

Fisheries Centre Research Reports

2004 Volume 12 Number 7

WEST AFRICAN MARINE ECOSYSTEMS: MODELS AND FISHERIES IMPACTS



Fisheries Centre, University of British Columbia, Canada

West African Marine Ecosystems: models and fisheries impacts

edited by
Maria Lourdes D. Palomares and Daniel Pauly

Fisheries Centre Research Reports 12(7)
221 pages © published 2004 by

*The Fisheries Centre,
University of British Columbia*

*2259 Lower Mall
Vancouver, B.C., Canada, V6T 1Z4*

ISSN 1198-6727

FISHERIES CENTRE RESEARCH REPORTS 12(7)

2004

WEST AFRICAN MARINE ECOSYSTEMS: MODELS AND FISHERIES IMPACTS

edited by

MARIA LOURDES D. PALOMARES AND DANIEL PAULY

CONTENTS

	Page
DIRECTOR'S FOREWORD	1
INTRODUCTION.....	2
Ecosystem-based fisheries management: the role of the SIAP project <i>Daniel Pauly</i>	2
WEST AFRICAN ECOSYSTEMS.....	4
Modèle écotrophique du Banc d'Arguin (Mauritanie) dans la période 1988 à 1998 <i>Mahfoudh Ould Taleb Ould Sidi and Diop Mika Samba</i>	4
Modèle écotrophique de la ZEE mauritanienne: comparaison de deux périodes (1987 et 1998) <i>Mahfoudh Ould Taleb Ould Sidi and Sylvie Guénette</i>	12
Ecopath model of the Cape Verde coastal ecosystem <i>K.A. Stobberup, V.D.M. Ramos and M.L. Coelho</i>	39
Dynamique du réseau trophique de l'écosystème sénégambien en 1990 <i>Birane Samb et Asberr Natoumbi Mendy.....</i>	57
Addendum : L'écosystème sénégambien en 1964 à 1981 (<i>Birane Samb</i>)	71
Long-term trends in al fishery resources of Ghana in response to fishing pressure <i>Kwame Koranteng and Daniel Pauly</i>	75
A trophic model of the Gambian continental shelf system in 1986 <i>Asberr Natoumbi Mendy</i>	81
Addendum: The Gambian continental shelf ecosystem in 1992 and 1995	89
Preliminary Ecopath model of the Guinea-Bissau continental shelf ecosystem (NW-Africa) <i>Patrícia Amorim, Gregório Duarte, Miriam Guerra, Telmo Morato, and Kim A. Stobberup</i>	95
Modèle trophique du système côtier du plateau continental Guinéen <i>Ibrahima Diallo, Ibrahima Cissé and Amadou Bah.....</i>	113
Addendum: Modèles de la côte guinéenne, 1985 et 1998 (<i>Sylvie Guénette and Ibrahima Diallo</i>)	124
Structure and dynamics of the marine ecosystem off Sierra Leone for three time periods: 1964, 1978 and 1990 <i>Johanna J. Heymans and Jan Michael Vakily</i>	160
Biodiversity of the Namibian Exclusive Economic Zone: a brief review with emphasis on online databases <i>Maria Lourdes D. Palomares and Daniel Pauly</i>	170

ANALYSES	171
Mass balance of Atlantic oceanic systems <i>Marcelo Vasconcellos and Reg Watson</i>	171
Trends in fish biomass off Northwest Africa, 1960-2000 <i>Villy Christensen, Patricia Amorim, Ibrahim Diallo, Taib Diouf, Sylvie Guénette, Johanna J. Heymans, Asberr Natoumbi Mendy, Mahfoudh Ould Taleb Ould Sidi, Maria Lourdes D. Palomares, Birane Samb, Kim Stobberup, Jan Michael Vakily, Marcelo Vasconcellos, Reg Watson, and Daniel Pauly</i>	215
APPENDICES	221

