Synthèse des résultats

(Les auteurs cités renvoient aux communications contenues dans le présent ouvrage).

Le poulpe commun *Octopus vulgaris* est apparu en grandes quantités à la fin des années 1960 dans les prises des chalutiers opérant devant les côtes sahariennes. Une première explosion démographique a été notée au Sénégal pendant l'été 1986, les prises ont ensuite varié largement d'une année sur l'autre, de moins de 5000 à plus de 15000 t, jusqu'à la très forte explosion démographique de l'été 1999, avec une prise annuelle approchant les 40000 t. Les explosions démographiques ont aussi touché la Gambie et la Guinée-Bissau. Plus au Nord, au Maroc et en Mauritanie, dans une zone qui a pu représenter environ la moitié des captures annuelles mondiales de poulpes, l'espèce montre de moins grandes variations interannuelles mais les prises et surtout les rendements ont connu une diminution sensible pendant la décennie 1990. Le poulpe commun est actuellement une ressource essentielle de la pêche dans une vaste zone qui s'étend du sud Maroc à la Guinée-Bissau, la pêche étant elle-même une ressource de premier plan pour ces pays.

Malgré cette importance, les caractéristiques biologiques de l'espèce étaient jusqu'à récemment encore assez mal connues, en particulier celles dont la connaissance est un préalable à des recherches sur les meilleures conditions de pêche pour une exploitation durable de la ressource. Un programme de recherche sur ces problématiques a été réalisé de 1996 à 2000, en partenariat avec des institutions de recherche européennes et africaines. C'est le résultat de ces recherches qui est exposé dans le présent ouvrage. Cet ouvrage traite particulièrement du cas sénégalais où la plupart des recherches ont été effectuées et où la pêche artisanale du poulpe prédomine parfois sur la pêche industrielle, mais les résultats dans ce pays sont dans leur ensemble transposables aux autres pays de la région.

Caractéristiques biologiques et écologiques

Octopus vulgaris a une très large distribution et est rencontré des fonds très côtiers à 400 mètres de profondeur au moins. Dans la région, son abondance maximale se situe entre 15 et 100 m (Diallo, Diallo et Ortiz, Boumaaz et Dridi). Il se trouve sur tous les types de fond: rocheux, sableux, vaseux, mais les zones de plus grande abondance correspondent à des sédiments de sables fin à grossier, avec une teneur élevée en carbonates. Cette préférence serait liée à un facteur alimentaire (Caverivière). Dans les zones de sable et sable-vaseux, des observations en plongée ont montré que les poulpes occupent des terriers dont la profondeur et le diamètre sont fonction de la taille de l'occupant. Le creusement d'un terrier apparaît offrir une excellente protection au poulpe qui ne le quitterait que pour s'alimenter et se reproduire. Des migrations de moyenne ou grande amplitude, du nord au sud ou inversement, n'existeraient pas au niveau des juvéniles et adultes, d'après les 1200 recaptures de poulpes marqués au Sénégal et le mouvement des pêcheries. Au Sénégal, deux sous-populations semblent coexister, l'une côtière et l'autre plus profonde (Caverivière). L'examen des caractéristiques morphométriques n'a pas permis de différencier les poulpes du Nord de Dakar de ceux du Sud (Fall et Ndiaye), la méthode est cependant peu discriminante.

Le poulpe paraît avoir une alimentation de type opportuniste. Au Sénégal, des observations en plongée devant Dakar et la Petite Côte ont montré de nombreuses coquilles de mollusques bivalves récemment consommés devant presque chaque abri de poulpes (Caverivière). Le fait que les fortes abondances de poulpes se trouvent sur les fonds sableux et sablo-vaseux riches en coquillages et très pauvres en autres proies potentielles conforte l'idée que les bivalves (praires, amandes, venus, etc.) sont la proie préférentielle sur les fonds côtiers. D'autres études réalisées dans la région (Diatta *et al.* ; Dieng et Bakhayokho; Rodriguez Pino et Balguerias) indiquent une alimentation dominée par les petits crustacés. Cependant, ces dernières études sont effectuées à partir des contenus stomacaux, méthode qui aurait l'inconvénient de minorer de façon importante la part des mollusques dans l'alimentation. En effet, seule la chair du mollusque est ingérée et est rapidement digé-

rée, elle n'inclut pas de partie dure pouvant laisser une trace plus durable comme pour les crustacés et les poissons. Il est avéré que le poulpe est aussi cannibale.

