

Cycle biologique du poulpe (*Octopus vulgaris*) au large du Cap-Blanc (Mauritanie)

Didier Jouffre
Biologiste

Cheikh Inejih
Biologiste

Monique Simier
Biométricienne

Introduction

Le poulpe commun (*Octopus vulgaris*) est très abondant au large des côtes NO-africaines où il est exploité à grande échelle (Amaratunga, 1987; Rathjen et Voss, 1987), spécialement au Maroc, en Mauritanie et au Sénégal (FAO, 1997 a). En Mauritanie, il représente la principale ressource halieutique (Dia *et al.*, 1996) grâce à la zone de pêche située à proximité du Cap-Blanc. Bien que le poulpe soit relativement abondant sur toute la côte en question, du Maroc à la Guinée, on peut en effet recenser localement des zones de plus forte concentration, repérées et exploitées depuis la fin des années soixante (FAO, 1979; Caddy, 1983; Pereiro et Bravo de Laguna, 1981; Bravo de Laguna et Balguerías, 1993). La littérature scientifique régionale parle de « stocks » à propos de ces unités populationnelles d'intérêt halieutique. Elle en identifie quatre principaux (FAO, 1979; FAO, 1987; Bravo de Laguna et Balguerías, 1993). Ce sont, du nord au sud : le stock de Dakhla

(entre le 26 °N et le 23 °N), celui du Cap-Blanc (20 °N - 21 °N), celui de Nouakchott (18 °N - 19 °N) et celui de la Petite-Côte du Sénégal (13 °N - 14 °N). Les deux plus importants en termes de production sont ceux de Dakhla (Maroc) et du Cap-Blanc (Mauritanie).

La présente étude se situe au niveau du stock du Cap-Blanc, au cœur de la zone la plus riche en poulpes et la plus fréquentée par les pêcheurs céphalopodières. Elle s'attache à décrire les répartitions spatiales, le long d'un gradient bathymétrique allant de la zone côtière (profondeur - 10 m) à la bordure du plateau continental (profondeur - 100 m), des différentes composantes (par sexes, par stades de maturité et par tailles) de la population d'*Octopus vulgaris* et d'en suivre les évolutions temporelles à l'échelle inter-mensuelle et sur deux ans. On cherchera notamment à confronter ces observations par rapport aux connaissances disponibles dans la littérature sur le cycle de vie des populations d'*O. vulgaris* de cette région (Hatanaka, 1979 a, b ; Guerra, 1981 ; Pereiro et Bravo de Laguna, 1981 ; Caddy, 1983 ; Dia, 1988 ; Fernandez-Nunez *et al.*, 1996 ; Domain *et al.*, accepté), ou d'autres régions du monde (Mangold, 1983 ; Guerra, 1975 ; Tanaka, 1958 ; Smale et Buchan, 1981).

Matériel et méthodes

L'étude s'appuie sur des données de chalutages scientifiques réalisés, au moyen du navire de recherche mauritanien N'Diago, au cours de 24 campagnes mensuelles effectuées de mai 1993 à avril 1995 sur une double radiale traversant le plateau continental mauritanien dans toute sa largeur au niveau du parallèle 20°30 N (fig. 1). Le plan d'échantillonnage est systématique dans l'espace (5 paires de stations fixes régulièrement espacées sur un axe côte - large) et dans le temps (stations visitées à intervalle constant de 1 mois). On appellera strate (bathymétrique) la réunion de chaque paire d'échantillons. L'engin utilisé est un chalut de fond de type irlandais, muni de panneaux métalliques de type Morgère (une complète description est donnée dans Girardin, 1990). Cet engin est similaire à celui utilisé localement

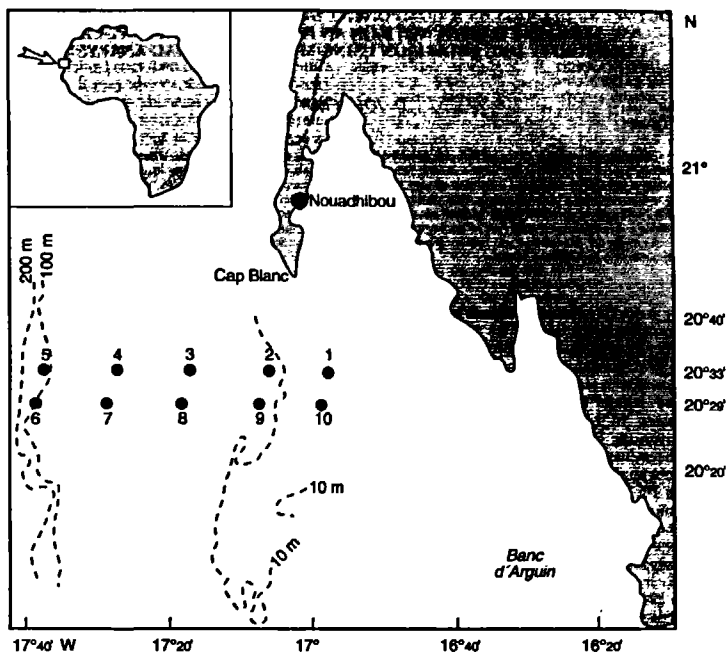


Figure 1
Situation géographique de l'étude et position
des stations d'échantillonnage.

par les pêcheurs professionnels¹, si ce n'est que ces derniers y ajoutent fréquemment de lourdes chaînes en avant du bourrelet, lorsqu'ils ciblent les céphalopodes plutôt que les poissons. Chaque trait de chalut a une durée standard d'une demi-heure et est effectué à la vitesse constante de 3,5 nœuds². À chaque station échantillonnée, les poulpes capturés sont dénombrés. Le poids frais, le sexe et le stade de maturité sont relevés sur chaque individu. La maturité sexuelle est codée

¹ Dans la même zone, il y a aussi une pêche artisanale côtière (< 25 m) qui capture le poulpe au moyen de pots (Chaboud *et al.*, 1988).

² Compte tenu de l'ouverture horizontale du chalut (20 m), chaque trait correspond à une surface balayée d'environ 0.0189 miles carrés.

selon l'échelle de Dia (1988) qui définit 3 stades de maturité croissante, de 1 (immature), en passant par 2 (en maturation), jusqu'à 3 (totalement mature), à laquelle on ajoute un stade supplémentaire chez les femelles pour caractériser les individus sénescents ayant déjà déposé leur ponte (stade 4 = post-ponte).

L'analyse statistique des résultats a été effectuée grâce au logiciel ADE4 (Chessel et Doledec, 1997). En particulier, plusieurs tableaux de données ont été traités par Analyse factorielle des correspondances ou AFC (Hirschfeld, 1935 ; Hill, 1973). Lors de certains traitements les captures ont été réparties par classes de taille. Les bornes de ces classes ont été fixées en accord avec la classification commerciale japonaise (dite classification « Mitsubishi », tableau 1a) selon laquelle est conditionnée la quasi totalité des captures de poulpes réalisées en Mauritanie. Pour les traitements s'intéressant aux échelles spatio-temporelles les plus fines (*i.e.* sans regroupement par date ni par strate de profondeur), on a utilisé une classification secondaire en quatre catégories de tailles (tableau 1b)³.

a. Classification Mitsubishi		b. Classification secondaire	
Code	Bornes des classes (en Kg, poids frais éviscéré)	Code	Bornes des classes (en Kg, poids frais éviscéré)
T1	> 4.5		
T2]3;4.5]		
T3]2;3]	G	> 4.5
T4]1.5;2.0]		
T5]0.2;1.5]		
T6]0.8;1.2]	M+]0.8;1.2]
T7]0.5;0.8]	M-]0.5;0.8]
T8]0.3;0.5]		≤0.5
T9]0.2;0.3]	P	
T10	≤0.2		

! Tableau 1
Situation géographique de l'étude et position
des stations d'échantillonnage.

