

Croissance du poulpe *Octopus vulgaris* au Sénégal

Compléments d'informations
et comparaison régionale

Didier Jouffre

Halieute

Alain Caverivière

Biologiste halieute

François Domain

Océanographe biologiste

Introduction

Le modèle exponentiel de croissance *in situ* du poulpe *Octopus vulgaris* du Sénégal (Domain *et al.*, 2000) a été établi à partir de données de capture-recapture et donc de suivis d'accroissement de poids individuels. Ce type de suivi est réputé, dans le cas des poulpes, comme beaucoup plus fiable que les suivis indirects ou populationnels (Mangold, 1983). Partant du constat que ce modèle diffère assez radicalement des autres modèles *in situ* disponibles dans la région, tous établis sur des suivis indirects de fréquences de tailles ou de poids (Hatanaka, 1979 ; Guerra, 1979 ; Ariz, 1985 ; Dia, 1988 ; Inejih, 1991), il a paru opportun d'en discuter certains aspects et d'apporter quelques informations complémentaires par rapport à la description initiale proposée par Domain *et al.* (2000). Ceci dans le but de faciliter l'interprétation des données de croissance du poulpe et leur utilisation dans un contexte de gestion halieutique.

I Variabilité individuelle de la croissance

À partir des mêmes données de marquages-recaptures qui ont servi à l'ajustement de la relation de Domain *et al.* (*op. cit.*), il est possible d'exprimer la variabilité inter-individuelle de la croissance en terme de variabilité des taux d'accroissement spécifiques (SGR ou Specific Growth Rate), grandeur indépendante de toute référence à une loi de croissance particulière et qui permet donc les comparaisons directes inter-populationnelles ou inter-spécifiques. Les données concernent les poulpes ayant eu un temps de liberté supérieur à 20 jours et un SGR positif (les raisons de ces choix sont discutées dans Domain *et al.*). La figure 1 présente les valeurs des SGR moyens individuels observés en mer en fonction de la taille des poulpes correspondants (poids moyens entre le marquage et la recapture). Les SGR montrent une très forte variabilité sur la quasi-totalité de la gamme des poids observés, soit de 100 à 1 700 g.

I Expression en âge absolu de la croissance

Les relations de croissance du poulpe du Sénégal présentées dans Domain *et al.* (2000) sont exprimées en âge relatif selon la méthode de modélisation de Robinson et Hartwick (1986), où l'âge du plus petit individu de l'échantillon est défini comme âge zéro. Dans l'échantillon sénégalais le plus petit individu est un poulpe de poids frais égal à 50 g. En s'appuyant sur les données de la littérature, concernant les élevages de paralarves et de jeunes stades benthiques (Itami *et al.*, 1963; Van Heukelem, 1976; Mangold, 1983; Villanueva *et al.*, 1995; Caverivière *et al.*, 1999), Domain *et al.* (2000) estiment que le temps mis par un jeune poulpe pour atteindre le poids de 50 g doit être compris entre 3 et 5 mois. Pour simplifier, on suit l'hypothèse de Forsythe et Van Heukelem (1987), en accord

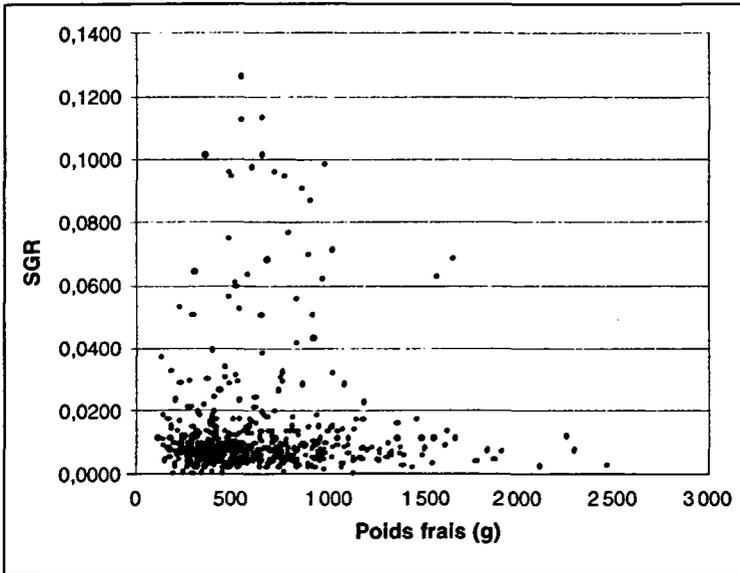


Figure 1

Taux d'accroissements spécifiques (SGR) en fonction des poids frais (g) des individus (mâles et femelles) marqués et recapturés sur le plateau sénégalais entre février 1998 et août 1998.

