
**Émergence de trois espèces démersales
d'Afrique de l'Ouest
(*Balistes carolinensis*, *Octopus vulgaris*, *Penaeus notialis*) :
Points communs & différences**

— Article —

***Emergence of Three Demersal Species
in West Africa
(Balistes carolinensis, Octopus vulgaris, Penaeus notialis):
Common Features & Differences***

— Article —

Alain CAVERIVIÈRE ¹



1. — Halieute, chargé de recherches, Institut de recherche pour le développement (I.R.D.)
Centre de recherche halieutique méditerranéenne et tropicale,
[*Research Institute for Development. Mediterranean and Tropical Halieutic Research Centre*],
avenue Jean-Monnet, B.P. 171, 34203 Sète cedex (France).

RÉSUMÉ

TROIS espèces marines dont une phase de vie est inféodée au fond ont montré d'importantes variations de leur abondance au large de l'Afrique de l'Ouest. Il s'agit d'un poisson (*Balistes carolinensis*), d'un mollusque (le poulpe *Octopus vulgaris*) et d'un crustacé (la crevette rose *Penaeus notialis*).

Une formidable expansion du baliste a eu lieu entre le Ghana et le Sénégal à partir de 1972. L'abondance diminue à partir de 1982, et 1988 marque un retour au niveau initial. Une explosion démographique du poulpe commun apparaît en 1986 devant le Sénégal et depuis les prises y sont très variables d'une année sur l'autre. Les potentiels de production de certains stocks de crevette rose auraient montré une forte augmentation entre les années 1970 et les années plus récentes.

Les trois espèces ont une courte durée de vie, un an pour le poulpe, vingt mois pour la crevette rose et la majeure partie de la biomasse de baliste serait composée de poissons de moins de deux ans. Une courte durée de vie va de pair avec un renouvellement rapide des populations et il est bien connu que c'est un facteur de résistance à une exploitation intensive.

Seuls de grands prédateurs sont capables de capturer de jeunes poulpes et des crevettes roses, c'est probablement aussi le cas pour le baliste. L'abondance de ces prédateurs a considérablement baissé. La pêche au chalut de la crevette rose, en détruisant les poissons vivant sur les mêmes fonds et particulièrement les gros individus, a augmenté la part de cette ressource disponible pour la pêche.

La diminution de la pression de prédation et de son rôle régulateur ne peut être seule en cause dans les cas des phénomènes explosifs et variables qui concernent le poulpe et le baliste. Pour le baliste, plusieurs indices permettent de supposer que l'augmentation d'abondance est en rapport avec la grande sécheresse qui a frappé l'Afrique de l'Ouest dans les années 1970. Les considérables variations interannuelles de l'abondance du poulpe devant le Sénégal sont fortement corrélées avec l'intensité des upwellings qui précèdent la saison de pêche de cette espèce. Poulpes et balistes sont des espèces qui gardent leurs œufs. Cette stratégie de reproduction serait un facteur propice à de rapides proliférations quand les conditions du milieu sont favorables à la survie des stades ultérieurs qui sont les plus vulnérables (larves et juvéniles).

Mots clés

Abondance — Émergence — *Balistes carolinensis* — Expansion
Octopus vulgaris — *Penaeus notialis* — Afrique de l'Ouest

ABSTRACT

THREE marine species whose adult form lives near or on the sea bottom have shown significant variations in abundance off West Africa: a fish species (the grey triggerfish *Balistes carolinensis*), a mollusc (the common octopus *O. vulgaris*) and a crustacean (the pink shrimp *Penaeus notialis*).

A population explosion of the triggerfish took place along the coast from Ghana to Senegal after 1972. Population numbers started to decrease in 1982 and by 1988, they had returned to their initial levels. A population explosion of common octopus took place off the coast of Senegal in 1986; since then catches have strongly varied between years. Production potential of certain pink shrimp stocks apparently increased considerably since 1970.

These three species have short life spans, one year for octopus, 20 months for pink shrimp, while the majority of the triggerfish biomass is comprised fish of less than 2 years old. A short lifespan goes hand in hand with rapid population renewal and it is well known that this is an important factor in surviving intensive exploitation.

Only large predators are able to capture young octopuses and pink shrimps, and this is probably also true for triggerfish. The number of these predators had dropped considerably. As far as shrimp trawl activities are concerned, the decrease in fish predation on pink shrimp could have led to an increase in shrimp catches, with human predation replacing fish predation.

However, decrease in the pressure of predation and its regulatory role cannot be the only cause for the explosive and variable phenomena exhibited by octopus and triggerfish. In the case of the triggerfish, several indices lead us to suppose that the increase in abundance is linked with the serious drought that has been prevalent in West Africa during 1970s. The considerable inter-annual variations in octopus abundance off the Senegalese coast are strongly correlated with the intensity of the upwellings that precede the octopus fishing season. The common octopus and the grey triggerfish are species that protect their eggs. This reproductive strategy appears to favour rapid proliferation when the environmental conditions are favourable to survival during later life stages, when these species are most vulnerable (larvae and juveniles).

Key words

Abundance — Emergence — Expansion — Balistes carolinensis
Octopus vulgaris — Penaeus notialis — West Africa

INTRODUCTION

COMME dans la plupart des régions du monde, les espèces démersales et semi-pélagiques du plateau continental de l'Afrique de l'Ouest sont majoritairement considérées comme pleinement exploitées et même surexploitées (F.A.O., 1997) ; ceci est marqué par une stagnation ou une diminution des prises annuelles alors même que l'effort de pêche est en augmentation. Les fluctuations interannuelles sont cependant relativement réduites et il n'a pas encore été observé d'effondrements drastiques de stocks comme dans d'autres régions.

Trois espèces d'importance et de large répartition sortent cependant de ce schéma, en présentant ou ayant présenté des augmentations d'abondance. Il s'agit d'un poisson (*Balistes carolinensis*), d'un mollusque (le poulpe *Octopus vulgaris*) et d'un crustacé (la crevette rose *Penaeus notialis*). Le baliste gris a connu une extraordinaire augmentation d'abondance, à partir de 1972 jusqu'au début des années 1980, dans la région comprise entre le Togo et le Sénégal. Une variation de l'hydroclimat en serait responsable. Le poulpe commun est devenu à la fin des années 1960 une espèce de très grande importance au large des côtes du Sahara, du sud du Maroc à la Mauritanie, après la surexploitation des

poissons dominés par les sparidés. Une explosion démographique de l'espèce a eu lieu en 1986 devant le Sénégal et, depuis, les prises y sont très variables, pouvant osciller d'un facteur supérieur à dix d'une année sur l'autre (près de 40 000 tonnes en 1999). Dans cette dernière région, sur laquelle portera l'étude de cette espèce, les pics d'abondance seraient dus à des conditions hydroclimatiques favorables à la survie des larves de poulpe, tandis que la pêche des prédateurs du poulpe aurait réduit l'effet régulateur de ces derniers sur la population de ce céphalopode. La pêche à la crevette rose capture aussi les poissons prédateurs de ce crustacé, ce qui aurait fortement réduit la prédation naturelle sur cette espèce et laisserait ainsi plus de crevettes disponibles pour la consommation humaine.

Le présent travail se compose de quatre parties. Les trois premières, une par espèce, comporteront une rapide présentation de l'espèce et de sa biologie, suivie de la description de leurs variations d'abondance, puis de l'étude de leurs causes supposées. La dernière partie, en guise de conclusion, s'attachera à dégager les points communs et les différences qui rendent ces espèces remarquables.

LE BALISTE (*B. CAROLINENSIS*)

Présentation de l'espèce

BALISTES *carolinensis* (GMELIN, 1789), synonyme *B. capriscus*, occupe une aire de répartition très vaste : on le trouve des deux côtés de l'Atlantique tropical, dans la mer des Antilles et en Méditerranée. Les caractéristiques essentielles de sa bio-écologie en Atlantique Est ont été résumées par CAVERIVIÈRE *et al.* (1981).

L'espèce est un des rares représentants de la famille des Balistidae sur les côtes de l'Afrique de l'Ouest. Beaucoup d'espèces de cette famille fréquentent des régions favorables à la vie corallienne, dont les eaux chaudes sont relativement

claires et salées, à l'inverse de ce qui se rencontre devant les côtes ouest-africaines.

B. carolinensis peut atteindre une taille de quarante-cinq centimètres. Le corps, revêtu d'une peau rugueuse, est haut et comprimé latéralement ; les fentes branchiales sont réduites ; la bouche est petite avec une dentition robuste. C'est une espèce semi-pélagique du plateau continental que l'on peut trouver aussi bien sur le fond qu'en pleine eau, où se situe le plus souvent l'essentiel de sa biomasse (profondeurs de 20 à 70 mètres). Les juvéniles sont très proches de la surface et les tailles augmentent avec la profondeur. Les adultes sont plus abondants sur le fond en saison chaude, lors

de la période de ponte qui nécessiterait le creusement d'un nid (GARNAUD, 1960). Les eaux trop froides sont évitées.

La croissance des individus est rapide et la longévité relativement faible ; la plus grande partie de la biomasse est composée de poissons de deux ans et moins. L'alimentation est variée, les jeunes balistes se nourrissent principalement de plancton, le régime alimentaire est à base de benthos pour les balistes capturés sur le fond.