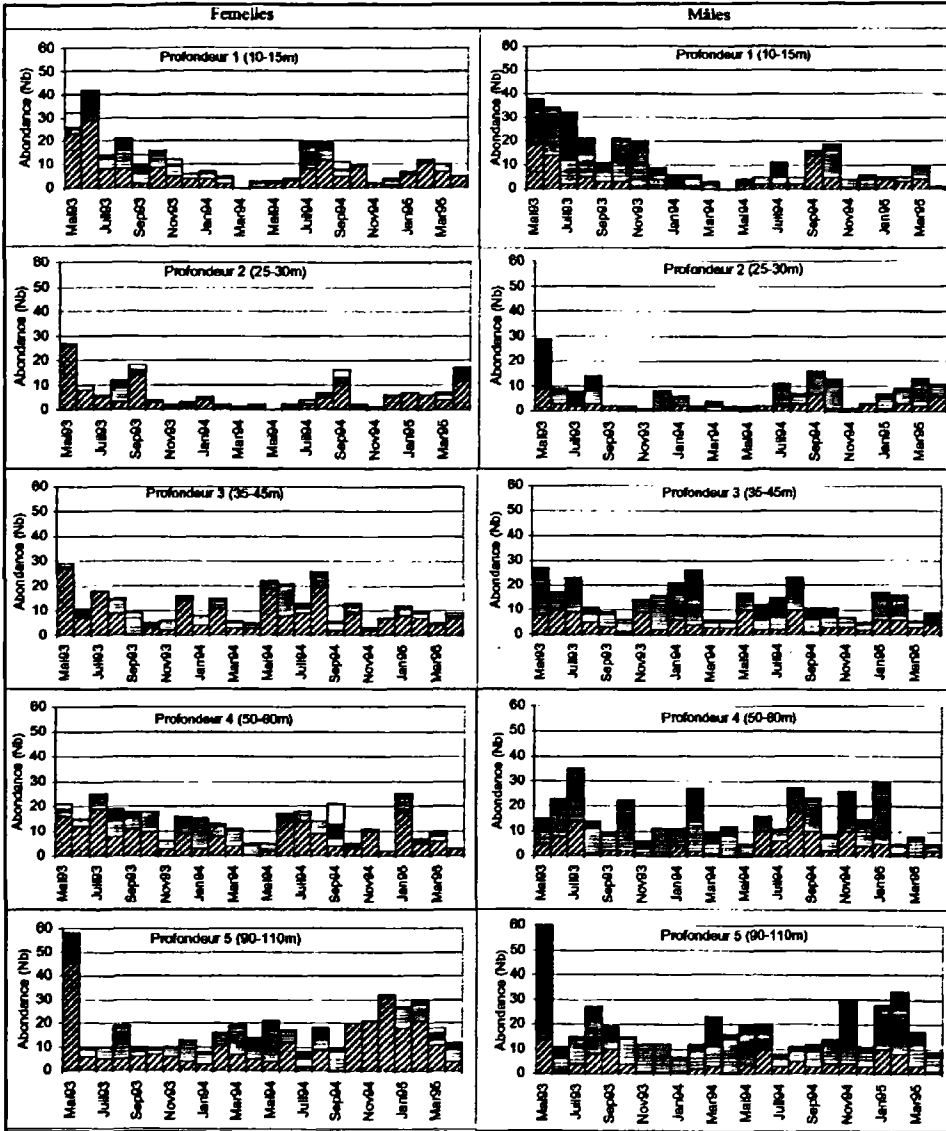
³ De façon à éviter les effectifs très faibles engendrés par la classification précédente, à cette échelle-là.

Résultats

La figure 2 présente l'évolution temporelle des effectifs (en nombre de poulpes capturés par heure de chalutage⁴) par stade de maturité sexuelle dans les différentes strates de profondeur et par sexe. Malgré des variations temporelles importantes, la figure 2 révèle que, pour les deux sexes, les différents stades sexuels sont présents à toutes les profondeurs (entre 10 et 100 m), et ceci vraisemblablement de manière continue sur les deux ans de l'étude. En effet, les quelques « trous » (ou absences) d'un stade donné à une strate et un mois donné observés çà et là, sont suffisamment rares et ponctuels (*i.e.* on retrouve le stade présent le mois suivant et/ou dans la strate bathymétrique voisine) pour qu'ils puissent être attribués aux aleas de l'échantillonnage plutôt qu'à une véritable absence dans le milieu des stades en question aux strates-mois en question. La figure 3 synthétise la répartition bathymétrique des différents stades de maturité pour les 24 campagnes échantillonnées (*i.e.* le profil moyen observé sur les deux années de l'étude). Cette figure permet de constater à quel point aucune des phases du cycle vital n'est spécifique d'une gamme de profondeur donnée. La figure 4 résume par campagne (toutes strates confondues) l'évolution temporelle de l'abondance des poulpes par catégories de tailles : au-delà des variations importantes des abondances observées, c'est la présence constante des différentes gammes de taille qui est remarquable. La faiblesse relative des effectifs des classes T10 et T9 par rapport aux suivantes s'explique par la sélectivité de l'engin de pêche. À une échelle spatio-temporelle plus fine, c'est-à-dire au niveau de chaque strate de profondeur prise séparément, le même constat reste valable (fig. 5).

Les résultats d'une AFC réalisée sur le tableau croisant les 120 relevés (5 strates bathymétriques x 24 dates) et les six catégories sexuelles majeures (immatures, en maturation et matures, pour cha-

⁴ C'est-à-dire en regroupant les captures des deux stations de la même strate de profondeur, pour chaque date.



■ Figure 2

Évolution temporelle des effectifs par stades de maturité sexuelle dans les différentes strates de profondeur et par sexe (les stades de maturité sont codés de manière croissante de 1 (immature) à 4 (post-ponte pour les femelles), voir texte).



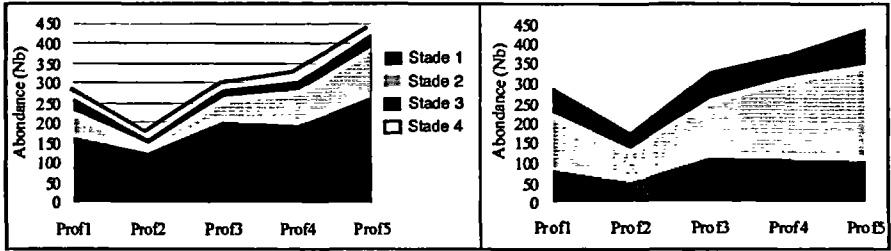


Figure 3

Abondances et proportions des différents stades de maturité en fonction de la profondeur.

(Les abondances par strate correspondent au cumul des effectifs capturés pour les 24 dates aux deux stations de la strate, soient 48 traits de chaluts de 1/2h chacun ; les strates de profondeur sont définies par : Prof1 : 10-15m ; Prof2 : 25-30m ; Prof3 : 35-45m ; Prof4 : 50-60m ; Prof5 : 90-110m).

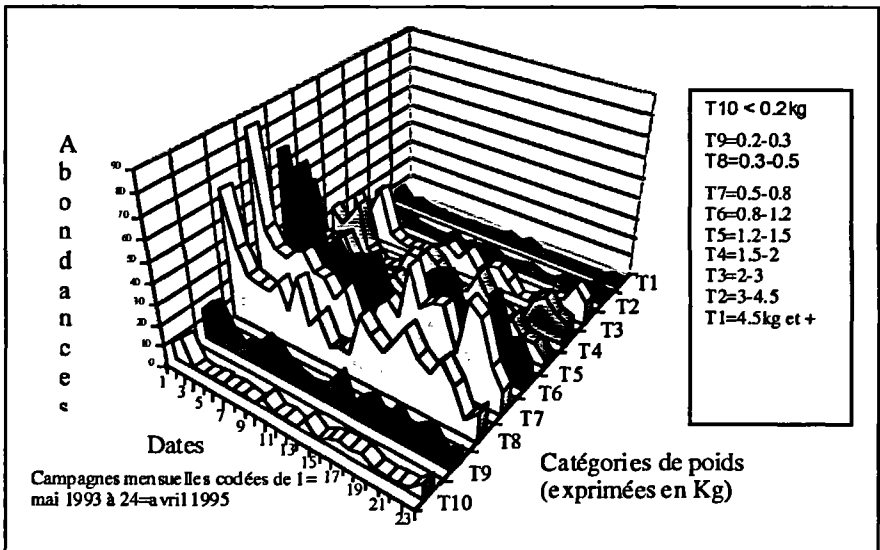


Figure 4

Évolution temporelle des catégories de tailles.