Specific growth rates (SGR) according to the fresh weights (g) of specimens (male and female) marked and recaptured off Senegal between February 1998 and August 1998.

avec la fourchette précédente, et il est considéré que l'âge absolu d'un poulpe de 50 g est égal à 90 jours.

Sous cette hypothèse, il devient possible d'exprimer en âge absolu les équations de croissance en âge relatif de Domain *et al.* (2000). Les résultats sont présentés dans le tableau 1.

Comparaison avec d'autres études

En utilisant la référence à un âge absolu, et en mettant en œuvre des conversions d'unité de mesure de la taille au sens large (i.e. les diverses mesures de poids ou de longueurs utilisées pour quantifier

Population concernée	Équation de croissance en âge absolu
1. Tous individus (<i>in situ</i>)	$W_t = \exp(0,0130(t + 210,22))$
2. Mâles (<i>in situ</i>)	$W_t = \exp(0,0107(t + 274,66))$
3. Femelles (<i>in situ</i>)	$W_t = \exp(0,0150(t + 170,61))$
4. Tous individus (bassin)	$W_t = \exp(0,0135(t + 200,75))$

■ Tableau 1

Expression en âge absolu des relations de croissance des poulpes du Sénégal. La numérotation correspond à celle des courbes de la figure 2.

Expression in absolute age of the growth equations for octopuses of Senegal. Classification corresponds to that of the curves of figure 2.

la croissance du poulpe) à partir de relations biométriques extraites de la littérature, il est possible d'exprimer les différents modèles de croissance régionaux du poulpe dans un même système d'unité, de façon à faciliter les comparaisons. C'est ce qui est fait dans le tableau 2, qui mentionne aussi la référence aux données utilisées lors des calculs de conversion.

À partir des données des tableaux 1 et 2, la comparaison graphique des différentes courbes de croissance théoriques d'*Octopus vulgaris* devient possible (fig. 2).

Discussion

Variabilité individuelle de la croissance

Dans leur étude sur le poulpe du Sénégal, Domain *et al.* (2000) ont déjà souligné la grande variabilité individuelle de la croissance, observée à la fois sur les données en élevage et *in situ*. Ce constat, par ailleurs courant chez les céphalopodes (Mangold, 1983; Forsythe, 1984; Forsythe et Van Heukelem, 1987), est envisagé dans l'étude de

Population concernée	Référence	Équation de croissance	Conversion LW
5. Méditerranée Tous individus (aquarium)	Forsythe et Van Heukelem (1987) d'après données de Mangold (1983)	Non fournie	
6. Afrique du Sud Tous individus (aquarium)	Forsythe et Van Heukelem (1987) d'après données de Smale et Bucham (1981)	Non fournie	
7. Côtes sahariennes (NO Afrique). Tous individus (<i>in situ</i>)	Guerra (1979)	$ML_t = 40(1 - \exp(-0.05(t-3.5)))$	$W = 0.365(ML)^{2.96}$ d'après Guerra (1981)
8. Méditerranée Tous individus (<i>in situ</i>)	Guerra (1979)	$ML_t = 30(1 - \exp(-0.06(t-3)))$	$W = 0.42(ML)^{2.917}$ d'après Guerra et Manriques (1980)
9. Côtes sahariennes (NO Afrique) Tous individus (<i>in situ</i>)	Pereiro et Bravo de Laguna (1981)	$ML_t = 32.15(1 - \exp(-0.38(t+0.36)))$	$W = 0.365(ML)^{2.96}$ d'après Guerra (1981)
10. Côtes sahariennes (NO Afrique) Femelles (<i>in situ</i>)	Pereiro et Bravo de Laguna (1981)	$ML_t = 24.5(1 - \exp(-0.51(t+0.32)))$	$W = 0.442(ML)^{2.918}$ d'après Guerra (1981)
11. Mauritanie (NO Afrique) Tous individus (<i>in situ</i>)	Dia (1988)	$ML_t = 25.49(1 - \exp(-0.94(t-0.13)))$	$W = 0.365(ML)^{2.96}$ d'après Guerra (1981)

ML = longueur du manteau en cm, t = âge en années, W = poids (g)

Tableau 2

Équations et données utiles pour une comparaison des études de croissance sur *Octopus vulgaris* dans un référentiel commun de temps (âge absolu en jours)

et de taille (poids frais non éviscéré en grammes).

La numération correspond à celle des courbes de la figure 2.

Equations and data used to provide a direct comparison between studies dealing with the growth of Octopus vulgaris, in a common reference frame of time (absolute age in days) and of size (fresh weight not eviscerated in grams).