Description de l'émergence du baliste et de sa régression

Avant les années soixante-dix, *B. carolinensis* pouvait être considéré comme une espèce sinon rare, du moins très peu abondante dans l'Atlantique Est (CAVERIVIÈRE *et al.*, 1981).

Fin 1971-début 1972, une très importante augmentation de l'abondance a lieu devant le Ghana. L'aire de prolifération s'est ensuite étendue très

rapidement de part et d'autre de ce pays, au Togo-Bénin et en Côte-d'Ivoire (fig. 1). L'invasion gagne par la suite des régions situées plus au nord (CAVERIVIÈRE, 1991, pour l'analyse détaillée). Elle prend place entre mars 1974 et septembre 1976 devant la Guinée, sans que la période puisse être mieux précisée. D'après GERLOTTO *et al.* (1980), en avril-mai 1977 la limite nord de la prolifération du baliste n'avait pas dépassé l'archipel des Bissagos (Guinée Bissau). Les côtes du Sénégal sont atteintes en 1978 pour la région Sud-Dakar (Petite-Côte et Casamance), en 1979 pour la région Nord-Dakar et la Mauritanie. Les campagnes Echosar de prospection acoustique et de chalutage, entreprises à partir de 1980 au Sénégal, montrent que les balistes étaient abondants de 1980 à 1982, surtout au large de la Gambie et de la Casamance. À son maximum, au début des années quatre-vingt, la biomasse des stocks de balistes des côtes de l'Afrique de l'Ouest a pu être estimée à près de deux millions de tonnes et, en bien des lieux, l'espèce a pu représenter plus de la moitié de la biomasse en poisson.

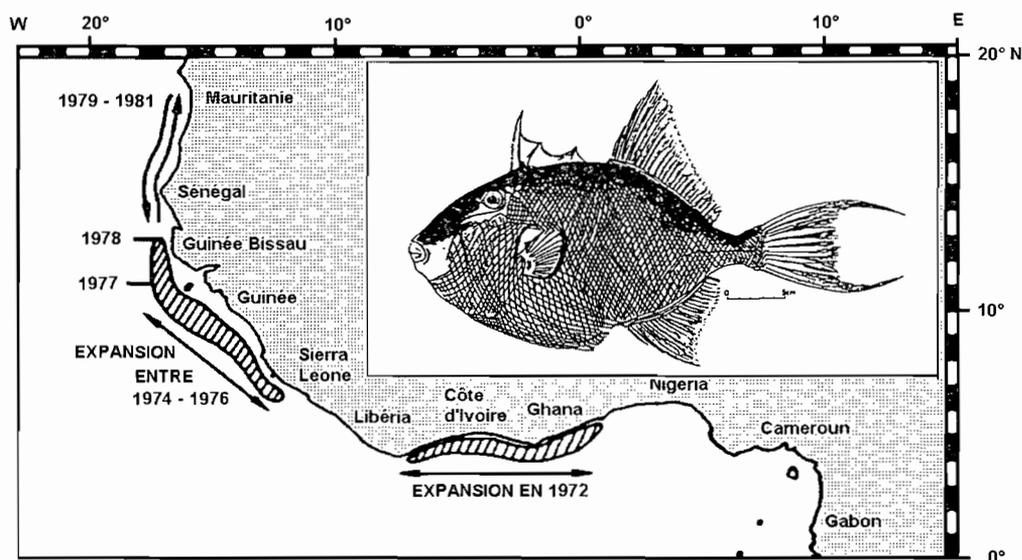


FIG. 1. — Positions moyennes des deux principaux stocks de *Balistes carolinensis* de l'Afrique de l'Ouest et périodes d'expansion.

Average position of the two main *Balistes carolinensis* stocks off West Africa and the expansion periods.

Des signes de diminution de l'abondance sont apparus dès 1982 en Mauritanie, où ils sont alors absents, et au Togo-Bénin. En 1983-1984, la régression touche le Sénégal où ils ne sont plus

rencontrés qu'au large de la Casamance lors des campagnes Echosar, et en moindre quantité. En 1986, une diminution générale de l'abondance est notée, tant pour les stocks centrés sur la Côte-

d'Ivoire-Ghana que sur la Guinée. La présence des balistes est encore réduite devant le Sénégal. Ils sont encore détectés devant la Côte-d'Ivoire en 1987, où l'abondance semble même s'accroître, et devant la Guinée. En 1988 et 1989, aussi bien les données de pêche que les campagnes scientifiques montrent un retour des stocks à leur niveau initial d'avant la prolifération, dans toutes les zones concernées par celle-ci.

Interprétation

Plusieurs auteurs, parmi lesquels nous citerons GULLAND & GARCIA (1984), CAVERIVIÈRE (1982, 1991, 1994-a), se sont interrogés sur les causes de la prolifération du baliste.

Le premier type de cause a été recherché dans les modifications d'abondance, dues à la pêche ou non, d'espèces écologiquement concurrentielles ou prédatrices. De tels facteurs sont vraisemblablement à rejeter (CAVERIVIÈRE, 1982, 1991), en particulier celui d'un effet de la pêche d'autres espèces.

Un deuxième type de cause examiné a été celui d'actions directes ou indirectes de changements dans les conditions du milieu (CAVERIVIÈRE, 1991, pour l'analyse détaillée). Il a été noté que l'apparition massive du baliste en 1972 devant le Ghana et la Côte-d'Ivoire suit une réduction brutale des précipitations sur l'Afrique de l'Ouest, dont les effets ont été particulièrement ressentis au Sahel. À partir des travaux de MAHÉ (1987), l'apparition et les variations d'abondance du baliste jusqu'en 1986 ont pu être mises en relation avec la variabilité des apports hydriques continentaux (fig. 2) dans le golfe de Guinée. Il a été noté à ce sujet que le baliste est absent dans le fond du golfe de Guinée, là où la salinité est la plus faible, alors que dans plusieurs secteurs de cette zone les autres conditions du milieu (profondeur, nature du substrat) paraissent favorables à son développement. D'autre part, la première détection de balistes dans la région Gabon-Congo a eu lieu en 1985 et correspond à la première grande période de déficit hydrique du fleuve Congo, dont le plus important depuis 1950 a été observé en 1984.

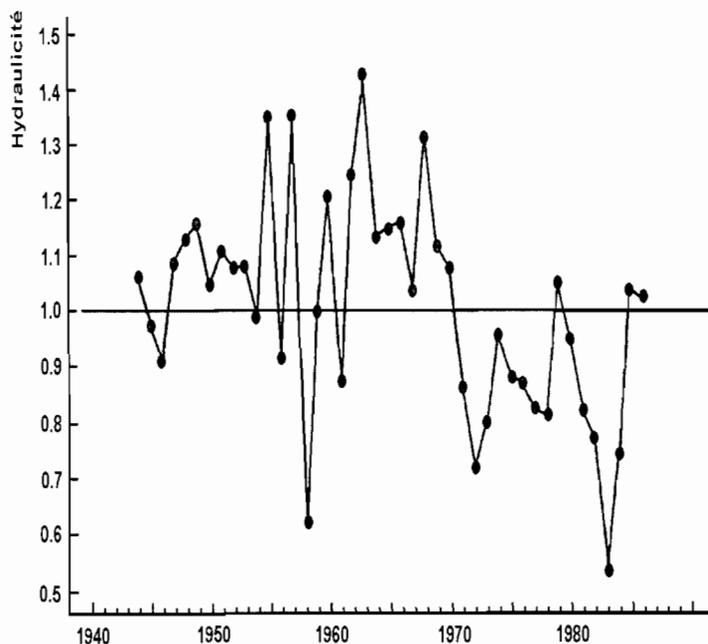


FIG. 2. — Variations de l'hydraulicité moyenne de treize fleuves étudiés de 1944 à 1986 entre la Côte-d'Ivoire et le Congo (MAHÉ, 1987).

Annual variations (1944-1986) of the average flow of 13 main rivers located between Côte d'Ivoire and Congo.

L'influence négative de la dessalure, et/ou des facteurs qui lui sont liés, a été perçue à un échelon saisonnier pour le stock guinéen : abondances faibles ou fortes en saison des pluies suivant la zone, concentrations en bordure des fronts dessalés en expansion.

L'apparition, puis la disparition du baliste au nord de la Casamance peuvent être reliées avec les phases de relaxation puis d'intensification de l'alizé sur la côte nord-ouest africaine : une période de minimum (1978-1984) fait suite à un maximum (1971 à 1977) et on observe une nouvelle intensification en 1985-1986 (ROY, 1989).

Le maximum d'abondance observé sur le fond en 1979 correspond aux *minima* du transport d'Eckman observés la même année dans les régions cap Blanc, Nord-Sénégal et Sud-Sénégal. Ici, l'action de la température semble prépondérante dans l'extension vers le nord d'une espèce d'affinité chaude. On peut aussi penser à un simple effet de l'expansion et de la contraction du stock centré sur la Guinée.

