

Application d'un modèle global avec effet de l'environnement au stock de poulpe du Sénégal

Martial Laurans

Halieute

Didier Gascuel

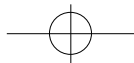
Halieute

Alain Caverivière

Biologiste halieute

Introduction

Le poulpe commun *Octopus vulgaris* est abondant sur les côtes nord-ouest africaines. Il est exploité d'une manière intense par les pêcheries artisanales et industrielles du sud Maroc, de la Mauritanie et du Sénégal. La pêche commerciale du poulpe est la plus récente dans ce dernier pays, où la pêcherie ne s'est développée qu'à partir de 1986 (Caverivière, 1990, 1994). Ce début d'exploitation au Sénégal est concomitant à deux phénomènes, une abondance exceptionnelle en poulpe et un marché à l'exportation où la demande était importante. Cette année-là, la majorité des captures provient de la pêche industrielle qui pratique la pêche au chalut. Mais rapidement, une partie de la pêche artisanale se spécialise dans la capture du poulpe, principalement à partir des débarcadères de la Petite Côte (au sud de Dakar). Pour cette activité, une nouvelle technique de pêche se développe, utilisant des turlottes dansées sur le fond à partir de pirogues (Caverivière *et al.*, 2001; Caverivière, présent volume).

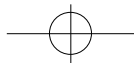


La production de poulpe varie fortement d'une année à l'autre. En effet, à une année de forte production peut succéder une année où les rendements sont très faibles. Ces fluctuations d'abondance sont d'autant plus fortes que la durée de vie du poulpe est courte, l'essentiel des captures étant réalisé sur une seule cohorte issue du recrutement de l'année (Domain *et al.*, 1997, 2000). Pour une part, l'abondance du stock semble dépendre de l'intensité de l'upwelling qui intervient le long de la côte sénégalaise entre novembre et mai. Dès lors, le présent travail vise un premier objectif. Il s'agit de tenter d'expliquer les variations de biomasse et de capture à partir d'un modèle de dynamique des populations incluant un effet de l'environnement traduisant l'intensité de l'upwelling. En particulier l'année 1999 a connu une abondance de poulpe exceptionnellement élevée, conduisant à une situation de saturation des marchés et d'effondrement des prix (Diallo *et al.*, présent volume). Peut-on expliquer une telle situation par la seule intensité de l'upwelling? Un deuxième type de question se pose dans ce type de pêcherie, où la variabilité environnementale tend à masquer les effets de la pêche : peut-on considérer ces derniers effets comme de peu d'importance par rapport aux variations d'abondance dues à l'environnement et laisser dès lors la pêcherie en libre accès ?

En s'appuyant sur les données statistiques de production et d'effort, au cours de la période 1986-1999, on tente ici de répondre à ces deux types de questions en recourant à un modèle global qui prend en compte les effets de la pêche et d'une variable environnementale (Fréon, 1991).

Matériel et méthode

Les données de production à partir desquelles ce travail est réalisé sont les captures de la pêche piroguière artisanale ciblant le poulpe et de la pêche chalutière industrielle de 1986 à 1999. Ces données comprennent également les efforts de pêche, exprimés pour chaque pêcherie en nombre de jours de mer au cours desquels du poulpe à été débarqué. Ces informations sont issues du Centre de recherches

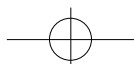


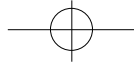
océanographiques de Dakar-Thiaroye et de la Direction de l'océanographie et des pêches maritimes.

Ces captures proviennent des populations de poulpe du Sénégal qui sont considérées comme fortement indépendantes de celles des autres régions. Cette hypothèse de stocks séparés est utilisée depuis le premier groupe de travail régional portant particulièrement sur cette ressource (FAO, 1979) jusqu'au plus récent (FAO, 1997). Elle a été renforcée par les résultats des campagnes de marquages en mer, qui ne montrent au mieux que des mouvements très limités pour ces animaux benthiques (Domain *et al.*, 2000 et présent volume). Seule la vie larvaire qui se déroule en pleine eau et dont la durée est relativement longue pourrait donner lieu à une dispersion importante. Celle-ci est cependant limitée par le fait que les principaux stocks de poulpe de la région se trouvent dans des zones de rétention larvaires, induites par des conditions hydrologiques particulières (Roy, 1998; Faure, 2000; Demarcq et Faure, 2000).