Les abondances sont exprimées en effectifs par date, en cumulant les captures des 10 relevés de la campagne correspondante (soit 10 traits de chalut de 1/2h chacun).

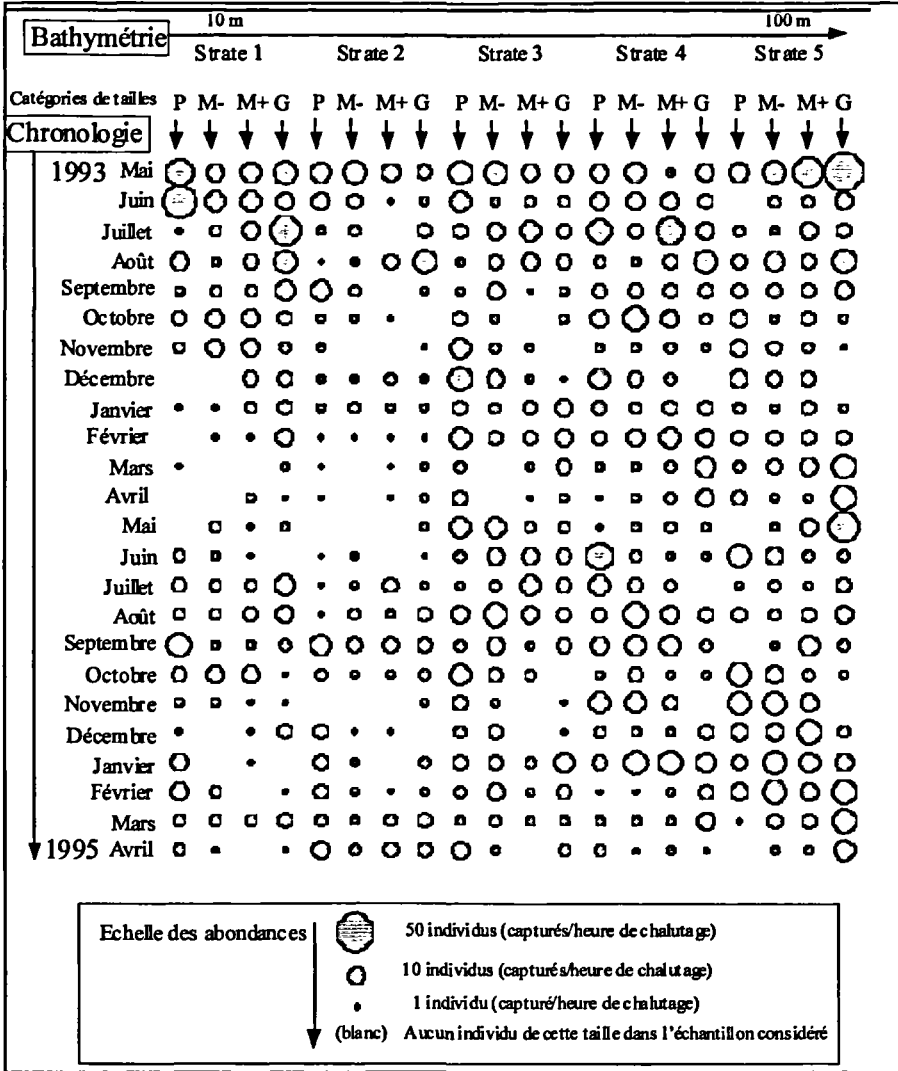


Figure 5
 Présence et abondance des poulpes par catégories de tailles dans les différentes strates de profondeur au cours des 24 campagnes d'échantillonnage mensuel (P, M-, M+, G : catégories de tailles croissantes, voir bomes dans tableau 1b ; strates 1 à 5 : strates de profondeurs croissantes, voir bomes dans figure 2).

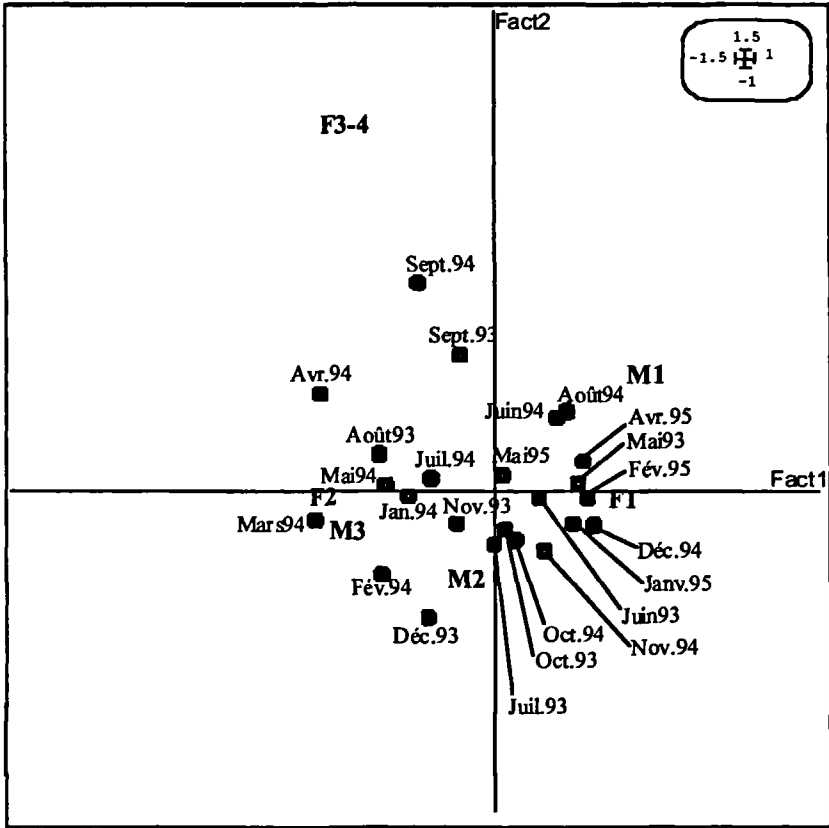


Figure 6
1er plan factoriel de AFC du tableau de contingence croisant les 120 relevés (5 strates bathymétriques visitées lors de 24 campagnes) et les 6 catégories biologiques de maturité sexuelle (voir texte).

Codes des catégories sexuelles :

- M1 : mâles de stade 1 (immature).
- M2 : mâles de stade 2 (en phase de maturation)
- M3 : mâles de stade 3 (totalement mature)
- F1 : femelles de stade 1 (immature)
- F2 : femelles de stade 2 (en phase de maturation)
- F3-4 : femelles de stades 3 et 4 (totalement mature et stade post-ponte).