Les variations des apports d'eau douce seraient donc au moins en partie à l'origine de l'apparition massive et des variations d'abondance du baliste au large des côtes ouest-africaines, du Congo à la Casamance. La diminution des apports d'eau douce serait le signe de modifications du milieu pouvant avoir favorisé directement ou indirectement le développement du baliste : actions négatives sur d'autres espèces plus ou moins concurrentielles, décharges plus faibles des fleuves agissant sur la salinité, la transparence de l'eau, la richesse du phytoplancton et sa composition (BINET, 1977, 1983).

SOUTHWARD (1980) montre, pour des espèces étudiées dans la Manche, qu'un changement de la température moyenne de quelques dixièmes de degré suffit à inverser la dominance d'une espèce par une autre. Des modifications climatiques de faibles amplitudes peuvent donc avoir des effets considérables sur la répartition et l'abondance des populations (BINET, 1988).

Il est à noter que la première hypothèse quant au rapport de l'explosion du baliste avec la sécheresse au Sahel a été proposée avant la fin de celle-ci

(CAVERIVIÈRE, 1982), et que la corrélation se serait plutôt vérifiée par la suite, ce qui est suffisamment rare avec la climatologie marine pour être souligné.

La stratégie de reproduction du baliste pourrait être un élément majeur favorable à des explosions démographiques rapides. Le baliste a une fécondité moyenne, de cent mille à sept cent mille ovocytes au stade pré-ponte (CAVERIVIÈRE *et al.*, 1981), dont plusieurs dizaines de milliers sont pondus en une seule émission (GARNAUD, 1960). Cet auteur a observé que les oeufs étaient gardés, nettoyés et ventilés par la femelle jusqu'à l'éclosion de larves pélagiques. Il en résulte que chaque femelle peut donner naissance à un nombre impressionnant de larves viables permettant une prolifération rapide de l'espèce quand les conditions du milieu (environnement physique, nourriture, prédation) sont favorables à leur survie ; larves et juvéniles étant vraisemblablement, comme pour beaucoup d'espèces, les stades les plus vulnérables.

Les larves et les très jeunes balistes, qui vivent près de la surface, pourraient être sensibles à la dessalure qui induirait un accroissement de leur mortalité. La salinité pourrait être un facteur limitant ou/et l'indicatrice d'autres facteurs limitants ; quelques auteurs ont déjà noté que la présence des larves de certaines espèces pélagiques de l'Atlantique tropical Centre-Est est liée à un intervalle étroit de la salinité, alors que la présence d'adultes matures ne serait pas en cause. On citera la sardinelle *S. aurita* (CONAND, 1977), le thon albacore *Thunnus albacares* et, dans une moindre mesure, le thon obèse *Thunnus obesus* et le listao *Katsuwonus pelamis* (CAVERIVIÈRE *et al.*, 1976 ; CAVERIVIÈRE & SUISSÉ DE SAINTE CLAIRE, 1980).

Un autre facteur favorable au baliste, quand les conditions hydrologiques ont été propices à la survie de larves, serait que seuls des prédateurs de grande taille puissent consommer les juvéniles et adultes ; en effet, il présente une peau très dure et une première épine dorsale développée et très robuste que le baliste verrouille en position dressée en cas de danger. Cette épine rend difficile et dangereuse l'ingestion d'un baliste par un prédateur. Les premiers stades de vie passés, le contrôle du niveau de population par la prédation serait réduit.

LE POULPE COMMUN (*OCTOPUS VULGARIS*)

Présentation de l'espèce

OCTOPUS vulgaris est largement distribué dans les eaux côtières intertropicales et tempérées des trois océans, quoique des études récentes (MANGOLD, 1997) indiquent qu'il faudrait réserver cette appellation au poulpe commun de la Méditerranée et de l'Atlantique Est. Au Sénégal, qui sera la zone de référence dans la suite de cette étude, le poulpe commun montre une très large distribution. Il est présent de la côte jusqu'à moins quatre cents mètres de profondeur, mais il est surtout abondant dans les cent premiers mètres (CAVERIVIÈRE, 2002). Les plus gros individus peuvent atteindre dix kilogrammes pour les mâles et huit kilogrammes pour les femelles, mais les individus dépassant quatre kilogrammes sont rares. Le poulpe colonise surtout des fonds sableux où s'effectue l'essentiel de sa pêche. Dans ces lieux, il se nourrit principalement de mollusques bivalves et creuse des terriers qui offriraient une excellente protection, le poulpe ne quittant cet abri que pour s'alimenter et se reproduire. La femelle pond une seule fois environ deux cent cinquante mille œufs qu'elle protège, nettoie et ventile dans un abri clos d'où elle ne sort jamais. L'éclosion des œufs, généralement après vingt à quarante jours, est suivie par la mort de la femelle. Les mâles qui les ont fécondés ne leur survivent guère car le processus de reproduction déclenche le phénomène de la sénescence (TAIT, 1986). Les larves issues des œufs sont pélagiques et de forme proche de celle des adultes,

la durée de la phase pélagique est d'environ trente-cinq à cinquante jours. La principale période de reproduction est hivernale et l'essentiel du recrutement des jeunes dans la pêcherie se situe en été, surtout en juin-juillet (CAVERIVIÈRE, 1990, 1994-b, 2002 ; JOUFFRE *et al.*, 2002). La croissance est rapide mais très variable d'un individu à l'autre, la durée de vie n'excède pas un an (DOMAIN *et al.*, 2000 ; CAVERIVIÈRE, 2002).

Description de l'émergence du poulpe et de ses variations d'abondance au Sénégal

Au Sénégal, la pêche du poulpe commun *Octopus vulgaris* montre d'importantes variations annuelles depuis sa première apparition en grand nombre pendant l'été 1986. Les quantités débarquées (fig. 3) oscillent ainsi entre moins de cinq mille tonnes (1987, 1993, 1995) jusqu'à quinze à vingt mille tonnes (1986, 1989, 1991) et approchent même quarante mille tonnes en 1999, année où les capacités de stockage pour cette espèce d'exportation ont été saturées pendant l'été. Les captures sont principalement réalisées dans la région Sud de Dakar (Petite Côte) par la pêche chalutière et la pêche artisanale qui utilise des turlottes à poulpe. Elles concernent surtout des petits poulpes issus du recrutement estival, qui suit une période d'upwelling hivernal. Ces prises sont le reflet des variations de l'abondance et constituent des indices de cette dernière.

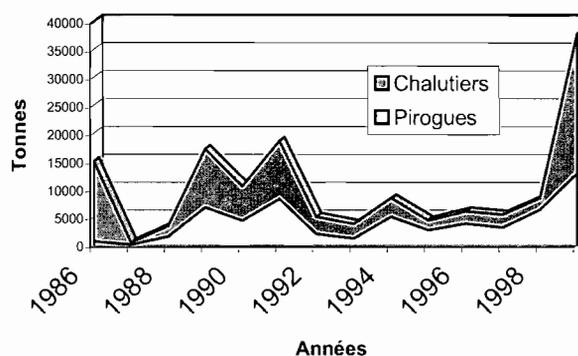


FIG. 3. — Prises annuelles de poulpes au Sénégal.
Annual octopus catches off the coast of Senegal.

Interprétation

Un rapport entre les conditions du milieu et les modifications d'abondance des populations du poulpe *Octopus vulgaris* a été pressenti depuis longtemps, en particulier parce que les larves de cette espèce sont pélagiques.

D'importantes variations d'abondance du poulpe commun ont déjà été relevées en d'autres lieux. REES (1950) décrit les « infestations » de poulpe observées l'été 1900 sur les côtes anglaises de la Manche et dès 1899 en France (Finistère). REES & LUMBY (1954) décrivent une nouvelle explosion démographique en 1950 devant le Devon et la Cornouaille, ainsi que de la Bretagne Nord à la péninsule de la Hague. Ils indiquent finalement que la température de l'eau en été aurait peu d'importance et que des hivers doux seraient favorables. MESNIL (1977) indique que les poulpes ont pratiquement disparu des rivages atlantiques après l'hiver 1962-1963, bien connu pour sa grande rigueur.

Le succès du recrutement serait directement influencé par l'impact des facteurs environnemen-

taux sur la survie des premiers stades planctoniques de vie de l'espèce. La disponibilité alimentaire (CUSHING, 1975, 1990), les contraintes physiques comme la turbulence ou la dispersion des œufs et larves (CUSHING, 1975, 1990 ; SINCLAIR, 1988 ; BAKUN, 1996) et la prédation (BAILEY & HOUDE, 1989) ressortent comme les principales causes de mortalité des populations marines à stade larvaire planctonique (FAURE, 2000).

Comme pour la survie des larves de poissons pélagiques en zone d'upwelling, la survie des larves de poulpes dépendrait donc en grande partie des caractéristiques de l'upwelling côtier. Sur les côtes nord-ouest africaines, les remontées d'eaux froides à la côte sont générées par le transport d'Ekman, dont l'intensité dépend de la force des vents alizés locaux qui soufflent de novembre à mai au Sénégal. Cet upwelling est le principal élément structurant de l'hydroclimat en induisant un apport en sels minéraux dans la zone euphotique. Cet apport détermine une production planctonique importante, base de la chaîne alimentaire et source d'enrichissement biologique.