Aux données de production, s'ajoutent les données environnementales, à savoir l'intensité du vent parallèle à la côte (notée en mètre par seconde), de direction Nord-Sud, qui souffle de novembre à mai. Cette composante Nord-Sud des vents alizés est responsable de l'upwelling côtier le long du littoral. Les données sont issues des valeurs de vent en surface du système Aviso (Archivage, visualisation, interprétation des données des satellites océanographiques) fournies par Météo France. Il s'agit des analyses opérationnelles du CEPMMT (Centre européen de prévision météorologique à moyen terme) provenant d'observations satellitaires (champs issus de modèles). Quatre fois deux valeurs (composantes méridienne et latitudinale) sont calculées par jour pour chaque angle d'un « carré » d'un degré de côté. La production artisanale de poulpe provient majoritairement de la Petite Côte du Sénégal, au sud du Cap Vert. Une large part de la production industrielle est due aux chalutiers qui opèrent un peu plus au large. Nous avons retenu les valeurs méridiennes du vent au point 15 °N-18 °O comme représentatives pour la zone. Pour le présent travail, seules des moyennes sur des périodes choisies sont prises en compte.

Dans un premier temps les données de captures et d'efforts sont utilisées afin d'estimer pour chaque année (tabl. 1), d'une part, un effort de pêche théorique combiné (fthc) et, d'autre part, un indice





Effort nominal f_n	Capture par pêcherie Y	Effort effectif f_e	Indice d'abondance IA
$f_{n_{Pi}}$	Y_{Pi}	$f_{e_{Pi}} = Pg * f_{n_{Pi}}$	$IA_1 = Y_{Pi} / f_{e_{Pi}}$
$f_{n_{Pa}}$	Y_{Pa}	$f_{e_{Pa}} = Pg * f_{n_{Pa}}$	$IA_2 = Y_{Pa} / f_{e_{Pa}}$

Effort théorique par pêcherie	Effort théorique combiné	Indice d'abondance théorique
$f_{th_{Pi}} = Y_{tot} / IA_{Pi}$	$f_{thc} = \text{moy} (f_{th_{Pi}}, f_{th_{Pa}})$	$IA_{thc} = Y_{tot} / f_{thc}$
$f_{th_{Pa}} = Y_{tot} / IA_{Pa}$		

Pi (pêche industrielle) ; Pa (pêche artisanale)
Pg (indice de puissance de pêche) ; Ytot (prise totale Pi + Pa)

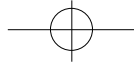
Tableau 1

Calculs menant à l'estimation des valeurs annuelles de l'effort de pêche théorique combiné et de l'indice d'abondance théorique.

Calculations giving annual theoretical efforts and annual indexes of the abundance.

d'abondance théorique combiné (IA_{thc}), les rendements étant considérés représentatifs de l'abondance. Ces deux données sont dites combinées car elles sont obtenues en tenant compte des deux pêcheries. En effet, on calcule deux indices d'abondance IA_{Pi} et IA_{Pa} qui sont déduits respectivement de la pêche industrielle (PI) et de la pêche artisanale (PA). Il en est de même pour les deux efforts théoriques $f_{th_{Pi}}$ et $f_{th_{Pa}}$. Ensuite, l'effort théorique combiné f_{thc} est obtenu comme moyenne de $f_{th_{Pi}}$ et $f_{th_{Pa}}$ ¹. Ce dernier effort est utilisé pour calculer l'indice d'abondance IA_{thc} . Une série empirique de puissance de pêche (Pg) est appliquée aux données d'effort pour tenir compte des connaissances que l'on a sur la pêcherie. Ainsi, sur les quatre premières années de la série, la puissance augmente de 5 % par an, son augmentation est nulle ensuite. Pg est conventionnellement fixé à 1 pour l'année 1986.

¹ Lorsque les données PI ou PA n'étaient pas disponibles ou fiables (1986-88 pour la PA et 1995-99 pour la PI), les données f_{thc} ont été calculées à partir de l'évolution de l'autre série.