cun des deux sexes⁵) permettent de dépasser les constats précédents : la figure 6 présente la projection dans le premier plan factoriel des individus-lignes (les 120 relevés) et des variables-colonnes (les 6 catégories biologiques). Sur le même graphique, les 24 dates sont projetées en éléments supplémentaires sans influence sur l'analyse, chacune des dates étant positionnée au barycentre (selon la métrique de l'AFC) des 5 relevés qui la concernent. L'interprétation de ce plan factoriel, qui représente 56 % de l'inertie totale, s'articule autour des gradients de maturité davantage que sur l'opposition des sexes : le facteur 1 oppose principalement les stades immatures (M1 et F1, du côté positif) aux autres stades (du côté négatif), et le facteur 2 est fondé principalement sur la spécificité des femelles mûres (F3-4) par rapport à l'ensemble des autres catégories (la variable F3-4 contribuant à elle seule pour 62,9 % de cet axe). Relativement à cette structuration biologique, on remarque que le nuage des relevés est très dispersé. Notamment, il est difficile de suivre une évolution temporelle très nette à travers l'observation de la position des dates. Ce dernier point s'explique mieux sur la figure 7 reprenant la projection des relevés et celle des dates selon une représentation graphique où chaque point-date est relié aux 5 relevés correspondants (dans le même plan factoriel 1-2). On constate que les sous-nuages d'une même date sont généralement très chevauchants, ce qui donne une image de la part de la variabilité intra-date par rapport à la variabilité totale. Autrement dit, si la plupart des dates révèlent une part de spécificité (car s'écartant de l'origine des axes qui correspond au profil biologique moyen), elles n'en sont pas moins constituées de relevés peu homogènes (*i.e.* aux profils biologiques individuels généralement très différents entre eux). Les relevés sont ensuite reliés selon leur appartenance aux strates de profondeurs. On remarque deux choses (fig. 8) : (1) la position des points supplémentaires « bathymétriques » (profondeurs 1 à 5), tous groupés et proches de l'origine des axes, et (2) la dispersion et l'extrême chevauchement des cinq sous-nuages de relevés correspondants à ce critère. Cette figure (fig. 8) confirme le

⁵ En raison de ses effectifs très faibles, le stade 4 (post-ponte) pour les femelles a été regroupé stade 3 pour constituer la catégorie femelles matures (notée F3-4).

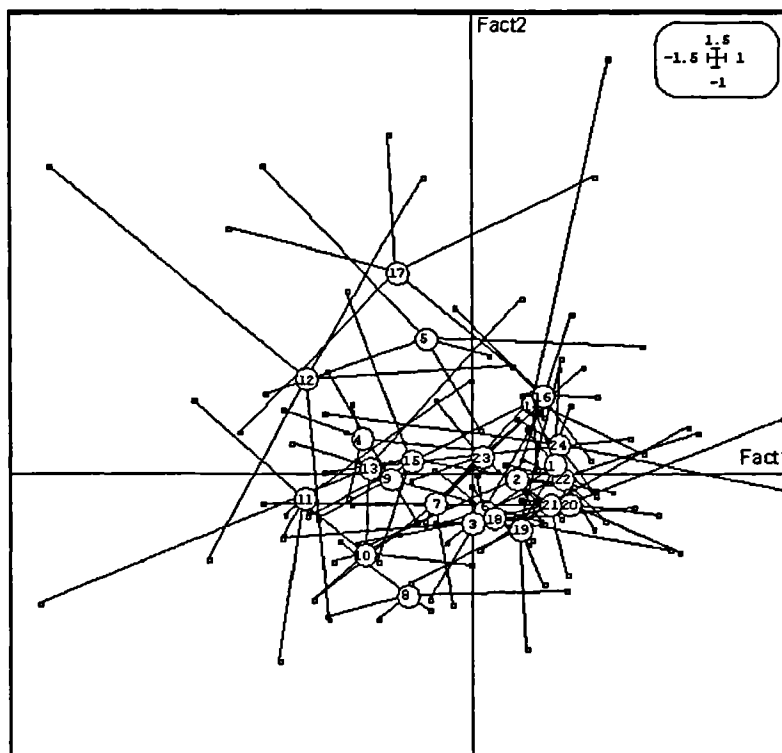


Figure 7
Projection du nuage des relevés (120 individus-lignes)
et position des campagnes (24 éléments supplémentaires)
dans le 1er plan factoriel de l'AFC décrit à la figure 6.
Représentation « en étoile » montrant l'appartenance
des relevés à chaque campagne.

Codes des campagnes :

1 = mai 93	7 = novembre 93	13 = mai 94	19 = novembre 94
2 = juin 93	8 = décembre 93	14 = juin 94	20 = décembre 94
3 = juillet 93	9 = janvier 94	15 = juillet 94	21 = janvier 95
4 = août 93	10 = février 94	16 = août 94	22 = février 95
5 = septembre 93	11 = mars 94	17 = septembre 94	23 = mars 95
6 = octobre 93	12 = avril 94	18 = octobre 94	24 = avril 95

peu de spécificité des strates bathymétriques quant à leur composition faunistique en catégories sexuelles et de maturité et, parallèlement, elle donne une image très saisissante de l'ampleur de la variabilité intra-strates bathymétriques.

En complément de l'analyse des stades sexuels, les résultats d'une seconde AFC fondée sur les tailles permettent de préciser les schémas généraux de structuration de la population. Ici l'AFC est mise

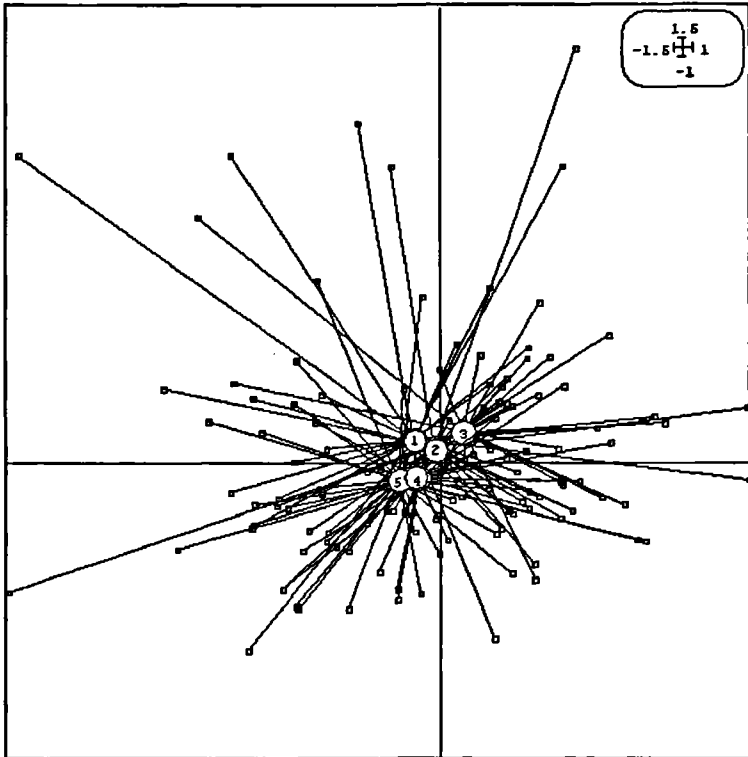


Figure 8

Projection du nuage des relevés (120 individus-lignes) et position des strates de profondeur (5 éléments supplémentaires) dans le 1er plan factoriel de l'AFC décrit à la figure 6. Représentation « en étoile » montrant l'appartenance des relevés à chaque strate.

Codes des strates : 1 à 5, croissant avec la profondeur (voir fig. 3).

en œuvre à partir du tableau de contingence croisant les dix catégories de tailles (les calibres Mitsubishi) et les 24 dates. Le cumul des captures par permet de s'affranchir de la variabilité intra-strate bathymétrique, pour focaliser l'analyse sur l'évolution temporelle. La figure 9 présente la projection simultanée dans le premier plan factoriel des individus-lignes (les 24 dates) et des variables-colonnes (les 10 catégories biologiques). Ce plan représente 66 % de l'inertie totale. Le facteur 1 s'interprète comme un gradient des tailles, avec les classes correspondant aux petits individus du côté

