii</i>(Pisces: Lutjanidae), from the Persian Gulf and the Oman Sea. Fisheries Research 155, 59-63.

Sambe , B. T. M., Caramelo AM., Brown, B.E. (2016). Variations in productivity of the Canary Current Large Marine Ecosystem and their effects on small pelagic fish stocks. Environmental Development, 17: 105-117.

San Martín, M. A., Wiff, R., Saavedra-Nievas, J., Cubillos, L. A., and Lillo, S. (2013). Relationship between Chilean hake (Merluccius gayi gayi) abundance and environmental conditions in the central-southern zone of Chile. Fisheries Research, 143: 89-97.

Santos, F., DeCastro, M., Gómez-Gesteira, M. and Álvarez, I. (2012). Differences in coastal and oceanic SST warming rates along the Canary upwelling ecosystem from 1982 to 2010. Continental Shelf Research 47, 1-6.

Santos, F., Gomez-Gesteira, M., Alvarez, I. (2012). Differences in coastal and oceanic SST trends due to the strengthening of coastal upwelling along the Benguela current system. Continental Shelf Research 34, 79-86.

Santos MB, González-Quirós R, Riveiro I, Iglesias M, Louzao M, Pierce GJ (2013) Characterization of the pelagic fish community of the north-western and northern Spanish shelf waters. J Fish Biol

Sathyendranath, S., Brewin, B., Mueller, D., Doerffer, R., Krasemann, H., Mélin, F., Brockmann, C., et al. (2012). Ocean Colour Climate Change Initiative-Approach and initial results. In Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 2012 IEEE International, pp. 2024-2027. IEEE.

Sathyendranath, S., Brewin, B., Mueller, D., Doerffer, R., Krasemann, H., Mélin, F., Brockmann, C., Fomferra, N., Peters, M. and Grant, M. (2012). Ocean Colour Climate Change Initiative-Approach and initial results. In Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS), 2012 IEEE International, pp. 2024-2027: IEEE.

Schmoker, C., & Hernández-León, S. (2013). Stratification effects on the plankton of the subtropical Canary Current. Progress in Oceanography, 119, 24-31.

Schwing, F. B., Mendelssohn, R. and Parrish, R. (1996). Interdecadal variability in the spatial structure of wind and SST in the California Current System. In Proceedings of 1995 Annual Pacific Climate (PACLIM) Workshop.

Shannon, L. V., Crawford, R. J. M., Brundrit, G. B., & Underhill, L. G. (1988). Responses of fish populations in the Benguela ecosystem to environmental change. Journal du Conseil: ICES Journal of Marine Science, 45(1), 5-12.

Shiskin, J. (1978). Seasonal adjustment of sensitive indicators. In Seasonal Analysis of Economic Time Series, pp. 97-104. NBER.

Siegel, D., Maritorena, S., Nelson, N., Hansell, D., Lorenzi?Kayser, M. (2002). Global distribution and dynamics of colored dissolved and detrital organic materials. Journal of Geophysical Research: Oceans (1978-2012) 107, 21-21-21-14.

Simoneau, M., Casselman, J. M. & Fortin, R. (2000). Determining the effect of negative allometry (length/height relationship) on variation in otolith shape in lake trout (Salvelinus namaycush), using Fourier-series analysis. Canadian Journal of Zoology 78, 1597-1603. doi: 10.1139/z00-093

Solanki, H., Bhatpuria, D., Chauhan, P. (2015). Signature analysis of Satellite derived SSHa, SST and Chlorophyll Concentration and their linkage with marine fishery resources. Journal of Marine Systems.

Steinmetz, F., Deschamps, P.-Y. and Ramon, D. (2011). Atmospheric correction in presence of sun glint: application to MERIS. Optics express 19, 9783-9800.

Stergiou, K. I. (2000). Life-history patterns of fishes in the Hellenic Seas. Web Ecology 1, 1-10. doi: 10.5194/we-1-1-2000

Stransky, C., Baumann, H., Fevolden, S.-E., Harbitz, A., Høie, H., Nedreaas, K.H., Salberg, A.-B., Skarstein, T.H., (2008a). Separation of Norwegian coastal cod and Northeast Arctic cod by outer otolith shape analysis. Fisheries Research 90, 26-35.