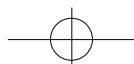
À partir des données environnementales et de l'effort théorique combiné, un modèle global avec effet de l'environnement est ajusté à l'indice d'abondance théorique combiné (IA_{thc}). Trois séries de variables environnementales sont testées. La variable V1 est la moyenne de la composante Nord-Sud du vent journalier calculé sur la totalité de la période où les vents alizés dominant, à savoir de novembre à mai. La variable V2 est quant à elle la moyenne de cette même composante pour le centre de la première période, soit de janvier à mars. La variable V3 est l'indice IUC qui mesure l'intensité de l'upwelling (pour la méthode de calcul, se reporter à Demarcq et Caverivière, présent volume). Deux modèles sont testés. Il s'agit à chaque fois d'un modèle exponentiel de type Fox (1970), avec une fonction mathématique tenant compte de l'environnement qui est différente pour les deux modèles. Un modèle de type Fox est préféré à un modèle de type Schaefer car ce dernier suppose des captures nulles au-delà d'un certain effort de pêche. Le modèle est ajusté aux données 1986-1998. L'ajustement du modèle est conduit en utilisant la méthode des moindres carrés, qui permet de donner un poids important aux années de forte abondance. Au départ, l'année 1999 n'est pas prise en compte pour deux raisons. D'une part, les statistiques de capture et d'effort sont jugées peu fiables dans une situation de surproduction où une partie de la prise n'a pas été commercialisée. D'autre part, on souhaite tester la capacité du modèle à prédire les résultats obtenus lors de cette année exceptionnelle; il est alors logique qu'elle soit exclue du jeu de données sur lequel se fait l'ajustement. Après ajustement, un coefficient de détermination est calculé entre la série d'indices d'abondance prédite par les différents modèles testés et la série d'indices observés IA_{thc}. Pour chaque modèle, le coefficient est calculé pour deux séries, l'une s'arrêtant à 1998 et l'autre prenant en compte 1999.

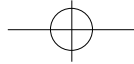
Les 2 modèles globaux avec effet de l'environnement testés sont issus des travaux de Fréon (1991). Ils s'expriment de la manière suivante:

$$IA_t = (V_t) \cdot \exp(c \cdot f_t)$$

avec $(V_t) = a + b \cdot V_t$ pour le modèle 1, et $(V_t) = a \cdot (V_t)^b$ pour le modèle 2.

Les valeurs a, b, c sont des constantes. Pour une année t, la valeur V_t est la donnée environnementale, f_t correspond à l'effort de pêche théorique combiné. Les deux modèles testés supposent que la





variable environnementale V_t n'agit que sur l'abondance. Un modèle et une série environnementale sont finalement retenus. Ce choix correspond à l'association qui permet d'expliquer au mieux les années où l'abondance est forte et qui donne le meilleur coefficient de détermination de la série.

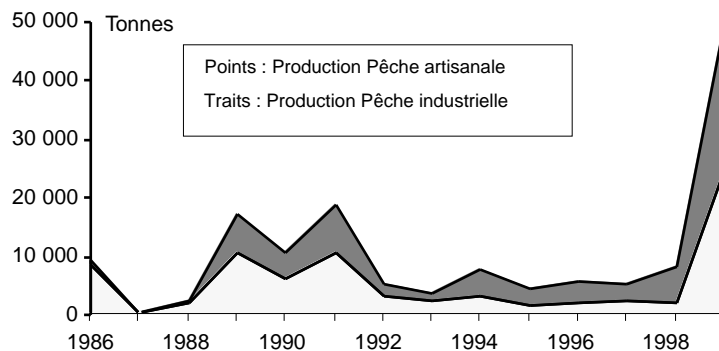
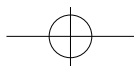
Le modèle ajusté est ensuite utilisé pour estimer la courbe de production équilibrée en fonction d'un multiplicateur d'effort, pour une valeur donnée de la variable environnementale. On trace également les isoplèthes de production à l'équilibre en fonction des valeurs du multiplicateur d'effort et de la variable environnementale. L'année 1998 est prise comme année de référence, avec un multiplicateur d'effort égal à 1.