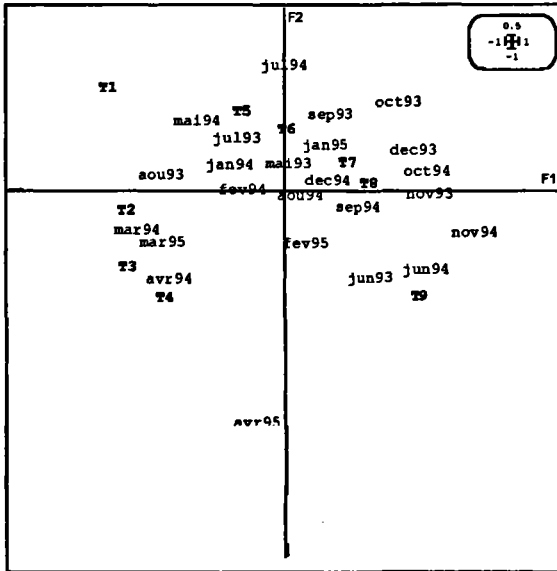
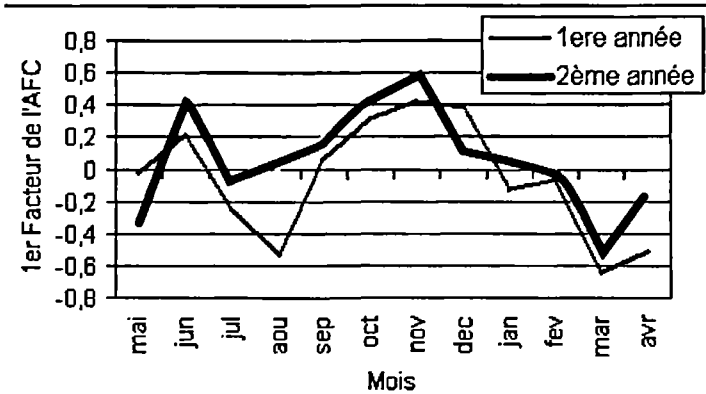


Figure 9
AFC du tableau de contingence
croisant les 24 campagnes
et les 10 catégories de tailles (voir texte).

Codes des catégories biologiques de taille :
tailles décroissantes de T1 (sup. à 4,5kg)
à T10 (inf. à 0,2kg),
selon classification Mitsubishi (voir texte).

positif et celles des grands du côté négatif. L'apport principal du deuxième facteur réside dans la distinction à l'intérieur des plus petites tailles, ce facteur 2 opposant la classe T10 à l'ensemble des autres. Les dates se positionnent dans ce 1er plan factoriel par rapport à ce gradient des tailles : on remarque en particulier la position des deux mois de juin proches l'un de l'autre et liés aux petites tailles. Ces mois seraient donc les plus caractéristiques d'une présence de jeunes individus et donc du phénomène de recrutement. Le statut des mois de mars est inverse : proches entre eux et liés aux grandes tailles. D'une manière générale, si d'un mois à l'autre les positions peuvent changer assez radicalement (par exemple entre juin et juillet), il est notable que les mêmes mois des deux années



■ Figure 10

Structure périodique de la dynamique de la population de poulpes du Cap-Blanc mise en évidence par analyse factorielle des correspondances.

En abscisse : les campagnes sont classées chronologiquement (selon les mois). En ordonnée : pour chaque date est reportée la valeur de sa première coordonnée factorielle (AFC du tableau croisant les 24 campagnes mensuelles et les 10 catégories de tailles (T1 à T10), ce 1er facteur représentant 49% de l'inertie totale).

échantillonnées sont en moyenne assez proches l'un de l'autre, mettant en évidence l'existence d'une structure biologique calée sur le cycle annuel. Une telle périodicité, masquée dans les données brutes par l'ubiquité des différentes composantes de la population, apparaît de manière plus nette sur la figure 10 qui montre clairement que le 1er facteur (représentant 49 % de la variabilité biologique totale, en référence à la composition en tailles) reproduit remarquablement la même structure mensuelle au cours des deux années de l'étude.

Le retour aux données permet d'interpréter cette périodicité en terme de cycle vital et, en particulier, de périodes de pontes et de recrutement. Ainsi, les figures 11 et 12 montrent que le recrutement, bien que continu dans le temps, est structuré par deux « pics⁶ » principaux par an : soit un

⁶ Etant donné la relative continuité des phénomènes de recrutement et de ponte décrits ici, « pic » est à prendre dans un sens large de « période de recrudescence » ou de « période plus favorable à... ».

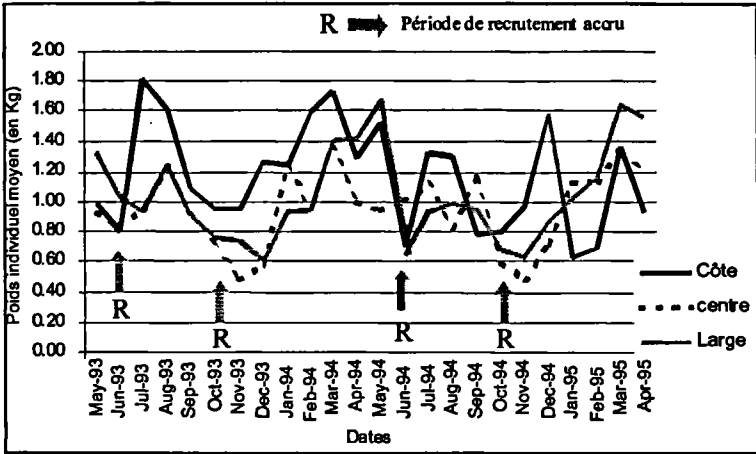


Figure 11

Évolution au cours du temps du poids moyen individuel des poulpes échantillonnés (les périodes de recrutement correspondent à des baisses du Poids Individuel Moyen). Résultats présentés en fonction de trois strates bathymétriques majeures, respectivement côte, centre et large.

côte : strate comprise entre 10 et 30m
(regroupement des profondeurs 1 et 2, voir texte)

centre : strate comprise entre 35 et 45m (profondeur 3, voir texte)

large : strate comprise entre 50 et 110m
(regroupement des profondeurs 4 et 5, voir texte).

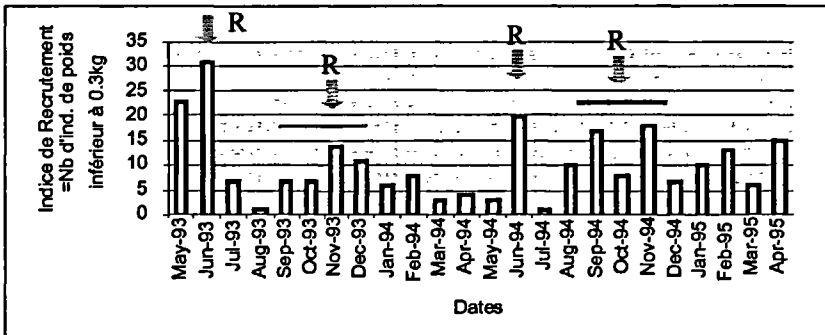
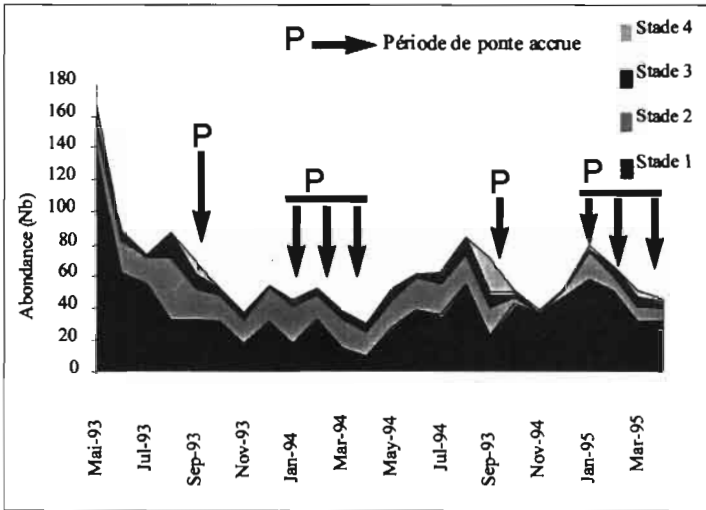


Figure 12

Évolution temporelle du recrutement.



■ Figure 13

Évolution temporelle de la maturité des femelles
(les pics de pontes correspondent à une augmentation
de la proportion des stades 3 et 4).

pic en fin de printemps (juin) et l'autre en automne (septembre-octobre-novembre). Il semble, en plus, que le recrutement automnal soit un peu plus précoce à la côte qu'au large (fig. 11). Enfin, la figure 8 montre que la ponte, continue sur l'année, connaît également deux pics principaux, l'un automnal (septembre) et l'autre hivernal (janvier à avril).