Stransky, C., Murta, A. G., Schlickeisen, J. & Zimmermann, C. (2008). Otolith shape analysis as a tool for stock separation of horse mackerel (Trachurus trachurus) in the Northeast Atlantic and Mediterranean. Fisheries Research 89, 159-166. doi: 10.1016/j. fishres.2007.09.017

Stratoudakis Y., Coombs S., Lago de Lanzos A., Hallidary N., Costas G., Caneco, B., Franco, C., Conway D., Satos M., Silva A., Berna M., (2007)..Sardine (Sardina pilchardus) Spawning Seasonality in European Waters of the northeast Atlantic.Mar SardBio., 152,201-212

Stuart, V., Platt, T. and Sathyendranath, S. (2011). The future of fisheries science in management: a remote-sensing perspective. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, fsq200.

Swartzman, G., Bertrand, A., Gutiérrez, M., Bertrand, S., and Vasquez, L. (2008). The relationship of anchovy and sardine to water masses in the Peruvian Humboldt Current System from 1983 to 2005. Progress in Oceanography, 79: 228-237.

Takasuka, A., Oozeki, Y., and Aoki, I. (2007). Optimal growth temperature hypothesis: Why do anchovy flourish and sardine collapse or vice versa under the same ocean regime? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 64: 768-776.

Takasuka, A., Oozeki, Y., Kubota, H. and Lluch-Cota, S. E. (2008). Contrasting spawning temperature optima: Why are anchovy and sardine regime shifts synchronous across the North Pacific? Progress in Oceanography 77, 225-232.

Tasker, M. L. (Ed.) (2008). The effect of climate change on the distribution and abundance of marine species in the OSPAR Maritime Area. ICES Cooperative Research Report No. 293. 45 pp.

Ter Hofstede, R. and Dickey-Collas, M. (2006). An investigation of seasonal and annual catches and discards of the Dutch pelagic freezer-trawlers in Mauritania, Northwest Africa. Fisheries Research 77, 184-191.

Ter Hofstede, R., Dickey-Collas, M., Mantingh, I.&Wague, A. (2007). The link between migration, the reproductive cycle and condition of Sardinella aurita off Mauritania, north-west Africa. Journal of Fish Biology 71, 1293-1302. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01577.x

Toresen, R., Gjøsæter, H., and de Barros, P. (1998). The acoustic method as used in the abundance estimation of capelin (Mallotus villosus Müller) and herring (Clupea harengus Linné) in the Barents Sea. Fisheries Research, 34: 27-37.

Touré, D. (1983). 1983. contribution à l'étude de l'upwelling de la baie de gorée (dakarsénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanclonique. Doc. sci. Centre Rech. Océanogr. Dakar-Thiaroye, 93 :186p.

Tsikliras, A. C., Koutrakis, E. T. & Stergiou, K. I. (2005). Age and growth of round sardinella (Sardinella aurita) in the northeastern Mediterranean. Scientia Marina 69, 231-240. doi: 10.3989/scimar.2005.69n2231

Tsikliras, A. C., Torre, M. and Stergiou, K. I. (2005). Feeding habits and trophic level of round sardinella (Sardinella aurita) in the northeastern Mediterranean (Aegean Sea, Greece). J Biol Res 3, 67-75.

Tudela, S. (1999). Morphological variability in a Mediterranean, genetically homogeneous population of the European anchovy, Engraulis encrasicolus. Fisheries Research 42, 229-243. doi: 10.1016/S0165-7836(99)00052-1

Tugores, M. P., Giannoulaki, M., Iglesias, M., Bonanno, A., Ti?ina, V., Leonori, I., Machias, A., et al. (2011). Habitat suitability modelling for sardine Sardina pilchardus in a highly diverse ecosystem: the Mediterranean Sea. Marine Ecology Progress Series, 443: 181-205.

Tuset, V. M., Lombarte, A. & Assis, C. A. (2008). Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. Scientia Marina 72, 7-198. doi: 10.3989/scimar. 2008.72s17

Tuset, V., Lozano, I., Gonzalez, J., Pertusa, J. & García-Díaz, M. (2003). Shape indices to identify regional differences in otolith morphology of comber, Serranus cabrilla (L., 1758). Journal of Applied Ichthyology 19, 88-93. doi: 10.1046/j.1439-0426.2003.00344.x

Ueyama, R. and Monger, B. C. (2005). Wind-induced modulation of seasonal phytoplankton blooms in the North Atlantic derived from satellite observations. Limnology and Oceanography 50, 1820-1829.

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. Progress in Oceanography, 26: 357-402.

Van der Lingen, C., Hutchings, L. and Field, J. (2006). Comparative trophodynamics of anchovy Engraulis encrasicolus and sardine Sardinops sagax in the southern Benguela: are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? African Journal of Marine Science 28, 465-477.