Les poulpes sont aptes très tôt à se reproduire, dès 260 g pour certains mâles, plus tardivement pour les femelles, à partir de 500 g. Les pontes ont lieu toute l'année, mais deux périodes principales sont généralement reconnues (Caverivière; Dieng et Bakhayokho) dont l'importance pourrait varier entre le Sud et le Nord de la région, une période en hiver et une autre en fin de saison chaude qui prédominerait au Sénégal.

La femelle du poulpe pond des œufs oblongs d'environ 2 x 1 mm qui sont réunis en cordons fixés par une sécrétion de la femelle sur un substrat dur qui est souvent le toit d'un abri, d'où la nécessité pour elle de trouver ce type d'abri (fonds rocheux essentiellement). Les grosses femelles ont plus d'œufs que les petites et leur nombre moyen est estimé à 200000. Dès que la ponte est commencée, la femelle ne quitte plus l'abri et ne se nourrit plus. Elle garde, « ventile » et nettoie souvent les cordons d'œufs par des mouvements d'eau propulsés par son siphon. Le temps passé entre la ponte et l'éclosion des œufs dépend de la température de l'eau de mer ambiante. Au Sénégal (Caverivière), les durées de vie embryonnaire observées surviennent dans un intervalle de 15 à 87 jours (27 °C-17 °C). L'éclosion des œufs libère des larves peu différentes de l'adulte qui vont entamer une vie en pleine eau où elles font partie du zooplancton. Les femelles meurent généralement juste après la ponte, très amaigries, parfois après un délai de quelques jours. Des observations en bassin d'élevage montrent que la perte de poids peut commencer deux semaines avant la ponte et qu'à la mort cette perte peut atteindre 50 % du poids maximal atteint par la femelle. Les mâles perdent également du poids et meurent à peu près en même temps que les femelles qu'ils ont fécondées. Ces morts post-reproductives sont inéluctables car les mécanismes physiologiques qui conduisent à la reproduction sont aussi à l'origine du déclenchement de la sénescence.

À l'éclosion les larves ont un poids de 1,4 mg. La durée de la vie larvaire dépend, elle aussi, de la température et en élevage la vie benthique sur le fond commence 33 à 54 jours après la naissance (27 °C-21 °C), la vie planctonique pourrait atteindre 3 mois dans les

eaux froides en limite de distribution. La colonisation du fond a lieu à environ 0,2 g, soit 125 fois le poids à la naissance. Le jeune est alors similaire à l'adulte et passe progressivement d'une nourriture planctonique à une nourriture benthique. C'est un prédateur actif de petites proies variées où les petits crabes domineraient.

La croissance du poulpe commun a été étudiée au Sénégal à partir d'élevages en bassin et surtout de données provenant d'individus recapturés en mer après avoir été marqués et relâchés (Domain *et al.*). Près de 6000 individus ont été marqués et environ 1200 recapturés par la pêche artisanale et les chalutiers. Les études concernent des individus dont les poids se répartissent entre un minimum de 50 g et un maximum un peu supérieur à 5 kg. La croissance est très variable d'un individu à un autre (Caverivière ; Jouffre *et al.*, p. 59), elle est de type exponentiel jusqu'à la période d'amaigrissement qui précède la mort. Les femelles grossiraient nettement plus vite que les mâles en saison froide. À partir d'une durée moyenne de 90 jours entre l'éclosion et le poids de 50 g et la prise en compte de la grande variabilité de la croissance individuelle, les plus gros poulpes rencontrés au Sénégal (5 kg pour les femelles et 6-8 kg pour les mâles, et cela très rarement) seraient âgés de 12 à 14 mois. Perales-Raya *et al.* confirment la courte durée de vie des femelles. La périodicité des pics d'abondance saisonniers et la mortalité post-reproductive conduisent à un cycle de vie de l'ordre d’un an.