Discussion

Les résultats précédents mettent en évidence une occupation permanente de toutes les strates bathymétriques explorées, par l'ensemble des composantes biologiques de la population de poulpes étudiée, sans aucune exclusion. Autrement dit, dans la région du Cap-Blanc, des poulpes de différents sexes, tailles (âges) et stades de maturité, sont présents dans le milieu quel que soit le mois et

quelle que soit la profondeur (entre 10 et 100 m). Les phénomènes cycliques, qui existent néanmoins à l'échelle de cette population, consistent autant en des variations saisonnières et bathymétriques dans les proportions des différentes composantes précitées que dans leurs variations d'abondances absolues.

C'est donc une analyse « structurale » ou « multidimensionnelle », c'est-à-dire prenant simultanément en compte l'ensemble des composantes de la population, qui révèle le plus nettement la périodicité annuelle de la dynamique de la population de poulpes du Cap-Blanc. Celle-ci s'articule autour des faits majeurs suivants : (1) deux périodes de recrutement plus intenses, centrées respectivement sur le mois de juin (pic le plus net) et sur une période secondaire « automnale » plus étalée (de septembre à novembre) et (2) deux périodes plus favorables à la ponte que sont le mois de septembre (pic principal) et une période secondaire « de saison froide » (de janvier à avril).

Ces résultats sont globalement cohérents avec ceux obtenus par la plupart des auteurs ayant étudié les populations de poulpes de la région, et en particulier celles présentes sur les fonds du Cap-Blanc et de Dakhla (21 °N et 24 °N). Ainsi, Garcia-Cabrera (1968), Hatanaka (1979 a, 1979 b), Dia (1988), Idelhaj (1984) et Fernandez-Nunez *et al.* (1996) mentionnent, comme ici, deux périodes de pontes et deux périodes de recrutement par an, au contraire de Guerra (1979) qui identifie une seule période de ponte très étendue (d'avril à octobre). Quant au positionnement de ces périodes, nos résultats ne sont que partiellement conformes à ceux établis précédemment pour le Cap-Blanc (Hatanaka 1979 a et 1979 b, Dia 1988), puisque les deux saisons de ponte identifiées par Hatanaka (1979 a et 1979 b) se situent au printemps (mai-juin) et en automne (septembre) et sont très comparables à celles de Dia (1988), respectivement de mai à juillet et de septembre à novembre. Sur la reproduction hivernale, nos résultats sont paradoxalement plus proches de ceux établis un peu plus au nord (stock de Dakhla) par Garcia-Cabrera (1968), qui mentionne une reproduction de décembre à avril, ou encore par Idelhaj (1984) qui cite la période de février à mai comme une des deux périodes de reproduction avec la période automnale (d'octobre à décembre).

Sur la question des migrations génésiques liées à ces cycles de reproduction, nos observations réalisées sur un pas de temps régu-

lier, et relativement serré, semblent exclure toute migration bathymétrique d'importance significative intéressant des individus de la phase benthique post-recrutée. En cela, ils s'écartent des observations faites à propos des régions tempérées (Mangold, 1983), mais aussi du schéma proposé par Garcia-Cabrera (1968) pour la population voisine de Dakhla (24 °N). Au contraire, ils rejoignent l'observation de Dia (1988) dont les « résultats ne confirment pas de migration génésique du poulpe vers la côte », pour cette même population du Cap-Blanc. Et de même, sur ce point, nos conclusions rejoignent celles d'Hatanaka (1979 a), pour qui les poulpes de l'ensemble de la côte nord-ouest de l'Afrique entre 16 et 26 °N passeraient toute leur phase benthique à proximité de leur site d'atterrissement⁷ « without significant migration », résultat qui semble également valide pour une zone plus au sud (au Sénégal, entre 13 °N et 16 °N) ainsi que cela ressort d'une récente étude de marquage de poulpes *in situ* (Domain *et al.*, accepté).

Par ailleurs, le fait que la strate la plus côtière du plateau, soit les profondeurs comprises entre zéro et 10 m, n'ait pas été échantillonnée⁸ dans le cadre de ce travail, ne nous apparaît pas être une limitation majeure de l'étude. En effet, au cours des sorties périodiques effectuées pour nous rendre sur les lieux d'échantillonnage à partir du port de Nouadhibou, nous avons pu observer que les plus grandes concentrations de filières de pots mouillées et de pirogues artisanales pêchant le poulpe, se situent toujours entre les strates bathymétriques des 10 m et des 20 m, soit à l'intérieur de la zone couverte par notre radiale. Bien sûr, on rencontre des filières et des pirogues à poulpes sur des fonds inférieurs à dix mètres⁹, mais à des concentrations jamais plus fortes et très généralement plus faibles que dans la zone précédente. Ceci semble indiquer que ces fonds très côtiers ne sont pas le siège de concentrations de poulpes particulièrement abondantes, à aucune période de l'année. En effet, s'il est vrai que le prix à la tonne des catégories T10 et T9 est inférieur à celui des catégories

⁷ À la suite de leur phase para-larvaire pélagique.

⁸ En raison de contraintes techniques liées au chalutage.

⁹ En effet rien n'empêche la pratique de la pêche au pot sur de tels fonds, au contraire, elle est d'autant plus aisée que les fonds sont faibles.

supérieures, ces catégories restent malgré tout des ressources de très haute valeur commerciale, très attractives pour les pêcheurs. On est donc fondé à penser que l'absence d'activité commerciale sur les fonds inférieurs à 10 m est le signe d'une présence très faible de la ressource dans cette zone, toutes tailles confondues. De plus, nos recherches en Mauritanie ont été l'occasion aussi de quelques pêches expérimentales avec des filières à pots (Jouffre et Ndiaye, 1995 ; Jouffre et Inejih, 1996 ; Djimera 1996, Jouffre *et al.*, in prep.), à différentes profondeurs, dont certaines dans la zone des 6-8 m : aucune capture abondante n'a été enregistrée dans ces zones-là. Ces résultats ne sont d'ailleurs pas surprenants puisqu'ils confirment une étude (Jager, 1993) mettant en oeuvre un échantillonnage démersal sur petits fonds réalisés à l'aide d'une embarcation adéquate et d'un chalut à perche, avec des stations d'échantillonnage entre 1 et 15 m, sur l'ensemble du Banc d'Arguin (incluant notamment une radiale de 7 stations à la latitude 20°30 soit dans le prolongement exact de notre radiale jusqu'à la côte). Cette étude faisant un inventaire exhaustif des espèces démersales sur ces fonds ne recense aucun poulpe dans les captures, les seuls céphalopodes présents étant des seiches (*Sepia* sp.) Pour ces différentes raisons, il semble peu probable que la strate comprise entre zéro et 10 m joue un rôle d'une importance particulière (de nourricerie ou autre) pour la population de poulpes du Cap-Blanc. Et donc, si la limitation bathymétrique imposée par le chalutage est certainement regrettable car elle prive cette étude de la couverture exhaustive du gradient des profondeurs du plateau continental mauritanien, cette limitation ne nous semble pas pour autant de nature à devoir remettre en cause les principales conclusions tirées ici.

En termes de cycle de vie, on peut essayer de caler nos observations dans un schéma hypothétique global, cohérent avec la dynamique décrite plus haut et notamment avec l'expression de deux « micro-cohortes principales » par an. Selon ce schéma, il y aurait d'abord une micro-cohorte issue de la recrudescence des pontes de septembre, et dont on retrouverait les individus (après une phase « cryptique¹⁰ ») sous la forme des recrues de juin (entre 150 et 300 g, soit

¹⁰ Soit la totalité de la phase paralarvaire planctonique et le début de la phase benthique (petites tailles avant recrutement).