*A Research Report from the Fisheries Centre at UBC
221 pages © Fisheries Centre, University of British Columbia, 2004*



Fisheries Centre Research Reports are abstracted in the FAO Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA)
ISSN 1198-6727

DIRECTOR'S FOREWORD

West African fisheries are under tremendous pressure, some of this due to the increasing local demand for fish, and the growth of locally based industrial and artisanal fisheries. However, the main reason for the much depleted state of West African fisheries resources lies in the presence, along the West African coast, of a huge array of Distant Water fleets from Western and Eastern Europe, and from East Asia. And every few years, new 'access agreements' are signed that increase this external pressure, not to mention numerous cases of illegal fishing by a variety of countries.

Evaluations of the effects of the resulting fishing effort on West African resources have been rare so far, and widely scattered, as they were mainly dealing with isolated, local stocks. Broad-based studies, on the other hand, have been entirely lacking. This report begins to fill this gap in that it covers much of the West African coast. However, the focus has been on one region (Northwest Africa), for which a synthesis, i.e., a documentation of long-term biomass declines is presented.

This report focuses on descriptions of the methods and data used in this synthesis, i.e., in the construction of quantitative food web ('Ecopath') models of the ecosystems of the Northwest African subregion (Mauritania, Cape Verde, Senegal, The Gambia, Guinea-Bissau, Guinea and Sierra Leone) for contrasting periods (usually 1960 vs. 2000). Following a training course/workshop given in Dakar, Senegal, on February 9-23, 2001, the bulk of these models were constructed during a workshop held, also in Dakar, on August 10-18, 2001, and attended by participants representing the countries in question, all members of the European Union funded project known as 'Système d'Information et d'Analyse des Pêches' (SIAP; 'Fisheries Information and Analysis System', or FIAS in English). These models were subsequently refined in extensive collaboration among the editors and the authors, which culminated in a third workshop jointly organized by the *Sea Around Us* and SIAP projects, held in January 2002 at the Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, and attended by three members of the SIAP project, representing Mauritania¹, Senegal and The Gambia. The food web models resulting from this process were complemented by models initiated by members of the *Sea Around Us* project, for Sierra Leone, Guinea and the Central Atlantic.

This first-ever coverage of the entire Northwest African subregion with ecosystem models, mostly pairs covering two different periods in the same country, allowed the creation of regional biomass maps for 1960 and 2000, illustrating the massive decline of the abundance of larger fishes along the West African coast. This, we assume, should impact on negotiations about access by Distant Water fleets.

The assistance provided in the preparation and actual realization of the workshops by the Director and staff of the Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT) is gratefully acknowledged, as is the readiness of various research institutions (CNSHB, Guinea; IEO, Spain; and IPIMAR, Portugal) to provide funding from their institutional budget for the participation of additional researchers in the workshops. Moctar Bâ, Director of the Coordination Unit of the SIAP project, is thanked for his untiring efforts to promote the goals and objectives of the SIAP project in the region, thus rallying the necessary support for its successful implementation. Dr. Michael Vakily, Coordinator of the SIAP project, must also be thanked for his untiring support of the work summarized in these pages. The Pew Charitable Trusts, Philadelphia, are also thanked for their support of the *Sea Around Us Project*.

Daniel Pauly
December 2004

¹ The printed version of this report failed to include a paper describing the Mauritanian ecosystem in 1987 and 1998, included in this online version.

INTRODUCTION

ECOSYSTEM-BASED FISHERIES MANAGEMENT: THE ROLE OF THE SIAP PROJECT²

Daniel Pauly

*Science Adviser, SIAP project, Fisheries Centre, University of British Columbia
2259 Lower Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4 CANADA*

While pre-industrial fisheries in Africa and elsewhere usually had the capacity to extirpate some freshwater and coastal fish populations, it is only since the advent of industrial fishing, about a century ago, that the sequential depletion of coastal then offshore populations of marine fish has become the standard operating procedure.