Classification corresponds to that of the curves of figure 2.

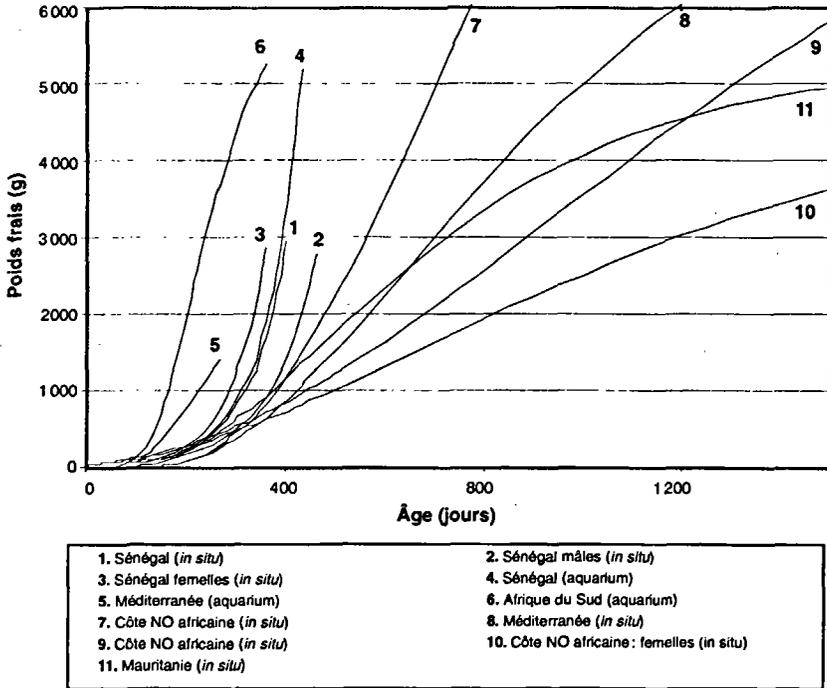


Figure 2
Comparaison graphique des courbes de croissance
de *Octopus vulgaris*.

Graphic comparison of several growth curves computed
for *Octopus vulgaris*.

Domain *et al.* comme une difficulté par rapport à un objectif de modélisation de la courbe de croissance. Indépendamment d'un tel objectif, la figure 1 permet de représenter cette grande variabilité chez *O. vulgaris*, et cela rejoint, dans une certaine mesure, l'observation de Mangold (1983) qui, s'adressant au niveau de l'espèce dans son ensemble (i.e. sur une base mondiale et non par rapport à une population particulière), note qu'il n'y pas de relation fiable, au niveau individuel, entre la taille et l'âge chez *Octopus vulgaris*. Cette variabilité a pour conséquence pratique la difficulté du choix de l'ajustement entre différentes courbes théoriques. La relation de croissance de type exponentiel, à laquelle les observations sénégalaises ont

conduit, est fondée sur l'absence de relation entre les taux spécifiques de croissance et la taille, mais c'est en quelque sorte un choix par défaut puisque la grande variabilité individuelle a rendu difficile la recherche d'une telle relation. Ce choix d'un modèle exponentiel doit donc être considéré comme « le moins mauvais » et on doit garder à l'esprit que la courbe ajustée traduit une évolution moyenne dont peuvent s'écarter grandement les individus. Cette évolution moyenne n'est cependant pas sans intérêt par les implications qu'elle peut avoir dans la modélisation analytique halieutique.

Différences entre les modèles de croissance disponibles pour cette espèce

La figure 2 a mis en évidence les différences importantes qui existent dans les modèles de croissance disponibles pour cette espèce, notamment au niveau sous-régional ouest africain. On remarque, d'une part, la diversité des lois théoriques sous-jacentes (exponentiel, logarithmique, von Bertalanffy) et, d'autre part, les très grandes différences dans les vitesses moyennes de croissance que ces courbes traduisent. La diversité des modèles est, au moins en partie, le résultat d'une difficulté méthodologique déjà discutée plus haut, à savoir celle du choix de telle ou telle loi lorsque l'on se trouve confronté à une grande variabilité inter-individuelle. Au-delà de cet aspect technique, la diversité des modèles peut s'expliquer aussi par une raison de fond, évoquée par Robinson et Hartwick (1986). Ces auteurs, ayant remarqué que différentes courbes ont été employées pour décrire la croissance des espèces de poulpes, estiment en effet qu'il n'y a pas de raison que la croissance d'un animal doive suivre une fonction mathématique particulière, dès lors que plusieurs facteurs tels que la nourriture ou la température peuvent la modifier. Nous partageons ce point de vue, et c'est pourquoi il nous semble illusoire de chercher à discuter des différents modèles sous-jacents à la figure 2 au-delà de la seule distinction fondamentale que nous y voyons, et qui sépare deux groupes principaux selon qu'ils sont asymptotiques (ceux de type von Bertalanffy en l'occurrence) ou non (les autres). Sur cette base, on remarque que notre étude présente la seule courbe de croissance en mer qui soit non asymptotique et qu'elle se rapproche des modèles de croissance observés uniquement