Vandamme, S., Maes, G., Raeymaekers, J., Cottenie, K., Imsland, A., Hellemans, B., Lacroix, G., Mac Aoidh, E., Martinsohn, J. & Martínez, P. (2014). Regional environmental pressure influences population differentiation in turbot (Scophthalmus maximus). Molecular Ecology 23, 618-636. doi: 10.1111/mec.12628

Vantrepotte, V., Mélin, F. (2009). Temporal variability of 10-year global SeaWiFS time-series of phytoplankton chlorophyll a concentration. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 66, 1547-1556.

Vantrepotte, V., Mélin, F. (2011). Inter-annual variations in the SeaWiFS global chlorophyll a concentration (1997-2007). Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers 58, 429-441.

Varela, R., Álvarez, I., Santos, F., Gómez-Gesteira, M. (2015). Has upwelling strengthened along worldwide coasts over 1982-2010 [quest]. Scientific reports, 5.

Venables, W. N., and Dichmont, C. M. (2004). GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. Fisheries Research, 70: 319-337.

Venegas, R. M., Strub, P. T., Beier, E., Letelier, R., Thomas, A. C., Cowles, T., James, C., Soto?Mardones, L. and Cabrera, C. (2008). Satellite?derived variability in chlorophyll,

wind stress, sea surface height, and temperature in the northern California Current System. Journal of Geophysical Research: Oceans 113.

Ver Hoef, J. M. and Boveng, P. L. (2007). Quasi?poisson vs. Negative binomial regression: How should we model overdispersed count data? Ecology 88, 2766-2772.

Vieira, A.R., Neves, A., Sequeira, V., Paiva, R.B., Gordo, L.S., (2014). Otolith shape analysis as a tool for stock discrimination of forkbeard (Phycis phycis) in the Northeast Atlantic. Hydrobiologia 728, 103-110.

Vignon, M. (2015). Disentangling and quantifying sources of otolith shape variation acrossmultiple scales using a new hierarchical partitioning approach. Marine Ecology Progress Series 534, 163-177. doi: 10.3354/meps11376

Vignon, M.&Morat, F. (2010). Environmental and genetic determinant of otolith shape revealed by a non-indigenous tropical fish. Marine Ecology Progress Series 411, 231-241. doi: 10.3354/meps08651

Waples, R.S., (1998). Separating the wheat from the chaff: patterns of genetic differentiation in high gene flow species. Journal of Heredity 89, 438-450.

Ware, D. (1992). Production characteristics of upwelling systems and the trophodynamic role of hake. South African Journal of Marine Science, 12: 501-513.

Ware, D. M., Thomson, R. E. (1991). Link between long-term variability in upwelling and fish production in the northeast Pacific Ocean. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48, 2296-2306.

Watkinson, D.A., Gillis, D.M., (2005). Stock discrimination of Lake Winnipeg walleye based on Fourier and wavelet description of scale outline signals. Fisheries Research 72, 193-203.

Wells, M. M. (1914). Resistance and reactions of fishes to temperature. Trans. Illinois Acad. Sci, 7: 48-59.

White, C., Selkoe, K. A., Watson, J., Siegel, D. A., Zacherl, D. C. & Toonen, R. J. (2010). Ocean currents help explain population genetic structure. Proceedings of the Royal Society B 277, 1685-1694. doi: 10.1098/rspb.2009.2214. Available at http://rspb. royalsocietypublishing.org/content/277/1688/1685/.

Woillez, M., Poulard, J.-C., Rivoirard, J., Petitgas, P., and Bez, N. (2007). Indices for capturing spatial patterns and their evolution in time, with application to European hake (Merluccius merluccius) in the Bay of Biscay. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil, 64: 537-550.

Wood, S. (2006). Generalized additive models: an introduction with R: CRC press.

Wooster, W., and Bailey, K. (1989). Recruitment of marine fishes revisited, p: 153-159. IN: Beamish, RJ and G. A. McFarlane (eds). Effects of ocean variability on recruitment and an evaluation of parameters used in stock assessment models. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci, 108.

Wooster, W., Bakun, A., and McLain, D. (1976). Seasonal upwelling cycle along eastern boundary of North-Atlantic. Journal of Marine Research, 34: 131-141.

Zeeberg, J., Corten, A., Tjoe-Awie, P., Coca, J. & Hamady, B. (2008). Climate modulates the effects of Sardinella aurita fisheries off Northwest Africa. Fisheries Research 89, 65-75. doi: 10.1016/j.fishres.2007.08.020

Zhai, L., Platt, T., Tang, C., Sathyendranath, S., Walls, R. H. (2011). Phytoplankton phenology on the Scotian Shelf. ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil 68, 781-791.

Zwolinski, J., Stratoudakis, Y. and Sares, E. (2001). Intra?annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. Journal of Fish Biology 58, 1633-1645.