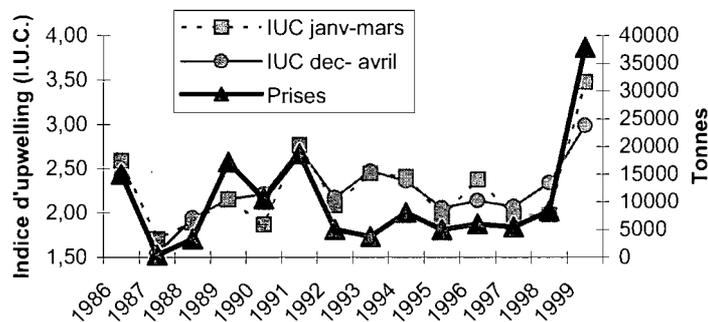


FIG. 4. — Évolution des prises annuelles de poulpes (effectuées essentiellement en été) et des indices d'upwelling côtier calculés à partir des données de vent du système Aviso au point 14°N-18°O pour deux intervalles de la saison hivernale précédente.

Annual catches of octopus and a coastal upwelling index (computed from Aviso winds at 14°N-18°W) for two different periods of the previous winter upwelling season.

CAVERIVIÈRE & DEMARCO (2002) ont recherché l'existence d'une relation entre les captures de poulpes au Sénégal, indices de son abondance, et la force de l'upwelling dont un index (I.U.C.) a été calculé à partir de la force et de la direction des vents. Les valeurs du vent de surface sont celles du

système Aviso réalisées à partir d'observations *in situ* et satellitaires pour le point 14° N-18° O, au large de la Petite Côte du Sénégal, et fournies par Météo France (4 valeurs par jour des composantes méridiennes et latitudinales du vent). Des valeurs moyennes d'I.U.C. ont été calculées par jour, par

mois, puis par saison, pour la période d'alizés marqués (décembre à avril) ainsi que pour le cœur de cette période (janvier-mars). La figure 4 résume l'évolution des valeurs des I.U.C. saisonniers, ainsi que celle des captures de poulpe de la saison estivale suivante. Les coefficients de corrélation sont très hautement significatifs pour la période décembre-avril (0,80) et pour la période janvier-mars (0,85). LAURANS *et al.* (2002) utilisent un modèle global pour le même stock de poulpe qui intègre un effet de l'environnement représenté par les mêmes index de I.U.C. ; les coefficients de détermination, qui comprennent ou non l'exceptionnelle année 1999 (pour tester la capacité de prédiction du modèle), sont supérieurs à 0,70.

Ainsi, comme pour les larves de poissons pélagiques (CURRY & ROY, 1989 ; ROY *et al.*, 1992), le facteur trophique, qui dépend des remontées d'eaux froides riches en sels minéraux, jouerait vraisemblablement un rôle essentiel dans le succès du recrutement des poulpes. Cela n'est guère étonnant dans la mesure où les larves du poulpe commun ont à peu près la même taille (SAVILLE, 1987), vivent dans le même milieu (FAURE, 2000) et auraient la même alimentation que beaucoup de larves de poissons. Le rôle de l'environnement hydroclimatique sur les variations du recrutement serait d'autant plus marqué que, comme indiqué précédemment, une femelle de poulpe pond en moyenne deux cent cinquante mille œufs qu'elle protège et ventile, leur assurant ainsi un fort taux de viabilité. De plus, et surtout, le cycle de vie au Sénégal est court : un an ; ainsi, il n'y a pas de chevauchement des générations, toute la pêche d'une année portera sur des individus recrutés cette même année, principalement pendant l'été. Il ne pourra y avoir compensation, pour la pêche d'une année, d'un mauvais recrutement par un meilleur, comme pour l'exploitation d'espèces marines à plus longue durée de vie.

De forts vents alizés n'auraient cependant pas l'effet négatif noté pour les larves de poissons et créé par l'augmentation de la turbulence et de la dérive vers le large, peut-être parce que les larves de poulpe ont une capacité de nage élevée (VILLANUEVA *et al.*, 1996) qui leur permettrait de surmonter la dispersion de la nourriture induite par la turbulence. D'autre part, il est bien connu que la

Petite Côte du Sénégal est une zone de rétention côtière qui limite la dispersion des larves vers le large (ROY, 1991, 1998). Les relations poulpe-environnement apparaissent moins variables au large de la Mauritanie et du Maroc (FAURE, 2000 ; DEMARCO & FAURE, 2000), où les conditions hydroclimatiques sont moins variables qu'au Sénégal.

Il se pose la question de savoir pourquoi de fortes augmentations de l'abondance en poulpe n'ont pas été détectées au Sénégal avant l'année 1986, alors que des conditions d'upwelling favorables à un bon recrutement ont existé antérieurement. Comme la pêche au poulpe est très importante en Mauritanie depuis plus de trente ans et que des chalutiers travaillent régulièrement depuis au moins la même période sur les zones du plateau continental sénégalais où sont apparus les poulpes à partir de 1986, il est loisible de penser que si de telles augmentations avaient existé, elles auraient été détectées et les poulpes exploités. Un facteur qui contrôlait la population des poulpes quand les conditions hydroclimatiques étaient favorables à la survie des larves et juvéniles doit avoir cessé de jouer son rôle.

Plusieurs auteurs ont tenté d'analyser les causes du remarquable accroissement des populations de poulpe au large du Sahara il y a une trentaine d'années. Tous s'accordent sur une relation plus ou moins directe avec une surpêche des Sparidés, dont l'abondance dans la zone a considérablement baissé, ce qui aurait diminué leur contrôle sur le recrutement des poulpes. On pourra trouver, entre autres, des descriptions et commentaires détaillés sur ce sujet dans PEREIRO & BRAVO DE LAGUNA (1980), GULLAND & GARCIA (1984).

CAVERIVIÈRE (1990, 1994-b) a recherché si, comme au large du Sahara, une diminution des populations de Sparidés ou/et d'autres espèces appartenant à la même communauté que le poulpe, pouvait être mise en relation avec l'explosion du poulpe devant la Gambie et le Sénégal. Les prises et, si possible, les rendements en Sparidés (pageot et dorades) et Serranidés (mérus) ont été particulièrement examinés, ces espèces étant considérées comme des prédateurs potentiels des juvéniles de poulpes car elles occupent les mêmes fonds, parti-

culièrement pendant la saison froide où s'effectue l'essentiel de leurs prises. Les résultats ne sont pas bien probants.

D'autres données peuvent être utilisées. Il s'agit des résultats des campagnes scientifiques de chalutage de fond portant sur l'ensemble du plateau continental sénégalais entre dix et cent mètres et réalisées de novembre 1986 à mars 1991 (CAVERIVIÈRE & THIAM, 1992).

L'abondance générale, et plus particulièrement celle des Serranidés, a diminué de plus de moitié entre les deux périodes. Comme la pêche était déjà bien développée avant 1986, on peut penser, dans le cadre d'un modèle simple de production, que les espèces démersales sont surexploitées au Sénégal depuis au moins la fin des années 1980.

La construction d'un tel modèle de production a été réalisée par la suite (CAVERIVIÈRE & THIAM, 1994) pour l'ensemble des espèces démersales du Sénégal capturées par la pêche industrielle et artisanale, à partir de l'évolution des rendements de la première. Il tend à montrer qu'il y a un début de surexploitation à partir de 1982, avec une aggravation par la suite. Comme le modèle ne prend pas en compte l'augmentation de l'effort nominal dû à l'amélioration technologique des engins de pêche et des navires, le niveau de surexploitation doit être plus fort que celui indiqué. Un des effets bien connu d'une pêche intensive est de diminuer for-

tement la proportion des individus âgés et une récente étude a montré que seuls ceux appartenant à des espèces de grande taille sont capables de manger du poulpe. Ce travail (DIATTA, 2000), résumé par DIATTA *et al.* (2002) et CAVERIVIÈRE (2002), porte sur l'examen des contenus stomacaux des prédateurs potentiels du poulpe dans ses zones d'abondance. Huit cent quarante-sept estomacs contenant de la nourriture ont été examinés, dont cent soixante-seize de sélaciens appartenant à treize espèces différentes et six cent soixante et onze de téléostéens appartenant à quarante-deux espèces. Seuls trois poulpes ont été trouvés chez deux espèces de sélaciens et treize chez huit espèces de téléostéens dont deux espèces de Thonidés ; il s'agissait de poulpes juvéniles et de restes (tabl. I). Les prédateurs sont grands, de trente-sept à cent quinze centimètres de longueur totale, la plupart dépassant les cinquante centimètres, et les poulpes consommés sont des juvéniles.

Il semble aussi (CAVERIVIÈRE, 2002) que les poulpes survivent souvent aux attaques des prédateurs, d'où un nombre important de poulpes vus ou pêchés avec des bras coupés. La prédation sur le poulpe semble donc faible et, comme déjà indiqué, il est évident que l'abondance des grands individus des espèces prédatrices a considérablement diminué en une vingtaine d'années devant le Sénégal, en raison d'une intense exploitation. Le contrôle de la population de poulpe par la prédation, qui existait probablement auparavant, aurait disparu.