à un poids moyen voisin de 200 g). Après trois mois, ces « recrues de juin » auraient potentiellement atteint un poids moyen voisin du kilogramme (en admettant des vitesses de croissance comparables à celles observées *in situ* au Sénégal (Domain *et al.*, accepté) ou ailleurs en captivité (Smale et Buchan, 1981 ; Mangold, 1983) et seraient à même de produire leurs descendants au cours d'une nouvelle ponte de septembre. Le cycle vital séparant la naissance des parents de celle de leurs descendants serait donc bouclé sur une durée moyenne d'un an, en accord avec l'hypothèse régionale dominante (Fernandez-Nunez *et al.*, 1996) et aussi avec celle relatée pour le Sénégal par Domain *et al.* (accepté). Quant à la longévité totale de chaque génération, elle serait également proche d'un an du fait de la semelparité et de la sénescence post-reproductive suivie de peu de la mort (Wells, 1978 ; Mangold, 1983 ; Tait, 1986). Il a été constaté en effet, à l'occasion d'élevages en bassin au Sénégal (Domain *et al.*, accepté) que l'éclosion des œufs est pratiquement synchrone de la mort des parents (femelles et mâles), après sénescence d'une durée très voisine de celle de l'incubation des œufs. En parallèle à la micro-cohorte qui vient d'être décrite, une évolution similaire, mais plus étalée (moins bien synchronisée), peut-être envisagée pour la seconde micro-cohorte : pondue de janvier à avril et recrutée de septembre à décembre. Et enfin, ce schéma global se complète par un nombre important d'individus décalés par rapport à ceux des deux pôles précédents, soit des individus représentant donc toutes les situations intermédiaires. Ce troisième groupe expliquerait la continuité des évolutions observées et assurerait aussi une continuité des flux géniques à l'intérieur de la population totale dont les deux sous-ensembles précédents ne devraient par conséquent pas être interprétés comme des unités autonomes et totalement isolées.

Un tel modèle de cycle populationnel est voisin de celui des deux micro-cohortes annuelles de l'hypothèse généralement admise pour les poulpes de l'Atlantique centre est (FAO (1982) cité par Fernandez-Nunez *et al.* (1996)), à la différence principale que les micro-cohortes de notre schéma ne fonctionnent pas comme deux sous-populations isolées mais plus plutôt comme deux pôles reliés entre eux par toute la gamme des situations intermédiaires. Ce schéma traduit bien le fait qu'en Mauritanie on ne retrouve pas la même intensité des phénomènes cycliques liés à la reproduction, que

celle décrite en zone tempérée (en particulier en Méditerranée, cf. Mangold, 1983) ni la même ampleur des variations saisonnières que celle observée plus au sud, au Sénégal (Caverivière *et al.*, soumis) où la saisonnalité de la pêche au poulpe est plus marquée qu'ici. Par ailleurs, les observations relatées ici et l'interprétation que nous en proposons sont cohérentes avec le modèle général proposé par Boyle et Boletsky (1996) pour les céphalopodes sémelpares.

Il est intéressant, aussi, de replacer les résultats précédents dans le contexte des conditions environnementales. Concernant la nature des fonds, cette radiale est située sur des fonds constitués en majorité de sédiments meubles, sablo-vaseux (Domain, 1980 ; Dubrovin *et al.*, 1991). Ces fonds sont colonisés par des bivalves et ce site est notamment le siège d'une importante population de praires de l'espèce *Venus rosalina* (Diop, 1991). Cette grande disponibilité de bivalves explique sans doute en partie la localisation de la concentration de poulpes ou « stock » du Cap-Blanc : des phénomènes similaires de co-occurrence fortes entre poulpes et bivalves ont été observés en effet au Sénégal (Caverivière *et al.*, soumis). Concernant les conditions hydroclimatiques générales, cette étude se situe dans une zone d'upwelling intense qui explique la productivité halieutique de la région et notamment celle des stocks d'*Octopus vulgaris* dont les abondances dépassent ici celles observées dans toutes les autres régions du monde (FAO, 1979, 1997 a et b). L'upwelling, outre ses conséquences trophiques favorables, a aussi pour effet de réduire les différences hydrologiques (de températures, notamment) entre les strates profondes et côtières. De plus, sur le plan temporel, par rapport aux zones « tempérées » situées plus au nord (telle que la Méditerranée), il est évident que nous sommes dans un contexte de saisonnalités environnementales moins drastiques. Cet environnement autorise une plus grande continuité et ubiquité des répartitions et il n'impose probablement pas la nécessité de migrations bathymétriques génésiques. De même, par rapport à la zone Sénégal plus au sud, nous sommes aussi dans un contexte environnemental plus continu sur l'année puisque le phénomène d'upwelling qui règle la saisonnalité hydrologique de toute la côte Nord-Ouest africaine est connu pour être beaucoup plus saisonnier au niveau du Sénégal qu'au niveau du Cap-Blanc où il est considéré comme pratiquement permanent (Roy, 1991).

En réponse à ces différences de contextes régionaux ou locaux, et en particulier de l'intensité des variations intra-annuelles et bathymétriques des températures de l'eau, il est logique que la dynamique des populations d'*Octopus vulgaris* soit basée sur des stratégies d'occupation de l'espace et de calage des cycles vitaux qui sont, elles aussi, différentes d'une zone à l'autre. Ainsi, on retiendra, comme élément majeur de la répartition spatio-temporelle d'*Octopus vulgaris* en Mauritanie, l'existence d'une stratégie d'occupation maximale de l'espace par les différentes composantes de la population. Ce constat, qui s'établit ici à l'échelle intra-population, peut être mis en parallèle avec nos résultats antérieurs obtenus à l'échelle inter-spécifique, à partir des mêmes campagnes d'échantillonnage et d'autres campagnes couvrant tout le plateau continental mauritanien : le poulpe apparaissait alors comme l'espèce ayant la plus grande amplitude d'habitat parmi celles présentes dans le peuplement démersal de la zone (Jouffre, 1998).

Bibliographie

- AMARATUNGA T., 1987 —
« Population Biology ». In : P.R. Boyle (Ed). *Cephalopod Life Cycles*, Volume II : Comparative Reviews. Academic Press (London) : 239-252.
- BOYLE P. R., BOLETZKY S.V., 1996 —
Cephalopod populations : definition and dynamics, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 351 : 985-1002.
- BRAVO DE LAGUNA J.,
BALGUERIAS E., 1993 —
La pesquería sahariana de cefalopodos : una breve revision, *Bol Inst. Esp. Oceanogr.* 9 (1) : 203-213.
- CADDY J.F. (Ed.), 1983 —
Advances in assessment of world cephalopod resources. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 231, 1-452.
- CAVERIVIÈRE A., DIALLO M., DOMAIN F.,
JOUFFRE D., (soumis) —
« Répartition côtière du poulpe *Octopus vulgaris* sur la Petite Côte du Sénégal et son exploitation par la pêche artisanale ». Actes du 4^e Forum Halieumétrique : *Les espaces de l'Halieutique*. Rennes, 29 juin - 1^{er} juillet 1999, 15 p.
- CHABOUD C., KEBE M.,
AHMED O. M. A., DIOP H. 1988 —
Éléments sur la pêche artisanale mauritanienne, *Bulletin du Centre Nat. de Recherches Océanogr. et des Pêches*, (Nouadhibou, Mauritanie), 16 (1) : 1-48.
- CHESSEL D., DOLEDEC S., 1997 —
ADE Version 4 : HyperCard © Stacks and QuickBasic MicroSoft © Programme library for the Analysis of Environmental Data. Manuel