Résultats

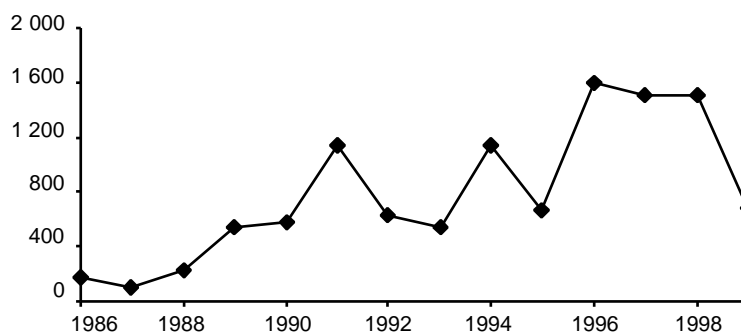
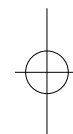
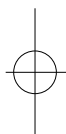
La production en poulpe, pour les trois premières années d'exploitation, est majoritairement le seul fait de la pêche industrielle (fig. 1). Ensuite, la part de la pêche artisanale augmente significativement. À partir de 1993, plus de la moitié de la production provient de la pêche artisanale. L'exploitation se caractérise par une forte variabilité inter-annuelle des débarquements. Ainsi, la production de 1999 est multipliée par cinq par rapport à l'année précédente.

L'évolution de l'effort de pêche théorique (f_{thc}) met en évidence une forte augmentation de la pression de pêche sur l'ensemble de la période (fig. 2). Cette évolution correspond bien à ce qui est connu sur cette pêcherie, à savoir son développement du fait, d'une part, d'une demande forte et, d'autre part, de la présence de poulpes. La chute de l'effort de pêche en 1999 est expliquée par les très fortes abondances de poulpes. Celles-ci ont conduit à une saturation du marché et à une chute des prix, entraînant une diminution de la durée et du nombre de sorties de pêche (Diallo *et al.*, présent volume).

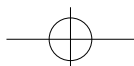
L'indice d'abondance (I_{athc}) montre une forte variabilité d'une année sur l'autre avec des pics d'abondance marqués en 1986 et 1999 (fig. 3). Globalement, les abondances prédites par les diffé-



■ Figure 1
Productions des deux pêcheries de poulpes au Sénégal (en tonnes). Sources CRODTet DOPM.
Production of the two octopus fisheries in Senegal (in metric tons). CRODT and DOPM sources.



■ Figure 2
Évolution des efforts théoriques de la pêche au poulpe du Sénégal, de 1986 à 1999. L'échelle de l'axe des ordonnées est arbitraire.
Evolution of the theoretical efforts of octopus fishing in Senegal, from 1986 to 1999. The scale of the ordinate axis is arbitrary.



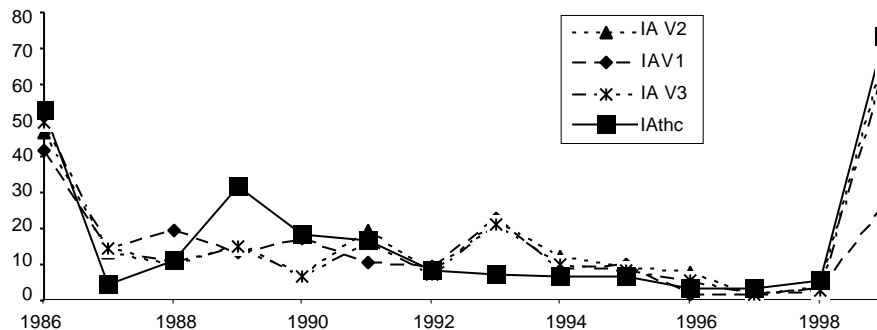
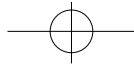


Figure 3

Évolution de l'abondance du poulpe au Sénégal : indice « observé » (Iathc) et indices prédits par le modèle global avec effet de l'environnement (modèle 2 uniquement).

Evolution of the octopus abundance in Senegal: observed index (Iathc) and indexes predicted by the surplus model with environmental effect (only model 2).

rents modèles rendent bien compte de cette évolution. Les résultats concernant les coefficients de détermination de chaque modèle indiquent en premier lieu que la série environnementale correspondant à la variable V1 donne les résultats les moins bons (tabl. 2). Lorsque l'on considère l'année 1999, les meilleurs résultats sont obtenus pour le modèle 2 avec les deux séries V2 et V3 qui ont des résultats équivalents. Aussi, pour la suite du travail, nous utilisons le modèle 2 et le choix s'est porté sur la variable V2 qui est la plus simple à appliquer. Ce modèle explique bien les années où l'indice d'abondance est élevé. Cependant, il s'éloigne assez fortement des valeurs observées IAthc pour les années 1989 et 1993 (fig. 3). Des aspects comme la capturabilité peuvent ici rentrer en jeu. En effet, dans le modèle elle est considérée comme constante pour l'ensemble de la pêcherie. Par manque d'informations, cet aspect n'a pu être abordé. Le modèle retenu s'exprime comme suit :

$$IA_t = 1,98 \cdot 10^{-6} \cdot V_2^{9,32} \cdot \exp(-13,32 \cdot 10^{-4} \cdot f_{thc})$$