TABLEAU I

Espèces étudiées par DIATTA (2000) qui ont montré des poulpes *Octopus vulgaris* dans les contenus stomacaux, avec la taille des prédateurs et le poids des poulpes

Fish species studied by Diatta (2000) with Octopus vulgaris among their stomach contents
Total length of the predators and weight of the Octopus consumed are indicated

PRÉDATEURS	ESTOMACS EXAMINÉS	LONGUEUR TOTALE (cm) DU PRÉDATEUR	NOMBRE OCTOPUS	POIDS (g) OCTOPUS
<i>Scyliorhinus cervignoni</i>	2	51,2	1	0,09
<i>Squatina oculata</i>	14	113,1-91,4	2	251-126
<i>Epinephelus aeneus</i>	39	61,3-70,6	3	2,2-33-22
<i>Rachycentron canadum</i>	28	79,3-92,5	2	6,2-108
<i>Coryphaena hippurus</i>	13	110,5	1	40
<i>Lutjanus agenmes</i>	103	68,5-115,5	2	0,5-108
<i>Pagrus auriga</i>	1	37,1	1	2,5
<i>Hyperoglyphe moselii</i>	105	69,5-73,5	2	20-166
<i>Euthynnus alleteratus</i>	52	61,1	1	13
<i>Sarda sarda</i>	11	52,5	1	5

LA CREVETTE ROSE (*PENAEUS NOTIALIS*)

Présentation de l'espèce

Dans sa phase marine, l'espèce vit sur des fonds meubles (vaseux et vaso-sableux) entre la côte et soixante-cinq mètres de profondeur. Les larves sont pélagiques et les juvéniles grandissent dans les estuaires. Les plus fortes concentrations d'adultes sont trouvées entre vingt-cinq et quarante-cinq mètres au Sénégal, où l'espèce peut atteindre dix-neuf centimètres de longueur totale pour un poids approchant les quatre-vingts grammes (BONDY, 1968 ; LHOMME, 1981).

Penaeus notialis appartient à la communauté des espèces eurybathes ou de la thermocline telle que définie par FAGER & LONGHURST (1968) et modifiée par CAVERIVIÈRE & RABARISON ANDRIAMIRADO (1988). Ce petit groupe a des affinités avec les espèces de la communauté côtière des Sciaenidés et, dans une moindre mesure, avec les espèces plus profondes de la communauté des Sparidés.

Cette communauté des espèces eurybathes comprend beaucoup de séliaciens qui sont capables de s'adapter rapidement à des changements de pression et de température.

L'exploitation de la crevette rose par des chalutiers spécialisés est une des principales activités de pêche en Afrique de l'Ouest.

Augmentation de l'abondance

Bien que l'espèce soit exploitée depuis longtemps dans beaucoup de régions et qu'elle ait fait l'objet d'un important effort de recherche, l'évolution des captures et des rendements est assez mal documentée jusqu'aux années récentes. En effet, de nombreux stocks sont situés au large de pays qui ont connu des situations de guerre ou de troubles (Guinée Bissau, Sierra Leone, Liberia), ou encore situés dans des zones pétrolifères (Côte-d'Ivoire, Nigeria, Gabon, et sans doute aussi Cameroun).

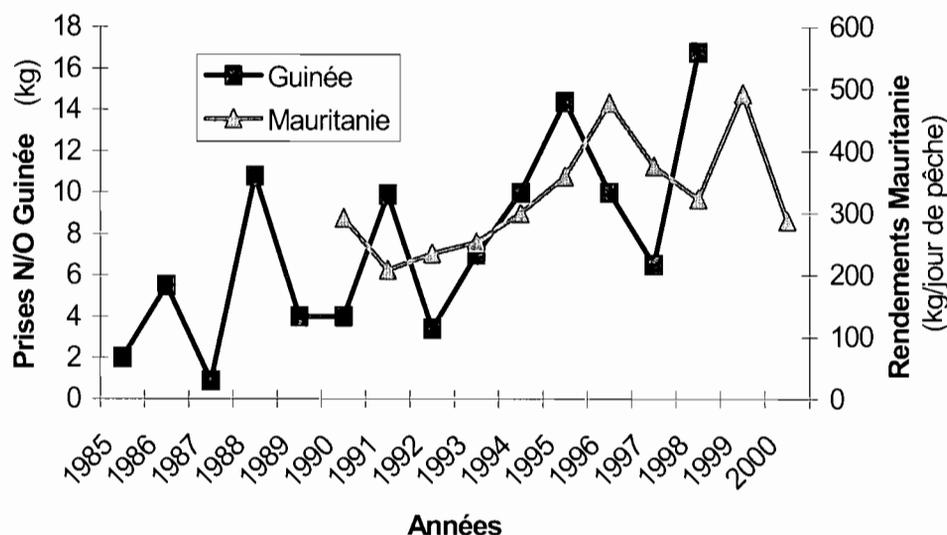


FIG. 5. — Captures totales de *Penaeus notialis* dans la communauté à Sciaenidés de Guinée lors des campagnes scientifiques de chalutage de 1985 à 1998 (source : C.N.S.H.B.) et rendements (1990-2000) en *Penaeus notialis* des crevettiers en Mauritanie (C.N.R.O.P.-I.E.O., 2001). Annual catches of *Penaeus notialis* during the 1985-1998 trawling surveys of the Sciaenidae community of Guinea (data source: CNSHB), and 1990-2000 *Penaeus notialis* catches per unit of effort of shrimp trawlers off the coast of Mauritania (CNROP-IEO, 2001).

Il semble cependant qu'il y aurait, par rapport aux périodes anciennes de la pêche à la crevette, une augmentation des stocks, ou du moins de la partie disponible pour la pêche.

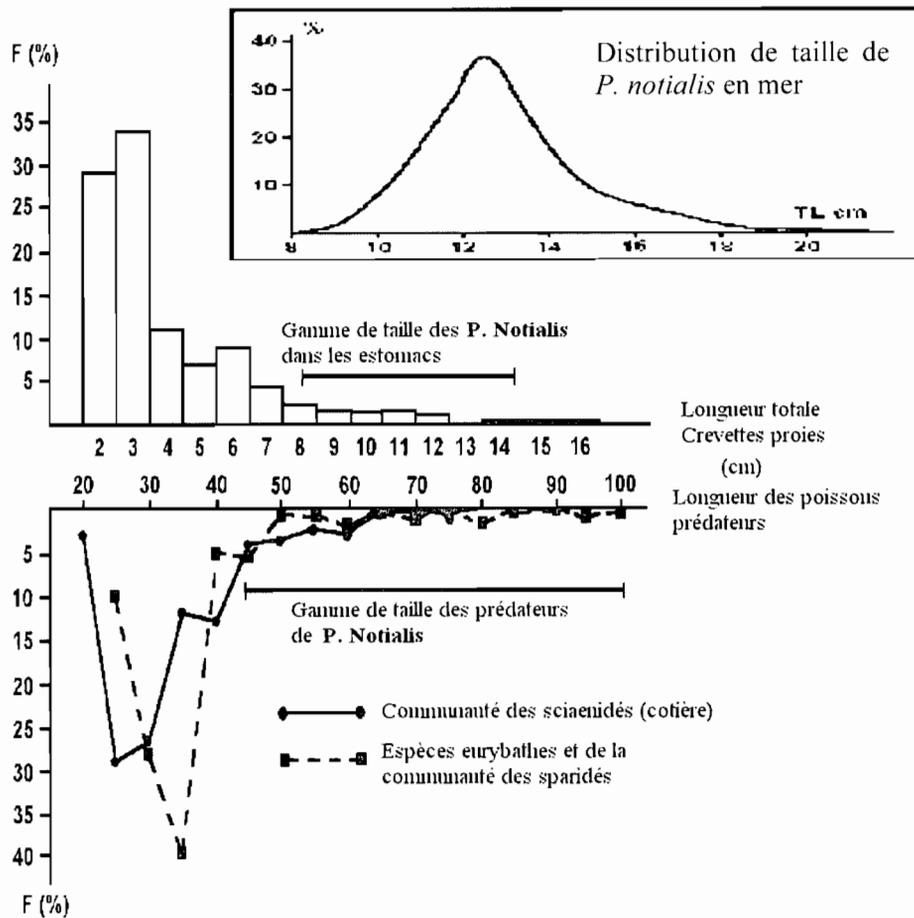


FIG. 6. — Distribution de fréquence de l'ensemble des crevettes-proies (en haut), avec la gamme de taille des crevettes roses trouvées dans les estomacs et la distribution des crevettes roses capturées sur les fonds de pêche (les abscisses des 2 graphes sont superposées). En bas : Distributions de fréquence, regroupées en fonction des communautés d'appartenance, des principales espèces prédatrices de crevettes sur les fonds de pêche à crevette rose, ainsi que la gamme de taille permettant la prédation sur cette dernière.

Top: Size frequency distribution for whole (all species) prey shrimps, with the size range of pink shrimp in predator stomachs and the size distribution of pink shrimp trawled on Senegalese shrimping grounds (the x-scale of the 2 graphs are superimposed). Bottom: Size frequency distribution for fishes preying on shrimp, with the size range of pink shrimp predators.