L'augmentation d'abondance du poulpe au sud Maroc, Mauritanie, puis Sénégal, a été mise en relation, sans preuve irréfutable, avec la diminution de certains de ses prédateurs comme les sparidés et les serranidés. Dans le cadre du programme, une étude a été menée au Sénégal sur le régime alimentaire des prédateurs potentiels du poulpe (Diatta). Les estomacs de 847 prédateurs potentiels, contenant de la nourriture et appartenant à 55 espèces différentes, ont été examinés. Seuls 15 poulpes (juvéniles et restes) ont été trouvés chez 10 espèces. Il apparaît que les prédateurs sont de grande taille et les poulpes consommés des juvéniles. La prédation sur le poulpe semble donc faible et 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 par l'homme.

Les causes des variations de l'abondance

Les variations interannuelles d'abondance du poulpe en Afrique du Nord-Ouest ont été supposées être en relation avec des facteurs de l'environnement, en particulier ceux ayant une influence sur la survie des larves et juvéniles. Le stade larvaire est très généralement le stade le plus critique dans le développement d'une population et pour le poulpe commun ce stade représente une durée importante du cycle de vie. Les larves du poulpe seraient soumises, particulièrement en zone d'upwelling, à d'importantes variations de leur taux de mortalité, dont les principales causes sont la disponibilité alimentaire, les contraintes physiques comme la turbulence et la dispersion des larves, la prédation. Elles partageraient en cela le sort des larves de poissons pélagiques avec qui elles ont des ressemblances: elles ont à peu près la même taille, vivent dans le même milieu et auraient la même alimentation.

La survie des larves dépendrait en grande partie des caractéristiques de l'upwelling côtier. Sur les côtes nord-ouest africaines, l'intensité des remontées d'eaux froides à la côte (upwelling) dépend de la force des vents alizés locaux. Ces remontées sont le principal élément structurant de l'hydroclimat en induisant un apport en sels minéraux dans la zone superficielle éclairée, permettant ainsi une production planctonique importante, base de la chaîne alimentaire et source d'enrichissement biologique.

Il a été recherché (Caverivière et Demarcq) l'existence de relations entre les captures annuelles de poulpes au Sénégal, réalisées essentiellement en été, et l'intensité de l'upwelling de l'hiver précédent, dont un index a été calculé à partir de la force et de la direction des vents au niveau de la principale zone de pêche. Les coefficients de corrélations entre les prises, qui sont de bons indices de l'abondance, et l'intensité de l'upwelling provenant des vents alizés qui soufflent de novembre à mai au Sénégal, sont positifs et très élevés (probabilité supérieure à 999/1000 qu'une telle relation existe bien), et plus particulièrement pour le cœur de la saison d'upwelling, de janvier à mars. L'intérêt pratique de l'étude est qu'il serait possible de prédire plusieurs mois à l'avance l'importance du recrutement du poulpe, très variable d'un été à un autre. Les études menées pour la Mauritanie et le sud du Maroc (Faure) sont moins concluantes car,

quoique l'upwelling y soit plus intense, les variations hydroclimatiques sont plus faibles qu'au Sénégal. L'importance du Banc d'Arguin et de la rétention côtière à son niveau est soulignée.