Des courbes de production à l'équilibre sont estimées, selon trois scénarii concernant l'environnement. Trois valeurs de la variable V2, correspondant à une hypothèse basse, moyenne et forte sont



	Modèle 1 : $IAt = (a+b*Vt)*exp(c*ft)$			Modèle 2 : $IAt = (a*(Vt)^b)*exp(c*ft)$		
	V1	V2	V3	V1	V2	V3
R2 avec 1999	0,64	0,74	0,74	0,55	0,86	0,86
R2 sans 1999	0,69	0,72	0,74	0,61	0,68	0,70

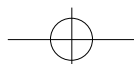
■ Tableau 2

Coefficients de détermination (abondance prédites *versus* observées) obtenus pour les deux modèles et les trois séries d'indices d'environnement.

Determination coefficients (predicted indexes versus observed indexes) for the two models and the three environmental series.

ainsi testées, afin de voir leur influence sur la pêche. Ces hypothèses correspondent respectivement aux valeurs minimale, moyenne et maximale de la variable V2 sur la période étudiée, 1986-1999. L'effort de maximisation des captures est le même pour les trois courbes (fig. 4), ce qui découle du type de modèle utilisé. Ainsi, mis à part l'année 1999, la pêche du poulpe se trouverait dans une situation de surexploitation au cours des années récentes. De 1996 à 1998, l'effort de pêche est le double de l'effort de maximisation. La valeur du MSY (capture maximale soutenable) est quant à elle variable; elle peut atteindre près de 50 000 t lorsque l'upwelling est très intense (variable environnementale très élevée: 7,1 m.s⁻¹). À contrario, le MSY présente de faibles valeurs, avec une estimation de 4000 tonnes lors des années d'upwelling faible, pour une valeur de la variable environnementale de 5,4 m.s⁻¹. Ainsi, d'une année à l'autre, la pêche peut présenter de fortes évolutions en termes d'effort et surtout de capture, qui peuvent s'expliquer par les variations interannuelles de l'intensité de l'upwelling.

Les isoplèthes des captures à l'équilibre (fig. 5) permettent de montrer les fortes variations engendrées par la variable environnementale. Cette représentation illustre aussi les conséquences d'un changement de l'effort de pêche. La trajectoire représentée sur la figure permet de visualiser ce qui s'est passé entre l'année 1998 et 1999.



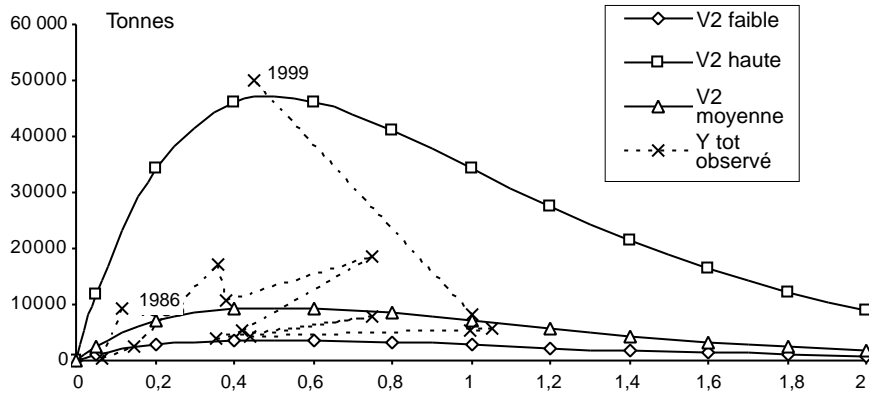
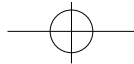


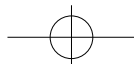
Figure 4

Modèle de production du poulpe au Sénégal : courbes de capture à l'équilibre en fonction d'un multiplicateur de l'effort (année de référence 1998), pour trois valeurs de la variable environnementale, et valeurs de production observées (Y_{tot}).