Le modèle de Fox utilisé par LHOMME (1981) pour le stock situé entre la Casamance et les îles Bissagos indique une prise maximale soutenable (M.S.Y.) d'environ deux mille cinq cents tonnes pour la période 1967-1978, alors que les prises en crevette rose y sont de l'ordre de cinq mille tonnes depuis de nombreuses années. Pour le stock de Sierra Leone-Liberia, une première estimation du

M.S.Y. a été de mille huit cent soixante-dix tonnes pendant la période 1969-1976 (F.A.O., 1993). Plus tard, Le M.S.Y. a été estimé à six à huit mille tonnes pour la période 1985-1990, avec cependant un faible ajustement, et les prises de crevette rose furent largement plus élevées que la première estimation du M.S.Y. OGBONNA (2001) analyse la pêche à la crevette au Nigeria ; il souligne qu'à

partir de 1991 les prises en crevettes peneides (*P. notialis* étant largement prépondérante) dépassent très largement le M.S.Y. qui avait été précédemment estimé entre trois mille cinq cents et quatre mille tonnes.

Des chercheurs travaillant dans les régions concernées nous ont fait part d'un développement récent de la pêche à la crevette rose en Mauritanie et en Guinée, qui serait dû à une augmentation de l'abondance (INÉJH, DOMAIN, *comm. pers.*). Cette augmentation (fig. 5) serait détectable à partir des résultats des campagnes de chalutage en Guinée, bien que le chalut utilisé et la zone prospectée (communauté côtière des Sciaenidés) soient mal adaptés à l'échantillonnage de la crevette rose, et aussi dans les rendements des crevettiers en Mauritanie.

Interprétation

L'augmentation d'abondance de la crevette rose a été mise en relation (CAVERIVIÈRE & RABARISON ANDRIAMIRADO, 1997) avec une diminution de la pression de la prédation, ceci à partir d'une étude du régime alimentaire des prédateurs potentiels qui a été réalisée en 1986 au Sénégal (RABARISON ANDRIAMIRADO, 1986 ; RABARISON ANDRIAMIRADO & CAVERIVIÈRE, 1989). Les contenus stomacaux de deux mille six cent cinquante-sept poissons de plus de vingt centimètres de longueur totale ont été analysés. Ces poissons appartiennent à trente-deux espèces différentes et proviennent des lieux de pêche à la crevette rose, ils sont considérés comme des prédateurs potentiels de cette dernière. Si trois mille quatre cent trois crevettes ont été trouvées, faisant de cet item un groupe de proies prédominant, seuls vingt-sept restes de crevette rose en faisaient partie. C'est la petite crevette *Parapenaeopsis atlantica* qui représentait l'essentiel de ce groupe. Les crevettes roses ingérées étaient des immatures de seulement quelques mois, récemment arrivées des nurseries en estuaires. Les vingt-sept estomacs contenant de la crevette rose (une crevette par estomac) appartenaient à de grands individus de neuf espèces, dont cinq sélaciens et une espèce pélagique ; seule une espèce abondante sur les fonds à crevette était un prédateur. Cependant, la prédation de cette espèce sur la crevette n'est possible que pour des individus de plus de plus de

quarante-cinq centimètres de longueur totale, qui ne représentent que moins de quatre pour cent des individus capturés.

La figure 6 représente la distribution de fréquence de toutes les crevettes-proies, avec la gamme de taille des crevettes roses trouvées dans les estomacs et la distribution des crevettes roses capturées sur les fonds de pêche. Cette figure comprend également les distributions de fréquence, regroupées en fonction des communautés d'appartenance, des principales espèces prédatrices de crevettes sur les fonds de pêche à crevette rose, ainsi que la gamme de taille permettant la prédation sur cette dernière. Les crevettes roses ingérées sont en bout de distribution des crevettes-proies et en première partie de la distribution des crevettes roses capturées par les chalutiers, et seuls des prédateurs de grande taille, dont l'abondance est faible, peuvent en consommer.

L'importance de la prédation étant fonction de l'abondance et de la taille des espèces prédatrices, ainsi que de la présence d'individus de *Penaeus notialis* situés dans la gamme de taille permettant la prédation, elle serait en définitive très faible sur les populations marines de *P. notialis* au Sénégal, et cela doit pouvoir être généralisé à plusieurs stocks de cette crevette au large de l'Afrique de l'Ouest. Comme déjà indiqué dans le cas du poulpe examiné plus haut, il est évident que l'abondance des grands individus des espèces prédatrices a considérablement diminué en une vingtaine d'années devant le Sénégal et ailleurs en Afrique, en raison d'une intense exploitation. Du fait de l'activité des crevettiers, qui en cherchant la crevette déciment les prédateurs naturels de cette espèce, la prédation humaine aurait pu remplacer la prédation naturelle sans que les niveaux d'abondance de la crevette rose n'en souffrent outre mesure.

On a pu s'interroger sur le rôle que pourraient jouer les rejets de poissons par les crevettiers dans une augmentation de l'abondance en crevette, par un accroissement de la nourriture disponible pour cette dernière. RABARISON ANDRIAMIRADO & CAVERIVIÈRE (1989) se sont intéressés à cette question et concluent, entre autre après une étude de l'importance des rejets, qu'il est peu probable que les crevettes roses tirent vraiment profit des rejets en poissons.

CONCLUSION

IL EXISTE des points communs importants entre les trois espèces étudiées en ce qui concerne leurs augmentations et variations d'abondance. Rappelons que l'explosion démographique du baliste serait essentiellement en rapport avec des facteurs de l'environnement ; l'explosion du poulpe au Sénégal, ainsi que ses variations d'abondance, avec des facteurs de l'environnement couplés avec une forte diminution de ses prédateurs par la pêche annihilant leur rôle de régulation sur le stock ; l'augmentation d'abondance de la crevette rose serait due essentiellement à la diminution de ses prédateurs.

Les trois espèces ont une courte durée de vie, un an pour le poulpe, une longévité maximale de vingt mois pour la crevette rose et la plus grande partie de la biomasse de baliste est composée de poissons de deux ans et moins. Une courte durée de vie va de pair avec un renouvellement rapide des populations et il est bien connu que c'est un facteur de résistance à une exploitation intensive. CADDY (1983) et CADDY & RODHOUSE (1998), considèrent que la surexploitation des poissons de fond a un impact positif sur la productivité des céphalopodes, dont la plupart sont des espèces opportunistes à courte durée de vie, et d'autres espèces à brève durée de vie.

Les trois espèces ont peu de prédateurs naturels à leur stade adulte et même juvénile, tout au moins depuis que la pression de pêche a fortement réduit le nombre de vieux individus des espèces susceptibles de les consommer. Cela a été montré par des études spécifiques de contenus stomacaux pour le

poulpe et la crevette rose et cela est fort probable pour le baliste. Cette dernière espèce présente une peau très dure et une première épine dorsale développée et très robuste, que le baliste verrouille en position dressée en cas de danger, gênant ainsi pour le moins un engouffrement direct tel que pratiqué par de nombreuses espèces prédatrices. L'importance relative des séliaciens comme prédateurs de crevettes roses et de poulpes a été notée et les séliaciens sont des espèces particulièrement sensible à l'exploitation, du fait d'une maturité sexuelle tardive (en rapport avec une importante durée de vie) couplée à une faible fécondité. La diminution de la pression de prédation expliquerait l'augmentation des biomasses exploitables de crevette rose, permettant à la pêche de prendre la part des prédateurs disparus. Le rôle régulateur de la prédation sur le stock de poulpe aurait disparu, permettant l'émergence de celui-ci quand les conditions du milieu sont favorables à la vie larvaire ; la diminution de ce rôle serait peut être également une des causes de l'explosion démographique du baliste.

Les deux espèces à explosions démographiques, le baliste et le poulpe, ont en commun la garde et le soin donné aux œufs, deux cent cinquante mille en moyenne pour le poulpe et plusieurs dizaines de milliers pour le baliste. Ces œufs donnent pratiquement tous des larves viables qui entament une vie pélagique. Si les conditions du milieu sont favorables à la survie des larves, cette stratégie de reproduction peut conduire aux explosions observées, couplée au moins pour le poulpe avec la diminution ou l'absence du rôle régulateur de la prédation sur les juvéniles et adultes.