en bassin jusqu'alors (du moins pour l'espèce *Octopus vulgaris*, à notre connaissance). Un deuxième point est qu'en terme de vitesses moyennes de croissance, on a déjà signalé plus haut que les résultats de Domain *et al.* (2000) sont homogènes entre mer et bassin. On peut remarquer aussi qu'ils occupent une position intermédiaire par rapport à ce qui existait jusqu'alors relativement aux deux ensembles précédents. Nous interprétons ces points de la manière suivante: il n'y aurait pas une différence fondamentale dans la croissance d'*Octopus vulgaris* en bassin par rapport à ce qui se passe dans la nature. Les différences apparentes constatées jusqu'alors, en terme de lois de croissance suivies (asymptotique contre non asymptotique), proviendraient davantage de la méthodologie du suivi, c'est-à-dire suivi direct (comme en bassin ou par marquage) contre suivi indirect (analyses des fréquences de tailles) plutôt que de l'opposition bassin-mer. Le suivi indirect des tailles suppose des modes qui soient représentatifs de cohortes identifiables au cours du temps, ce qui dans le cas du poulpe est problématique puisque les cohortes sont diluées par la grande variabilité individuelle de la croissance et par la durée de la période de reproduction. De plus, les pics sur les histogrammes qu'on croit pouvoir identifier comme des cohortes ne peuvent être validés en raison de l'impossibilité de connaître l'âge de ces animaux. C'est pourquoi, nous partageons le point de vue de Mangold (1983) qui émet des doutes sur l'applicabilité de méthodes indirectes dans le cas de l'étude de la croissance du poulpe.

Par rapport aux études concernant d'autres zones que la zone nord-ouest africaine, on ne constate pas de différence fondamentale, en terme de loi générale, par rapport au modèle établi au Sénégal, mais simplement une différence dans les vitesses de croissance qui pourrait être interprétée comme une différence géographique. Cela doit cependant être considéré avec prudence compte-tenu de ce qui vient d'être dit plus haut sur l'ampleur de la variabilité individuelle qui peut agir sur la variabilité des résultats.

Conséquences en matière de dynamique des populations exploitées de poulpes

Les études de dynamique des populations à finalité halieutique (évaluation des potentiels exploitables et des efforts de pêches à

préconiser, etc.) nécessitent souvent le recours à des courbes de croissance ainsi qu'à des estimations de la durée de vie de la ressource considérée. Les résultats obtenus au Sénégal à partir de marquages-recaptures *in situ* et d'un suivi parallèle de la croissance en bassin apportent un éclairage nouveau à la dynamique des populations de poulpes de la côte nord-ouest africaine. Ils permettent :

– d'une part, de donner une nouvelle estimation à la hausse des vitesses de croissance *in situ* dans la zone, les rendant beaucoup plus proches des vitesses de croissance expérimentales obtenues sur cette espèce ailleurs dans le monde ;

– d'autre part, de conforter les conclusions de certains travaux qui estiment la longévité moyenne des individus de ces populations comme probablement voisine d'un an (Smale et Buchan, 1981 ; Nigmatulin et Barkovsky, 1992 ; Jouffre *et al.*, 2000 ; Balguerias, comm. pers.) et de remettre en question les longévités de deux ans et plus utilisées jusqu'à une période récente comme hypothèse de base lors des évaluations de stocks de la région (Sato et Hatanaka, 1983 ; FAO, 1987, 1995).

Bibliographie

ARIZ J., 1985 —

« Note sobre la edad y crecimiento del pulpo (*Octopus vulgaris* Cuvier 1797) del Atlantico Centro Oriental (25°N-22°N) ». In: *Actas del Simposio Internacional sobre las Areas de Afloramiento mas importantes del Oeste Africano (Cabo Blanco y Benguela)*, Instituto de Investigaciones Pesqueras, Barcelona, Vol. II: 969-976.

CAVERIVIÈRE A., DOMAIN F.,

DIALLO A., 1999 —

Observations on the influence of temperature on the length of embryonic development in *Octopus vulgaris* (Senegal). *Aquat. Living Resour.*, 12 (2) : 151-154.