Octopus surplus model in Senegal: equilibrium catch curves in function of the multipliers of the fishing effort (1998 is the reference year) for three values of the environmental variable, and values of the observed productions (Y_{tot}).

Discussion

L'un des objectifs de ce travail était d'intégrer dans l'évaluation du stock de poulpe la variabilité environnementale qui influence fortement l'abondance, en plus de la pêche. Cet aspect a pu être pris en compte et plusieurs scénarii ont été envisagés selon l'intensité de la variable environnementale retenue. De plus, il était recherché un modèle qui puisse expliquer les années de fortes abondances comme cela fut le cas en 1999. Le modèle retenu répond à cette attente. On montre ainsi que les captures exceptionnelles observées cette année-là peuvent s'expliquer par un upwelling particulièrement intense, et secondairement par un effort de pêche modéré correspondant à une situation de pleine exploitation. Globalement, la capacité prédictive du modèle ajusté sur la période 1986-1998 apparaît satisfaisante en 1999. De même, les fortes captures observées



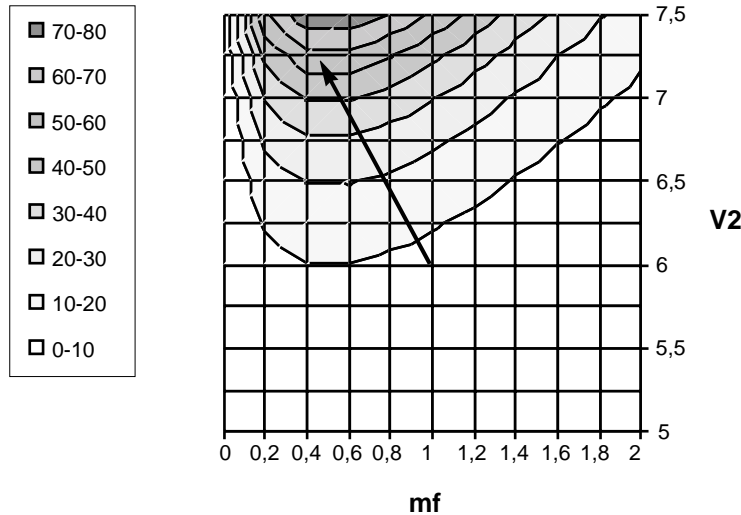
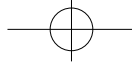


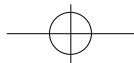
Figure 5

Isoplètes des captures à l'équilibre (en milliers de tonnes) suivant le multiplicateur de l'effort de pêche (base 1 en 1998) et la valeur moyenne de la composante méridienne du vent (V_2 en m.s-1) en janvier-mars. La flèche représente la trajectoire entre la situation de 1998 et celle de 1999.

Isopleths of equilibrium catches (in thousand tons) in function of the multipliers of the fishing effort (index 1 in 1998) and the average values of the wind meridian component (V_2 in m.s-1) in January-March. The arrow represents the path between 1998 and 1999.

en 1986, au démarrage de la pêche, sont à mettre en relation avec un upwelling intense et des abondances élevées. L'essentiel des captures annuelles de poulpe est réalisé au cours des mois de juin à octobre (Caverivière *et al.*, 2000). Les résultats obtenus semblent indiquer que ces captures sont largement dépendantes de la survie des larves et juvéniles entre janvier et mars et dont l'importance est liée à un upwelling intense. Ce mécanisme corrobore les résultats obtenus au Sénégal par d'autres auteurs (Faure, 2000). On montre ici que l'abondance et les captures de poulpe peuvent dès lors être modélisées de manière simple à partir de deux variables: l'effort de pêche et une mesure de vent traduisant l'intensité de l'upwelling.

Ce travail permet de répondre à une autre question importante. Est-ce qu'une pêche, dont la capture est réalisée sur une seule



cohorte, peut être laissée en libre accès, sachant de plus que d'une année à l'autre l'abondance varie fortement. L'étude tend à montrer que certaines années, et notamment pour la période récente, le stock de poulpe serait en état de surexploitation. Cela traduit une situation dans laquelle une diminution de l'effort (et donc des coûts d'exploitation) permettrait d'accroître quelque peu les captures et peut conduire à recommander un encadrement de la pêcherie, visant à limiter l'effort de pêche.