Les causes des variations de l'abondance des populations de poulpe, et en particulier des explosions démographiques qui se produisent certains étés au Sénégal, peuvent maintenant être mieux cernées.
– Une femelle de poulpe pond en moyenne 200000 œufs qu'elle protège et ventile, leur assurant ainsi un fort taux de viabilité. Rappelons qu'en gros, pour qu'une population, ici de poulpe, soit en équilibre numérique d'une année sur l'autre, il suffit que la ponte d'une femelle soit à l'origine de seulement deux poulpes (un mâle et une femelle) qui se reproduisent avec succès.
– Le cycle de vie est court, un an, avec des croissances rapides et une mort post-reproductive des mâles et des femelles. Ainsi, il n'y a pas de chevauchement des générations, toute la pêche d'une année portera sur des individus arrivés dans la pêcherie (recrutés) cette même année, principalement pendant l'été au Sénégal. Ils sont alors issus de la période maximale de ponte qui à lieu en septembre-novembre.
– Comme pour beaucoup d'espèces, les phases larvaire et juvénile sont des périodes critiques, particulièrement la première. La phase larvaire est relativement longue pour le poulpe commun et se passe en pleine eau; la mortalité y est énorme. Cette mortalité larvaire sera plus ou moins importante suivant les conditions du milieu environnant: nourriture disponible, dispersion plus ou moins importante par les courants hors des zones habitables par les juvéniles et adultes, etc. Des périodes d'upwelling marqué sont favorables par l'apport de nourriture qu'elles induisent. Les larves de poulpe ont une capacité de nage élevée qui leur permettrait de surmonter la dispersion de la nourriture induite par la turbulence qui augmente avec la violence du vent. La dispersion des larves par les courants provoqués par le vent au-delà des zones propices serait limitée dans les zones de pêche au poulpe situées au large de la Petite Côte sénégalaise et du Banc d'Arguin mauritanien, qui sont aussi des zones de rétention côtière (les cellules de circulation d'eau limitent la dérive vers le large). Donc, selon les conditions hydrologiques rencontrées par les larves, la quantité de juvéniles qui en sont issus peut être très variable d'une année sur l'autre.

– Seuls de gros prédateurs sont capables de manger du poulpe et leur nombre a été fortement réduit du fait de la pêche intensive dont un des effets bien connu est de diminuer très fortement la proportion des individus âgés. Auparavant, ces prédateurs pouvaient jouer un rôle régulateur sur la population de juvéniles quand ceux-ci étaient particulièrement nombreux.

Dynamique des populations, pêcheries et mesures d'aménagement

La dynamique des populations exploitées peut être étudiée par plusieurs méthodes. La plus précise, dite dynamique analytique, est aussi celle la plus difficile à mettre en œuvre car elle demande au préalable la connaissance de nombreux paramètres. Il s'agit en particulier de la croissance, et plus précisément de la structure des captures en fonction des âges. Un autre paramètre important est le coefficient de mortalité naturelle (M), qui correspond à la proportion dans un temps donné de tous les décès dus à d'autres causes que la pêche. Cette connaissance est difficile à estimer, en particulier pour les céphalopodes. Pour le poulpe commun des côtes Nord-Ouest africaines, il a été fait appel à une technique particulière adaptée aux espèces très fécondes et à durée de vie courte. Elle est basée sur le nombre d'œufs viables et la durée de vie moyenne. On obtient (Jouffre *et al.*, p. 269) une valeur mensuelle de M voisine de 0,25 en ce qui concerne la période correspondant à la phase exploitée (du 5e mois à la mort), ce qui se traduit par un taux de survie de 22,3 % à 6 mois et 5 % à 12 mois en l'absence de pêche. Ces taux paraissent a priori faibles, ils sont cependant bien en accord avec la biologie de l'espèce et les estimations de la mortalité totale (mortalité naturelle + mortalité due à la pêche). Des études de sensibilité permettent de tester les effets d'autres valeurs de M sur la dynamique des populations. Indiquons tout de suite qu'en dehors d'un intervalle des valeurs de M allant de 0,1 à 0,3, l'incohérence des résultats conduit au rejet des valeurs. Une valeur M = 0,1 correspond à un taux de survie de 30,1 % à 12 mois, ce qui n'est guère compatible avec ce que l'on sait maintenant de la biologie de l'espèce, sauf à augmenter fortement la valeur de M pour les derniers âges (mortalité post-reproductive).

Le modèle analytique de type Thompson et Bell, qui permet des simulations des effets de fermetures de la pêche et de tailles ou poids limites de captures, à été mis en œuvre au Sénégal sur une base mensuelle (Jouffre *et al.*, p. 269 et p. 297) pour les structures détaillées (distributions de poids des captures mensuelles) de 4 années de données de pêche (1996-1999) qui ont montré des exploitations très différentes, en particulier l'année 1999 avec l'explosion démographique de l'espèce. Les structures en poids sont transformées en structures démographiques en âge à partir du modèle de croissance in situ du poulpe du Sénégal de Domain *et al.* (cf. Jouffre *et al.*, p. 59).