DIA M. A., 1988 —

Biologie et exploitation du poulpe Octopus vulgaris (Cuvier 1797) des côtes mauritaniennes.

Thèse doctorat 3^e cycle, université Bretagne occidentale, 164 p.

DOMAIN F., JOUFFRE D.,

CAVERIVIÈRE A., 2000 —

Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80 (4) : 699-706.

FAO, 1987 —

Rapport du troisième groupe de travail *ad hoc* sur l'évaluation des stocks de céphalopodes dans la région Nord du Comité des pêches pour l'Atlantique centre-

- est (Copace). FAO, Rome, *Copace/Pace Series 86/41*, 101 p.
- FAO, 1995 —
Évaluation des stocks et des pêcheries mauritaniennes. Voies de développement et d'aménagement. Rapport du troisième groupe de travail. CNROP, Nouadhibou Mauritanie, 20-26 novembre 1993. FAO, Rome, *Copace/Pace Series 95/60*, 114 p.
- FORSYTHE J.W., 1984 —
Octopus joubini (Mollusca: Cephalopoda): a detailed study of growth through the full life cycle in a closed seawater system. *J. Zool. Soc. London*, 202: 393-417.
- FORSYTHE J.W.,
VAN HEUKELEM W.F., 1987 —
« Growth ». In: Boyle P.R. (ed.): *Cephalopod life cycles, vol. II: Comparative reviews*, London, Academic Press: 135-156.
- GUERRA A., 1979 —
Fitting a Von Bertalanffy expression to *Octopus vulgaris* growth. *Investigacion Pesquera*, 43: 319-327.
- GUERRA A., MANRIQUES M., 1980 —
Parametros biometricos de *Octopus vulgaris*. *Investigacion Pesquera*, 44: 177-198.
- HATANAKA H., 1979 —
Studies on the fisheries biology of common octopus off the northwest coast of Africa. *Bull. Far Seas Fish. Research Lab.*, 17: 13-124.
- INEJH C.A., 1991 —
Estimation de la croissance et de la mortalité du poulpe (Octopus vulgaris, Cuvier 1797) en Mauritanie par analyse de la composition en taille des captures. Rapport de DEA., université Bretagne occidentale, Brest: 28 p.
- ITAMI K., IZAWA Y., MAEDA S., NAKAI K., 1963 —
Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 29 (6): 514-519.
- JOUFFRE D., INEJH C., SIMIER M., 2000 —
« Cycle biologique du poulpe (*Octopus vulgaris*) au large du Cap-Blanc (Mauritanie) ». In: GASCUEL D., CHAVANCE P., BEZ N., BISEAU A. (éd.): *Les espaces de l'halieutique. 4^e forum halieumétrique*, IRD Éditions, Paris, coll. Colloques et séminaires: 264-267.
- MANGOLD K., 1983 —
« *Octopus vulgaris* ». In: Boyle P.R. (ed.): *Cephalopod life cycles, vol. I: Species Accounts*, London: Academic Press: 335-364.
- NIGMATULLIN C.M., BARKOVSKY A.E., 1992 —
Stock structure of *Octopus vulgaris* off Cap Blanc Region (Mauritania) and the hypothesis of its long-term fluctuation. *Internat. Council Explor. Sea* (ICES), *Shellfish Committee* (Abstract).
- PEREIRO A., BRAVO DE LAGUNA J., 1981 —
Dynamique des populations et évaluation des stocks de poulpes de l'Atlantique Centre-Est. FAO, Rome, *Copace/Pace series 80/18*, 57p.
- ROBINSON S.M.C., HARTWICK E.B., 1986 —
Analysis of growth based on tag-recapture of the giant pacific *Octopus dofleini martini*. *J. Zool. Soc. London*, 209: 559-572.
- SATO T., HATANAKA H., 1983 —
« A review of Assessment of Japanese distant-water fisheries for cephalopods ». In: Caddy J.F. (ed.): *Advances in assessment of world cephalopod resources*, FAO, Rome, Fisheries Technical Paper, 231: 145-180.

SMALE M.J., BUCHAN P.R., 1981 —
Biology of *Octopus vulgaris*
off the east coast of South Africa.
Marine Biology, 65: 1-12.

VAN HEUKELEM W.F., 1976 —
Growth, bioenergetics and life-span
of *Octopus cyanea* and *Octopus*

maya. PhD Dissertation, University
of Hawaii, 224 p.

VILLANUEVA R., NOZAIS C.,
BOLETZKY (v) S., 1995 —
The planctonic life of octopuses.
Nature, 377, 107 p.