Ce travail peut également être utilisé comme outil facilitant les discussions entre les acteurs du système pêche. En effet, l'étude indique qu'il est intéressant de suivre l'évolution de la variable environnementale « vent du premier trimestre » qui influence fortement l'abondance de la grande saison de pêche de l'été suivant. Ainsi, il serait possible d'anticiper une abondance forte et donc une production élevée. Cette information pourrait être importante en terme économique si elle permet de préparer le marché de l'export à l'arrivée d'une production élevée (une forte partie de la production en poulpe est exportée en Europe et Asie). Ce point est sensible dans un pays comme le Sénégal où les produits de la pêche ont un poids important dans la balance commerciale. Une telle anticipation permettrait peut-être d'éviter ce qui s'est passé en 1999, à savoir une forte quantité de poulpes invendus ou bradés.

Le modèle global avec effet de l'environnement constitue une première approche de dynamique des populations. Il mériterait d'être couplé à une analyse plus fine du recrutement et à des modèles de type analytique permettant d'étudier l'impact de fermeture de la pêche, comme ceux développés par Lanco (1999) et Jouffre *et al.* (présent volume).

Bibliographie

- 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: 1-42.
- CAVERIVIÈRE A., 1994 —
« Le poulpe (*Octopus vulgaris*) au Sénégal: une nouvelle ressource ». In: BARRY-GÉRARD M., DIOUF T., FONTENEAU A. (éd.): *L'évaluation des ressources exploitables par la pêche artisanale sénégalaise*. Paris, Orstom éditions, coll. Colloques et séminaires, tome 2: 245-256.
- CAVERIVIÈRE A., DIALLO M., DOMAIN F., JOUFFRE D., 2000 —
« Répartition côtière du poulpe *Octopus vulgaris* sur la Petite Côte du Sénégal et son exploitation par la pêche artisanale ». In: GASCUEL D., CHAVANCE P., BEZ N., BISEAU A. (éd.): *Les espaces de l'halieutique*. Paris, Orstom éditions, coll. Colloques et séminaires: 269-283.
- DEMARCO H., FAURE V., 2000 —
Coastal upwelling and associated retention indices derived from satellite SST. Application to *Octopus vulgaris* recruitment. *Oceanol. Acta*, 23 (4): 391-408.
- DOMAIN F., CAVERIVIÈRE A., DIALLO A., 1997 —
« Note sur la croissance en poids du poulpe (*Octopus vulgaris*) élevé en bassin ». In: Rapport du groupe de travail *ad hoc* sur les céphalopodes. *FAO, Copace/Pace Séries/97/63*: 78-80.
- DOMAIN F., JOUFFRE D., CAVERIVIÈRE A., 2000 —
Growth of *Octopus vulgaris* from tagging in Senegalese waters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 80 (4): 699-706.
- FAO, 1979 —
Rapport du groupe de travail *ad hoc* sur l'évaluation des stocks de céphalopodes. *FAO, Copace/Pace Séries 78/11*, 135 p.
- FAO, 1997 —
Rapport du groupe de travail *ad hoc* sur les céphalopodes. *FAO, Copace/Pace Séries 97/63*, 103 p.
- 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 inter-spécifiques. Thèse de doctorat, univ. Montpellier-II, 401 p.
- FOX W. W., 1970 —
An exponential surplus-yield model for optimizing exploited fish populations. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 99 (1): 80-68.
- FRÉON P., 1991 —
« L'introduction d'une variable climatique dans les modèles globaux de production ». In: CURY P., ROY C., (éd.): *Pêcheries ouest-africaines, Variabilité, Instabilité et Changement*. Paris, Orstom éditions: 395-424.
- LANCO S., 1999 —
Adaptation d'un modèle structural à une ressource instable en vue de mesurer l'impact de fermetures de pêche. Application au stock de poulpe (Octopus vulgaris, Cuvier 1797) sénégalais. Mémoire de DEA « Océanologie biologique et Environnement marin », Ec. nat. sup. agro. Rennes: 49 p. (+ annexes).
- ROY C., 1998 —
« An upwelling-induced retention areas off Senegal: a mechanism to link upwelling and retention processes ». In: PILLAR S. C., MOLONEY A. I. L., SHILLINGTON F. A. (ed.): *Benguela Dynamics. Impacts of variability on shelf-sea environments and their living resources*. S. Afr. J. Mar. Sci., 19: 89-98.