Sur le plan de la dynamique générale du stock, le modèle permet d'estimer le recrutement (entrée des jeunes dans la pêcherie) annuel moyen sur la période à 90 millions d'individus, avec un minimum de 35 millions en 1997 et un maximum de 220 millions en 1999. Ce recrutement intervient principalement au printemps, mais il apparaît plus ou moins étalé selon les années. La biomasse varie saisonnièrement: elle atteint généralement son maximum en juillet (soit un niveau proche de 11 000 t, moyenne de la période analysée) et son minimum en octobre (soit 3000 t). On observe en particulier des biomasses exceptionnelles en été 1999, jusqu'à plus de 30000 t en juillet.

Avec le coefficient de mortalité naturelle de référence (0,25) les valeurs de production attendue en fonction de l'effort de pêche présentent une allure générale assez similaire d'une année sur l'autre, et ce en dépit d'une grande différence dans les niveaux de production maximum atteints (voisins de 5 000 t en 1997 et de 40 000 t en 1999). On constate que la production obtenue avec l'effort observé est proche de la production maximale de l'année. On se trouve chaque fois en situation proche de la pleine exploitation, voire de légère surexploitation. Tout se passe donc comme si les pêcheurs adaptaient en permanence le niveau d'effort exercé sur la ressource en fonction de l'abondance de celle-ci, soit un effort toujours suffisant pour tirer un bon parti du recrutement de l'année mais jamais disproportionné par rapport à la ressource disponible. Sous les autres hypothèses de M, les conclusions précédentes restent globalement valides, à la différence près que pour un niveau de mortalité M faible (0,1) les diagnostics tendent vers une situation de sensible surexploitation. Dans ce cas, les niveaux de production seraient légèrement supérieurs si l'effort était ramené à 40 % des efforts réalisés.

Ceci est à rapprocher d'une analyse du stock par un modèle global avec effet de l'environnement (Laurans *et al.*) sur la période 1986-1999. Pour les années récentes, hormis 1999, les efforts observés seraient dans l'ensemble supérieurs de 50 % à ceux correspondants aux productions optimales. L'abondance et la capture peuvent être modélisées simplement à partir de l'effort de pêche et d'une mesure du vent hivernal traduisant l'intensité de l'upwelling. Ainsi, la production exceptionnelle de l'année 1999 est corrélée à un upwelling de forte intensité et à un effort de pêche modéré dû aux difficultés de stockage et aux bas prix pratiqués (Diallo *et al.*). L'abondance de l'année 1999 est très correctement prédite, même lorsque cette année exceptionnelle est exclue du jeu de données sur lequel se fait l'ajustement. La valeur de la capture maximale soutenable peut atteindre près de 50000 t lorsque l'upwelling est très intense et seulement 4000 t lors des années d'upwelling faible.

L'intensité de l'effort de pêche local, en particulier de la pêche artisanale, peut être très élevée comme le montre des taux de recapture de poulpes marqués compris entre 40 et 50 % en certaines zones (Domain *et al.*).

Des mesures d'aménagement de la pêche au poulpe ont déjà été prises par les principaux pays pêcheurs de la région, il s'agit principalement de tailles/poids limites de capture et surtout de périodes de fermetures de pêches, aussi appelées « périodes de repos biologiques », instaurées d'abord au Maroc (Boumaaz et Dridi) puis en Mauritanie et finalement au Sénégal[1]. Ces mesures ont été prises de manière empirique dans le but principal de protéger les juvéniles et/ou le potentiel de reproduction. Au Sénégal, comme indiqué un peu plus haut, leurs effets peuvent être maintenant scientifiquement estimés pour la période 1996-1999.

Dans un premier temps, des correctifs sont apportés aux mortalités par pêche pour les périodes où il y a eu des fermetures pour estimer une situation de référence « sans fermeture » (Jouffre *et al.*, p. 297).