In the late 19th Century, in the North Sea, where British steam trawlers were first deployed, it took only a few years for the accumulated coastal stocks of flatfish and other demersal groups to be depleted, and for the trawlers to be forced to move on to the Central North Sea, then further, all the way to Iceland.

This European expansion and a similar process emanating from North America led after the Second World War to massive increases of fisheries catches in the North Atlantic, the North Pacific, as well as in South East Asia and Northwest Africa. By the late 1990s, the last large shelf areas previously not subjected to trawling had been depleted, as were most of the oceanic seamounts. All that is left now for further expansion of bottom trawling are very deep (1-3 km) populations of demersal fish, whose extremely low growth rates, associated with life spans of over 100 years, essentially precludes sustainable exploitation. Hence, in the absence of legal protection, they are subjected to ‘pulse-fishing’ by distant water fleets of various industrial countries, i.e., to rapid depletion of their biomass, without even the pretence of some form of responsible fishing. In any case, these ‘new fisheries’ cannot mask the decline of global fisheries catches that occurred in the 1990s (visible if one ignored the Chinese marine fisheries catches, which are actually far less than reported officially to FAO).

Similarly worrying trends are occurring in open water ecosystems, where long-lining for tuna and other large pelagic fishes depletes these systems of large predators including sharks, now feeding an insatiable Asian soup fin market. Also, purse seining around floating objects (i.e., natural or artificial fish aggregation devices) has made previously inaccessible small tunas and associated organisms vulnerable to fishing, thus prompting fears of a drastic decline of fish populations previously thought largely immune to our depredations.

The change in demersal and pelagic ecosystem structure resulting from such serial depletions can be quantified in various ways, one of them being through the decline of the trophic level in the landings of fisheries. This establishes that catches in most parts of the world, including North West Africa, are not sustainable, as they increasingly rely on fish originating from the bottom of marine food webs, i.e., on the prey of larger fishes.

Considering these and related trends will require a move away from the single-species assessment and management discussed above, toward what is now known as ‘ecosystem-based management.’ Notably, this requires leaving enough ‘forage fish’ for exploited populations of large predators (if these are to remain an exploitable resource). Moreover, ecosystem-based management will require routine use of marine

² Cite as: Pauly, D. 2004. Ecosystem-based fisheries management: the role of the SIAP project, p. 2-3. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

protected areas (with no-take zones at their core) to allow rebuilding and maintenance of now depleted populations of slow-growing fishes.

For such management to be put in place, a convincing case must be made that the bleak picture of global fisheries presented applies to the region for which a change in management regime is being proposed.

This defines the task of the EU-funded project “Fisheries Information and Analysis System” usually referred to under its French acronym SIAP (Système d’Information et d’Analyse des Pêches), covering the sub-region that includes the Cape Verde, Gambia, Guinea, Guinea-Bissau, Mauritania, and Senegal (to which Sierra Leone has recently been added), and which is devoted to assembling and analysing the extant and historic data usable for assessing the status of the fisheries, fisheries resources and ecosystems in the member countries.

For this purpose, SIAP was designed, via its three main modules, to access three key types of data: (1) times series of catches, more detailed and complete than those supplied by the governments to FAO, and contrasting the lower catches of large specimens of high-value species made previously with the often high catches made presently of lower value fish species, and of invertebrates; (2) time series of abundance from historic trawl surveys, commonly indicating much reduced fish biomasses on the major fishing grounds of the member countries; and (3) diet composition and other biological data, used in conjunction with the data in (1) and (2) to construct trophic (Ecopath) models of each of the member countries’ major fisheries ecosystems.

Jointly, the results of the analyses to be conducted in these three modules will provide, for each country, a reliable synthesis of the long-term impacts of fishing on the marine ecosystems of the region, and hence of the option still available for their sustained exploitation.