- d'utilisation. 8 fascicules. URA CNRS 1451, Université Lyon 1, 750 p.
- DIA A. D., DIOP M., JOUFFRE D., 1996 —
« Pêcheries au cœur d'un enjeu de développement, les pêcheries démersales mauritaniennes du poulpe et des crevettes côtières. Confrontation entre stratégies des acteurs et mesures institutionnelles : Éléments d'analyse » In IIFET 96 symposium acts, Marrakech, 1-4 juillet 1996, *International Institute for Fisheries Economics and Trade*, 22 p.
- DIA M. A., 1988 —
Biologie et exploitation du poulpe (Octopus vulgaris) (Cuvier, 1797) des côtes mauritaniennes. Univers. Bretagne Occidentale, Thèse Doct. 3e cycle, 164p.
- DIOP M., 1991 —
« Les mollusques bivalves ». In Chavance P. et Girardin M. (Eds). *L'environnement, les ressources et les pêcheries de la ZEE mauritannienne*. *Bulletin du Centre Nat. de Recherches Océanogr. et des Pêches*, (Nouadhibou, Mauritanie), 23 : 78-82.
- DJIMERA L., 1996 —
« Contribution à la connaissance de la biologie et de l'exploitation du poulpe (*Octopus vulgaris*) de la région de Nouadhibou (Mauritanie) », Rapport de stage, Centre Nat. de Recherches Océanogr. et des Pêches, (Nouadhibou, Mauritanie), 41p.
- DOMAIN F., 1980 —
Contribution à la connaissance de l'écologie des poissons démersaux du plateau continental sénégal-mauritanien. Les ressources démersales dans le contexte général du golfe de Guinée. Thèse d'État. Univ. Paris VI (France), Vol 1 : 342 p; Vol 2 : 68 p.
- DOMAIN F., JOUFFRE D., CAVERIVÈRE A., (accepté) —
Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*.
- DUBROVIN B., MAHFOUD M., DEDAH S., 1991 —
« La ZEE Mauritanienne et son environnement géographique géomorphologique et hydroclimatique ». In Chavance P. et Girardin M. (Eds). *L'environnement, les ressources et les pêcheries de la ZEE mauritanienne*, *Bulletin du Centre Nat. de Recherches Océanogr. et des Pêches*, (Nouadhibou, Mauritanie), 23 : 6-28.
- FAO, 1979 —
Rapport du groupe de travail had hoc sur l'évaluation des céphalopodes; Rome FAO; COPACE/PACE Series 78/11, 135p.
- FAO, 1987 —
Rapport du troisième groupe de travail had hoc sur l'évaluations des stocks de céphalopodes dans la région Nord du COPACE; Rome FAO; COPACE/PACE Series 86/41, 101p.
- FAO, 1997a —
Yearbook of the fishery statistics. Catches and landings 1995. F.A.O. Fish. Ser. 80, 713 p.
- FAO, 1997b —
Rapport du groupe de travail had hoc sur les céphalopodes ; Rome FAO; COPACE/PACE Series 97/63, 103 p.
- FERNANDEZ-NUNEZ M. M., HERNANDEZ-GONZALEZ C. P., RAYA C. A., BALGUERIAS. E., 1996 —
Reproductive biology of octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, from North-Western African coast (21 °N-26 °N). *Shellfish Committee C.M.* K/15, 19 p.
- GARCIA-CABRERA C., 1968 —
Biología y pesca del pulpo (*Octopus vulgaris*) y choco

- (*Sepia hierredda*) en aguas del Sahara español. *Publ. Tecn. Junt. Est. Pesca*, 7 : 141-198.
- GIRARDIN M., 1990 —
Évaluation par chalutage des stocks démersaux du plateau continental mauritanien en 1997 et 198, *Bulletin du Centre Nat. de Recherches Océanogr. et des Pêches*, (Nouadhibou, Mauritanie), 21: 22-37 (+ annexes).
- GUERRA A., 1975 —
Determinacion de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lamarck, mediante un indice de madurez. *Inv. Pesq.*, 39 (2) : 397-416.
- GUERRA A., 1979 —
« Estructura de la poblacion de *Octopus vulgaris* del Atlantico Centro-Oriental (26°10'N - 23°30'N) ». In : *Report of the ad hoc Working Group of assessment of cephalopod stocks*. S/C de Tenerife (Spain), 18-13 septyembre 1978, FAO, CECAF/ECAF Series 78/11 : 99-11.
- GUERRA A., 1981 —
Spatial distribution pattern of *Octopus vulgaris*. *J. Zool., Lond.*, 195 : 13-146.
- HATANAKA H., 1979a —
Studies on the fisheries biology of common octopus off the northwest coast of Africa. *Bull. Far Seas Fish. Res. Lab.*, 17 : 13-124.
- HATANAKA H., 1979b —
Spawning seasons of Common Octopus off the Northwest Coast of Africa. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 45 (7) : 805-810.
- HILL M.O., 1973 —
Reciprocal averaging : an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology*, 61 : 237-249.
- HIRSCHFELD H.O., 1935 —
A connection between correlation and contingency. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, Mathematical and Physical Sciences*, 31 : 520-524.
- IDELHAJ A., 1984 —
Analyse des rendements en poulpes (*Octopus vulgaris*) des flottilles de pêche et comparaison avec les résultats des prospections du N/R. Ibn-Sina au large du Sahara (période 1980-1983). ISPM (Casablanca, Maroc), *Travaux et documents*, n° 41, 10 p (+ figures).
- JAGER Z., 1993 —
« The distribution and abundance of young fish on the Banc d'Arguin, Mauritania ». in : Wolff W.J., van der Land J., Nienhuis P.H. and de Wilde P.A.W.J. (Eds), *Ecological Studies in the Coastal Waters of Mauritania, Hydrobiologia*, 258 : 185-196.
- JOUFFRE D., 1998 —
Octopus vulgaris as a component of the benthic fauna of the NW African coast : A note on an investigation of species community organisation using multifactorial analysis. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 20 : 93-100.
- JOUFFRE D., INEJH, C. A., 1996 —
Recueil des observations de terrain et descriptions générales des captures de poulpes relatives à deux ans d'échantillonnage mensuel sur la radiale du Cap-Blanc (Mauritanie, zone nord) de mai 1993 à avril 1995. *Archives du Centre Nat. de Recherches Océanogr. et des Pêches*, (Nouadhibou, Mauritanie), n° 73, 100 p.
- JOUFFRE D., INEJH C. A., CAVERIVIÈRE A. (in prep.) —
« Are the clay-pots used by the Mauritanian small-scale fishery targeting octopus dangerous for this resource? » (Résumé soumis pour contribution au CIAC 2000 : *Millenium Cephalopod Conference on*

Cephalopod Biomass and Production
3-7 July 2000, University of
Aberdeen, Aberdeen, Scotland).

JOUFFRE D., NDIAYE A., 1995 —
Échantillonnage par chalutage
démersal de la radiale du Cap-Blanc
(Mauritanie, zone Nord) :
Présentation générale et édition
des données : Tome 1 - Campagnes
mensuelles du N/O N'Diogo
de mai 1993 à avril 1994.
*Archives du Centre Nat.
de Recherches Océanogr.
et des Pêches*, (Nouadhibou,
Mauritanie), n° 71, 171 p.

MANGOLD K., 1983 —
« *Octopus vulgaris* ». In : P.R. Boyle
(Ed), *Cephalopod Life Cycles,
Species Accounts.*, Academic Press
(London), Vol I. : 335-364.

PEREIRO J.A.,
BRAVO DE LAGUNA J., 1981 —
Dynamique des populations et
évaluation des stocks de poulpes de
l'Atlantique Centre-Est.
FAO, *COPACE/PACE SERIES*
80/18 , 57 p.

RATHJEN W. F., Voss G. L., 1987 —
« The cephalopod fisheries : a

review. » In : P.R. Boyle (Ed)
*Cephalopod Life Cycles,
Comparative Reviews*, Academic
Press (London), Vol. II : 253-275.

ROY C., 1991 —
« Les upwellings : le cadre physique
des pêcheries côtières ouest-
africaines » In : Cury P. et Roy C.
(Eds), *Pêcheries Ouest-africaines,
variabilité, instabilité et changement*,
Orstom Editions, Paris : 38-66.

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

TAIT R.W., 1986.—
*Aspects physiologiques de
la sénescence post-reproductive*.
Thèse de Doctorat,
université Paris VI. 249 p.

TANAKA J., 1958 —
On the stock of *Octopus* (*Octopus*)
vulgaris Lamarck, on the East Coast
of Boso Peninsula, Japan. *Bull. Jap.
Soc. Sci. Fish.*, 24 : 601-607.

WELLS M. J., 1978 —
*Octopus. Physiology and behaviour
of an advanced invertebrate*.
Chapman et Hall (London), 417 p.