[1] Au Sénégal, fermeture de la pêche du poulpe du 4 au 20 juillet 1996, du 1er juin au 15 juillet 1997, et en 1999 une fermeture localisée à la région de Mbour (Petite Côte, au sud de Dakar) du 24 juin au 10 juillet.

La comparaison entre la situation observée lors des années à fermeture et la situation de référence indique qu'il y a peu de différence entre les niveaux de biomasse et de production annuelle, en particulier pour l'année 1997 où la période de fermeture a été la plus longue.

Des simulations de fermetures d'un à trois mois, dont le début est fixé du mois de mai au mois de septembre, ont été réalisées pour les quatre années étudiées par annulation des mortalités par pêche des périodes concernées. Les effets estimés de périodes de fermetures d'un mois sont toujours de peu d'impact quantitatif (gains et parfois pertes) sur la production globale de l'année. Des fermetures de deux mois ont des effets variables selon les années et les périodes. Avec la mortalité naturelle de référence (M = 0,25), la meilleure position pour une fermeture de deux mois serait le bimestre juillet-août. Mais, même dans ce cas, les avantages d'une telle fermeture restent très relatifs si l'on considère que pour deux années sur quatre (1997 et 1998) ces gains sont quasi nuls et que, pour les deux autres années (1996 et 1999), ils restent d'une ampleur relativement limitée (ne dépassant jamais 15 %). La valeur minimale des M testés (0,1), moins probable, conduit à des gains plus substantiels, allant de 17,5 à 40 %. On peut craindre cependant que les gains espérés de la production annuelle ne compensent pas forcément les effets négatifs de toute augmentation de l'irrégularité des débarquements, telle qu'induite par un arrêt de deux mois de la pêche dans une période aussi productive. Des fermetures de trois mois (avec M = 0,25) conduisent à la réduction du volume des gains de production potentiels estimés par rapport à celles de deux mois, ainsi qu'à l'augmentation des pertes possibles certaines années. Le modèle indique donc clairement qu'une fermeture de trois mois est trop longue.

Les simulations de poids minimaux de capture montrent des effets sur la production qui peuvent être très différents selon les années et les tailles minimales simulées. En prenant en compte cette variabilité ainsi que les incertitudes liées au modèle, la conclusion de l'étude est que l'instauration de tailles minimales n'implique pas la certitude d'une amélioration de la production.

Il a été effectué quelques simulations, pour un M de 0,25, explorant les possibilités d'une réglementation combinant des tailles minimales de pêche avec des fermetures de pêche. En résumé, si les

effets des deux mesures peuvent entrer en synergie au niveau de leur impact moyen sur la production annuelle, il n'a pas été possible d'identifier une combinaison de fermeture et de taille minimale dont l'impact positif sur la production soit à la fois significatif et *assuré* tous les ans.

Il est cependant important de noter que, quel que soit son niveau, chacune des deux mesures a des effets bénéfiques sur les indices de biomasse féconde (quantité des individus aptes à se reproduire, ici poulpes de 1 kg et plus). Ainsi une fermeture de deux mois en juillet et août conduit approximativement à un doublement de la biomasse féconde et donc du potentiel reproducteur du stock. Même s'il n'existe pas de relation avérée pour le poulpe entre biomasse féconde et recrutement[2], les mesures de fermeture et de taille limite, cette dernière désorganisant moins les activités de pêche, peuvent être envisagées comme mesures bénéfiques au maintien du recrutement dans une perspective d'approche de précaution.

Les mesures de fermeture de la pêche, surtout lorsqu'elles sont générales comme au Maroc et en Mauritanie, peuvent aussi être envisagées dans le cadre d'une réduction de l'effort de pêche, d'une régulation de la capacité de capture. Cet aspect à forte implication décisionnelle (haut responsable des pêches, gouvernement) doit en principe s'appuyer sur des données économiques et financières qui ne sont guère abordées dans cet ouvrage (Dème, Failler).

[2] Il est probable que cette relation ne puisse exister que pour des très faibles niveaux de biomasse féconde, compte tenu du grand nombre d'œufs viables émis par une femelle, dont la survie dépend essentiellement des conditions hydroclimatiques.