Thus, the SIAP project will help choose between two futures: one which would continue with business as usual, including the present trends of capacity and serial depletion of fisheries resources, as manifested in the fishing down marine food web phenomenon, and as occurs in the region. The other would lead to a form of fisheries management involving strong action being taken to maintain the ecosystems upon which the fisheries are based. This would include ecosystem-based criteria for the operation of local fisheries, and the licensing of foreign ones, and a strong reliance on spatial closures (including relative no-take area) as a tool for resource conservation.

The SIAP project has organized, with a number of partners, an international symposium, held in Dakar, in June 2002, at which these options and their biological, economic and societal implications were debated. We hope that the SIAP project as a whole will be as successful as this symposium was.

WEST AFRICAN ECOSYSTEMS

MODÈLE ÉCOTROPHIQUE DU BANC D'ARGUIN (MAURITANIE) DANS LA PÉRIODE 1988 À 1998¹

Mahfoudh Ould Taleb Ould Sidi et Diop Mika Samba

Centre National de Recherches Scientifique,

B.P.: 22 Nouadhibou, Mauritanie; Tel.: 222 5749035; Email : mahfoudht@yahoo.fr.

RÉSUMÉ

Le Banc d'Arguin est une réserve marine parmi les plus étendues de l'Afrique. Un modèle Ecopath est utilisé pour déterminer l'impact du développement récent d'une activité de pêche orientée vers l'exploitation des sélaciens et des poissons demersaux. Ce modèle permet d'avoir une base de gestion multisécifique en tenant compte de l'activité trophique de tous les prédateurs en présence (prédatation humaine, par les oiseaux et les prédateurs apicaux). Le modèle paraît robuste même si l'estimation de certains paramètres est incertaine.

ABSTRACT

The Arguin Bank is one of the largest marine reserves in Africa. An Ecopath model is used to determine the impact of the recent development of elasmobranch and demersal fisheries in the region. This model provides a multispecies management strategy taking into consideration the trophic activities of all the predators present in the system (humans, birds and apex predators). This model seems to be robust even if the estimated values of some of the initial parameters appear uncertain.

INTRODUCTION

Le Parc National du Banc d'Arguin est situé le long de la côte de Mauritanie de part et d'autre du 20^{ème} parallèle. Le littoral de cette zone est généralement plat et sableux avec présence de vastes sebkhas (cuvettes d'évaporation au sol argileux-gypseux et salé). C'est une réserve marine protégée parmi les plus étendues d'Afrique. Elle constitue un énorme réservoir pour la reproduction et la croissance des poissons, mollusques, crustacés et des mammifères marins. Elle joue aussi un rôle important comme lieu de séjour, d'hivernage ou pour la reproduction des nombreuses espèces d'oiseaux qui y migrent par millions d'individus.

Le Banc d'Arguin (voir Figure 1) présente, sur le plan écologique, un très grand intérêt tant au niveau faunistique que floristique. Il s'agit, en effet, d'une zone de contact entre les espèces à affinité tempérée et des espèces à affinité tropicale. La présence d'une zone d'upwelling permanent au niveau du cap Blanc maintenant un apport d'eaux froides, alors que la zone des hauts fonds du banc d'Arguin



Figure 1. Le Banc d'Arguin et son aire protégée (ligne noire).

¹ Cite as: Sidi, M.T., Diop, M.S. 2004. Modèle écotrophique du Banc d'Arguin (Mauritanie) dans la période 1988 à 1998, p. 4-11. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

emprisonne des eaux chaudes, constituant ainsi un régime hydrologique très particulier et permet une diversité de biotopes rares sur la côte ouest africaine (Gaudechaux et Richer de Forges 1983 ; Sevrin Reyssac 1983). On constate, en effet, qu'à tous les niveaux du règne animal et végétal, on trouve des spécimens dont la présence atteste le caractère mixte de cette zone.