BIBLIOGRAPHIE DES SOURCES CITÉES

- BAILEY (K. M.) & E. D. HOUDE, 1989. — « Predation on Eggs and Larvae of Marine Fishes and the Recruitment Problem », *Adv. Mar. Biol.*, 25: pp. 1-82.
- BAKUN (A.), 1996. — *Patterns in the Ocean. Ocean Processes and Marine Populations Dynamics*, California Sea Grant/Centro de investigaciones biológicas del Noroeste, 323 p.
- BARRY-GÉRARD (M.), T. DIOUF & A. FONTENEAU (éd.), 1994. — *L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise*, Paris, Orstom, t. II, 424 p. (coll. *Colloques et séminaires*).
- BINET (D.), 1977. — *Contribution à la connaissance du zooplancton néritique ivoirien : Écologie descriptive et dynamique*, th. doct. État sciences nat., univers. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, Paris, Orstom, 282 p.
- BINET (D.), 1983. — « Zooplancton des régions côtières à upwellings saisonniers du golfe de Guinée », *Océanogr. Trop.*, 18, 2 : pp. 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 », *Aquat. Living Resour.*, 1 : pp. 115-132.
- BONDY (E. de), 1968. — « Observations sur la biologie de *Penaeus duorarum* au Sénégal », Centre rech. océanogr. Dakar-Thiaroye, *Doc. Sci.*, 16 : 50 p.
- BOYLE (P. R., ed.), 1987. — *Cephalopod Life Cycles*, vol. II: *Comparative Reviews*, Londres, Academic Press, 441 p.
- C.N.R.O.P.-I.E.O., 2001. — *Rapport de la sixième rencontre C.N.R.O.P./I.E.O.*, Tenerife, 11-14 mai 2001.
- CADDY (J. F., ed.), 1983. — « Advances in Assessment of World Cephalopod Resources », *FAO Fisheries Technical Paper*, 231: 452 p.
- CADDY (J.F.), 1983. — « The Cephalopods: Factors Relevant to Their Population Dynamics and to the Assessment and Management of Stocks », in CADDY (ed., 1983): pp. 416-452.
- CADDY (J. F.) & P. G. RODHOUSE, 1998. — « Cephalopod and Groundfish Landings: Evidence for Ecological Change in Global Fisheries? », *Rev. Fish Biol. Fish.*, 8 (4): pp. 431-444.
- CAVERIVIÈRE (A) & M. THIAM, 1994. — « Essai d'application d'un modèle global à l'ensemble des espèces démersales côtières du Sénégal », in BARRY-GÉRARD *et al.* (éd., 1994) : pp. 323-332.
- CAVERIVIÈRE (A.) & E. SUISSE de SAINTE CLAIRE, 1980. — « Recherches des larves de thoniés dans l'Atlantique tropical-oriental : Campagnes effectuées en 1976-1977 par le N/O *Capricorne* », Centre recherches océanographiques Abidjan, *Doc. Scient.*, 11 (1) : pp. 37-72.
- CAVERIVIÈRE (A.) & G. A. RABARISON ANDRIAMIRADO, 1988. — « Captures secondaires et

- rejets de la pêche crevette à *Penaeus notialis* du Sénégal », Centre rech. océanogr. Dakar-Thiaroye, *Doc. Scient.*, 111 : pp. 1-113.
- CAVERIVIÈRE (A.) & G. A. RABARISON ANDRIAMIRADO, 1997. — « Minimal Fish Predation for the Pink Shrimp *Penaeus notialis* in Senegal (West Africa) », *Bulletin of Marine Science*, 61 (3): pp. 685-695.
- CAVERIVIÈRE (A.) & H. DEMARCO, 2002. — « Indices d'abondance du poulpe commun et intensité de L'upwelling côtier au Sénégal », in CAVERIVIÈRE *et al.* (éd., 2002) : pp. 143-156.
- CAVERIVIÈRE (A.) & M. THIAM, 1992. — « Indices d'abondance et niveaux d'exploitation des espèces démersales du plateau continental sénégalais. Estimations à partir des résultats des campagnes de chalutage stratifié (1986-1991) », Centre rech. océanogr. Dakar-Thiaroye, *Doc. Sci.*, 132 : 147 p.
- CAVERIVIÈRE (A.), 1982. — « Le baliste des côtes africaines (*B. carolinensis*). Biologie, prolifération et possibilités d'exploitation », *Oceanologica Acta*, 5, 4 : pp. 453-459.
- CAVERIVIÈRE (A.), 1991. — « L'explosion démographique du baliste (*Balistes carolinensis*) en Afrique de l'Ouest et son évolution en relation avec les tendances climatiques », in CURY & ROY (éd., 1991) : pp. 354-367.
- CAVERIVIÈRE (A.), 1994-a. — « Les fluctuations d'abondance du baliste (*B. carolinensis*) », in BARRY-GÉRARD *et al.* (éd., 1994) : pp. 257-264.
- CAVERIVIÈRE (A.), 1994-b. — « Le poulpe (*Octopus vulgaris*) au Sénégal : une nouvelle ressource », in BARRY-GÉRARD *et al.* (éd., 1994) : pp. 245-256.
- CAVERIVIÈRE (A.), 2002. — « Éléments du cycle de vie du poulpe *Octopus vulgaris* des eaux sénégalaises », in CAVERIVIÈRE, THIAM & JOUFFRE (éd., 2002) : pp. 105-125.
- CAVERIVIÈRE (A.), F. CONAND & E. SUISSE de SAINTE CLAIRE, 1976. — « Distribution et abondance des larves de thonidés dans l'Atlantique tropico-oriental. Études des données de 1963 à 1974 », *Doc. Scient.*, Centre recherches océanographiques Abidjan, 7 (2) : pp. 49-70.
- CAVERIVIÈRE (A.), M. KULBICKI, F. GERLOTTO & J. KONAN, 1981. — « Bilan des connaissances actuelles sur *Balistes carolinensis* dans le golfe de Guinée », Centre rech. océanogr. Abidjan, *Doc. Sci.*, 12, 1 : 78 p.
- CAVERIVIÈRE (A.), M. THIAM & D. JOUFFRE (éd.), 2002. — *Le poulpe commun Octopus vulgaris. Sénégal et côtes nord-ouest africaines*, Paris, I.R.D., 385 p. (coll. *Colloques et séminaires*).
- CAVERIVIÈRE (A.), 1990. — « Étude de la pêche du poulpe (*Octopus vulgaris*) dans les eaux côtières de la Gambie et du Sénégal. L'explosion démographique de l'été 1986 », *Centre Rech. Océanogr. Dakar Thiaroye, Doc. Sci.*, 116 : 42 p.
- CONAND (F.), 1977. — « Œufs et larves de la sardinelle ronde (*Sardinella aurita*) au Sénégal : distribution, croissance, mortalité, variations d'abondance de 1971 à 1976 », *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, 150 (3) : pp. 201-214.
- CURY (P.) & C. ROY (éd.), 1991. — *Pêcheries Ouest-Africaines : Variabilité, instabilité et changements*, Paris, Orstom, 525 p.
- CURY (P.) & C. ROY, 1989. — « Optimal Environmental Window and Pelagic Fish Recruitment Success in Upwelling Areas »,

- Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 (4) : pp. 670-680.
- CUSHING (D. H.), 1975. — « The Natural Mortality of the Plaice », *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 36: pp. 150-157.
- CUSHING (D. H.), 1990. — « Plankton Production and Year-Class Strength in Fish Populations: An Update of the Match/Mismatch Hypothesis », *Adv. Mar. Biol.*, 9: pp. 295-354.
- DEMARCO (H.) & V. FAURE, 2000. — « Coastal Upwelling and Associated Retention Indices Derived from Satellite SST. Application to *Octopus vulgaris* Recruitment », *Oceanol. Acta.*, 23 (4): pp. 391-408.
- DIATTA (Y.), 2000. — *Le régime alimentaire du poulpe commun, Octopus vulgaris Cuvier, 1797 et de ses prédateurs potentiels au long de la côte du Sénégal (Atlantique orientale tropicale)*. th. doct. 3^e cycle, univers. Dakar, n° 49, 136 p.
- DIATTA (Y.), F. L. CLOTILDE-BA & C. CAPAPÉ, 2002. — « Le régime alimentaire de *Octopus vulgaris* et de ses prédateurs potentiels devant le Sénégal », in CAVERIVIÈRE *et al.* (éd., 2002) : pp. 87-104.
- DOMAIN (F.), D. JOUFFRE & A. CAVERIVIÈRE, 2000. — « Growth of *Octopus vulgaris* from Tagging in Senegalese Waters », *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80 (4): pp. 699-706.
- F.A.O., 1993. — « Groupe de travail COPACE sur les ressources démersales du plateau et du talus continental de la Guinée-Bissau, de la Guinée et de la Sierra Leone (Conakry, 4-9 février 1991) », *F.A.O., COPACE/PACE/Ser.*, 91/54, 206 p.
- FAO, 1997. — « Review of the State of World Fishery Resources: Marine Fisheries », *FAO Fisheries Circular*, 920, 173 p.
- FAGER (E. W.) & A. R. LONGHURST, 1968. — « Recurrent Group Analysis of Species Assemblages of Demersal Fish in the Gulf of Guinea », *J. Fish. Bd. Canada*, 25 (7): pp. 1405-1421.
- FAURE (V.), 2000. — *Dynamiques spatiale et temporelle des populations de poulpes (Octopus vulgaris) en Afrique de l'Ouest: Influence des fluctuations environnementales et des relations interspécifiques*, th. doct., univers. Montpellier-II, 403 p.
- GARNAUD (J.), 1960. — « La ponte, l'éclosion, la larve de baliste, *Balistes capriscus* (Linné 1758) », *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, (1169), 6 p.
- GERLOTTO (F.), B. STEQUERT & M. A. BARBIERI, 1980. — « Premiers résultats d'observations sur la biologie de *Balistes capriscus* (Gmel.) dans la partie occidentale du golfe de Guinée », *F.A.O., COPACE/PACE Ser.*, 80/21 : pp. 30-48.
- GULLAND (J. A.) & S. GARCIA, 1984. — « Observed Patterns in Multispecies Fisheries », in MAY (ed., 1984): pp. 155-190.
- JOUFFRE (D.), S. LANCO, D. GASCUEL & A. CAVERIVIÈRE, 2002. — « Niveaux d'exploitation des stocks de poulpes du Sénégal de 1996 à 1999 et tailles minimales de captures: Une évaluation par modélisation analytique », in CAVERIVIÈRE *et al.* (éd., 2002) : pp. 269-295.
- LANG (M. A.) & F. G. HOCHBERG (éd.), 1997. — *The Fishery and Market Potential of Octopus in California*, Washington, Smithsonian Institution, 192 p.
- LAURANS (M.), D. GASCUEL & A. CAVERIVIÈRE, 2002. — « Application d'un modèle global avec effet de l'environnement au stock de poulpe du Sénégal », in CAVERIVIÈRE *et al.* (2002) : pp. 255-267.

- LHOMME (F.), 1981. — *Biologie et dynamique de Penaeus (Farfante Penaeus) notialis (Perez Farfante 1967) au Sénégal*, th. doct. État sciences, univers. Pierre-et-Marie-Curie, Paris-VI, 248 p.
- MAHÉ (G.), 1987. — *Étude de la variabilité des apports hydriques continentaux dans le golfe de Guinée en liaison avec son hydrologie océanique de surface*, mém. D.E.A. nation. hydrologie, univers. Orsay, Paris-XI, 103 p.+ ann.
- MANGOLD (K.), 1997. — « *Octopus vulgaris*: Review of the biology », in LANG & HOCHBERG (éd., 1997) : pp. 85-90.
- MAY (R. M.) (ed.), 1984. — *Exploitation of Marine Communities*. Dahlem Konferenzen 1984, Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo, Springer-Verlag.
- MESNIL (B.), 1977. — *L'exploitation des céphalopodes. Situation et perspectives*, Informations I.S.T.P.M., 265, 21 p.
- OGBONNA (J. C.), 2001. — « Reducing the Impact of Tropical Shrimp Trawling Fisheries on the Living Marine Resources Through the Adoption of Environmentally Friendly Techniques and Practices in Nigeria », *FAO Fisheries Circular*, 974 : pp. 188-215.
- PEREIRO (J. A.) & G. BRAVO de LAGUNA, 1980. — « Dynamique des populations et évaluation des stocks de poulpe de l'Atlantique Centre-Est », *F.A.O., COPACE-PACE Ser.* 80/18, 57 p.
- RABARISON ANDRIAMIRADO (G. A.) & A. CAVERIVIERE, 1989. — « Les régimes alimentaires des prédateurs potentiels de la crevette *Penaeus notialis* au Sénégal. Place trophique des crevettes », Centre rech. océanogr. Dakar-Thiaroye, *Doc. Scient.*, 113, 79 p.
- RABARISON ANDRIAMIRADO (G. A.), 1986. — *Les captures secondaires de la pêche à la crevette Penaeus notialis au Sénégal : répartition, importance, régime alimentaire des prédateurs potentiels*, th. 3^e cycle, univers. de Bretagne occidentale, 254 p.
- REES (W. J.) & J. R. LUMBY, 1954. — « The Abundance of Octopus in the English Channel », *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 33: pp. 515-536.
- REES (W. J.), 1950. — « The Distribution of *Octopus vulgaris* Lamarck in British Waters », *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 29: pp. 361-382.
- ROY (C.), 1989. — « Fluctuations des vents et variabilité de l'upwelling devant les côtes du Sénégal », *Oceanologica Acta*, 12, 4 : pp. 361-369.
- ROY (C.), 1991. — « Les upwellings: le cadre physique des pêcheries côtières ouest-africaines », in CURY & ROY (éd., 1991) : pp. 38-65.
- ROY (C.), 1998. — « An Upwelling-Induced Retention Areas off Senegal: A Mechanism to Link Upwelling and Retention Processes », *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 19: pp. 89-98.
- ROY (C.), P. CURY & S. KIFANI, 1992. — « Pelagic Fish Recruitment Success and Reproductive Strategy in Upwelling Areas: Environmental Compromises », *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 12: pp. 135-146.
- SAVILLE (A.), 1987. — « Comparisons Between Cephalopods and Fish of Those Aspects of the Biology Related to Stock Management », in BOYLE (ed., 1987): pp. 277-290.
- SINCLAIR (M.), 1988. — *Marine Populations: An Essay on Population Regulation and Speciation*, University of Washington, Press Seattle, 252 p.

SOUTHWARD (A. J.), 1980. — « The Western English Channel, An Inconstant Ecosystem? », *Nature*, 285, 5764: pp. 361-366.

TAIT (R. W.), 1986. — *Aspects physiologiques de la sénescence post reproductive chez Octopus vulgaris*, th. doct., univers. Paris-VI, 250 p.

VILLANUEVA (R.), C. NOZAS & S. (von) BOLETZKY, 1996. — « Swimming Behaviour and Food Searching in Planktonic *Octopus vulgaris* Cuvier from Hatching to Settlement », *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 208: pp. 169-184.

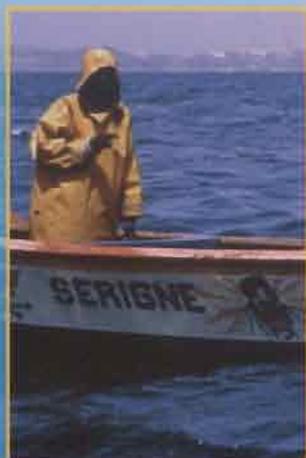




COMMISSION
EUROPÉENNE

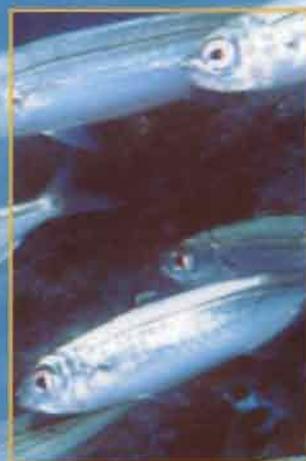
Recherche communautaire

EUR/21126



Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi-siècle de changement

Actes du Symposium International
Dakar, Sénégal, 24-28 Juin 2002



IRD

Institut de recherche
pour le développement

La recherche européenne vous intéresse?

Notre magazine **RDT info** vous tient au courant des principaux développements dans ce domaine (résultats, programmes, événements, etc.).

RDT info est disponible gratuitement en allemand, en anglais et en français, sur simple demande à:

Commission européenne
Direction générale de la recherche
Unité «Information et communication»
B-1049 Bruxelles
Fax (32-2) 29-58220
E-mail: research@cec.eu.int
Internet: http://europa.eu.int/comm/research/rtdinfo/index_fr.html

Lecture-correction et révision des textes:

Textes en français: Charles H. A. Masson, assisté de Ousmane Camara & de Habib Gassama
Textes en anglais: Alain Damiano, Venceslas Goudiaby & Amy Karafin
Secrétariat des actes: Oumy Ba

Réalisation éditoriale: mise en pages:

Charles Masson Édition
B.P. 23751 Dakar-Ponty
Dakar (Sénégal)
Téléphone: (221) 835 59 89 - 879 11 55 - 879 11 51
Télécopie: (221) 879 11 52
Adresse électronique: cha.edition@sentoo.sn

Photos en couverture: Pêcheurs de poulpe sur une pirogue © IRD
Boops boops © Robert Patzner

IRD

IRD - Institut de recherche pour le développement
213, rue La Fayette
F - 75480 Paris Cedex 10
Téléphone: (33-1) 48 03 77 77
Fax: (33-1) 48 03 08 29
Site web: <http://www.ird.fr/>

COMMISSION EUROPEENNE

Direction Générale de la Recherche
Direction N - Coopération scientifique internationale
Unité 2 - Activités communautaires de coopération
B-1049 Bruxelles
Fax: (32-2) 29-66252
E-mail: inco@cec.eu.int

***Europe Direct est un service destiné à vous aider à trouver des réponses
aux questions que vous vous posez sur l'Union européenne.***

**Un numéro unique gratuit (*):
00 800 6 7 8 9 10 11**

(*) Certains opérateurs de téléphonie mobile ne permettent pas l'accès aux numéros 00 800 ou peuvent facturer ces appels.

De nombreuses autres informations sur l'Union européenne sont disponibles sur l'internet via le serveur Europa (<http://europa.eu.int>).

Une fiche bibliographique figure à la fin de l'ouvrage.

Luxembourg: Office des publications officielles des Communautés européennes, 2005

ISBN 92-894-7480-7

© Communautés européennes, 2005
Reproduction autorisée, moyennant mention de la source

Printed in Belgium

IMPRIMÉ SUR PAPIER BLANCHI SANS CHLORE

PÊCHERIES MARITIMES, ÉCOSYSTÈMES & SOCIÉTÉS EN AFRIQUE DE L'OUEST :

Un demi-siècle de changement

**Actes du symposium international
Dakar — Sénégal — 24-28 juin 2002**

**Pierre CHAVANCE, Moctar BÂ, Didier GASCUEL,
Jan Michael VAKILY & Daniel PAULY**

Éditeurs scientifiques

Collection des Rapports de recherche halieutique ACP-UE, numéro 15, Vol.1
(ISSN 1026-6992)

Bruxelles
Octobre 2004