Les Imraguens (groupe ethnique qui habite dans le Parc National du Banc d'Arguin) dont le mode de vie est axé sur la pêche dans cette zone, utilisent des embarcations à voile (lanches de 8 m de long à gréement latin héritées des canariens) pour pêcher les mullets, les sélaciens et la courbine. Les embarcations motorisées sont interdites au niveau du banc.

Les recherches sur l'écosystème marin du Banc d'Arguin sont menées par différentes institutions nationales et étrangères. Wolff *et al.* (1993a) ont édité sous un même volume des travaux scientifiques effectué en particulier dans le Banc d'Arguin par une campagne océanographique hollandaise. Dans ce volume, un modèle écosystémique préliminaire a été présenté. Des travaux du CNROP (2000) présentent l'évolution des statistiques des captures et une tentative d'évaluation des biomasses des principales espèces.

Dans ce travail, il s'agit d'améliorer le modèle préliminaire déjà développé pour cette zone et d'intégrer les différents travaux de manière plus formelle. La conservation des ressources marines doit, en effet, être basée sur les meilleures données scientifiques disponibles, car connaître la dynamique d'un écosystème est essentielle. Elle permet de gérer durablement les ressources marines pour le bien être des générations actuelles et futures.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le banc d'Arguin occupe 160 km du littoral mauritanien et une superficie maritime de 10 000 km². La faiblesse de la pente dans cette zone entraîne, à marée basse, l'émergence d'environ 450 km² de vasière. Cette dernière se trouve ainsi découverte et offerte aux oiseaux pour leur alimentation. La période prise en compte dans le modèle s'étale de 1988 à 1998. La température moyenne de l'eau du Banc d'Arguin est estimée à 23°C.

Captures

Les données de captures sont disponibles pour les raies et requins, les sparidés, la courbine, les mullets, les tortues (qui sont théoriquement interdites à la pêche). Ces résultats sont le fruit d'enquêtes conjointes menées par le Parc National du Banc d'Arguin (PNBA) et le Centre National de Recherches Océanographiques et des Pêches (CNROP) pendant bientôt cinq ans.

Biomasses

L'estimation des biomasses par le biais d'un bateau de recherche au niveau de cette zone est quasi-impossible du fait qu'elle est constituée de hauts fonds. Les grands bateaux de recherche ne peuvent pas y pénétrer et les petites unités sont exposées à des conditions climatiques rudes (Wolff *et al.* 1993a).

Malgré ces difficultés, plusieurs tentatives ont été menées par le CNROP (utilisation de filets droits, chalut à perche et l'utilisation simultanée de ces deux techniques). Elles restent très partielles et n'ont donc pas donné de résultats utilisables. Par conséquent, l'estimation la plus réaliste est de recalculer les biomasses à partir des captures quand elles existent, en tenant compte des connaissances approximatives que nous avons de la zone.

Compositions alimentaires

Au niveau de chaque groupe, nous avons cherché à déterminer la composition alimentaire pour l'espèce la plus abondante. Lorsque les données détaillées ne sont pas disponibles pour une espèce, nous avons recours au Tableau Ecologie Trophique (Palomares et Pauly 2000) au niveau de FishBase 2000 (www.fishbase.org ; Froese et Pauly 2000) qui donne généralement des indications en utilisant de grands groupes et pour d'autres régions. Dans ce cas, la détermination de la composition en pourcentage s'est faite de façon approximative.

Différents groupes identifiés dans la zone

Dauphins. Plusieurs espèces sont rencontrées au niveau du Banc d'Arguin (Vély 1997). Il s'agit de *Tursiops truncatus* et de *Souza teuszii*, de taille plus petite avec un poids de 150 kg en moyenne. Cette dernière population oscille entre 40 et 100 individus au niveau du Banc (Vély *et al.* 1997). D'autres espèces de dauphins, dont la présence est occasionnelle, sont aussi signalées. Nous estimons les effectifs de ce compartiment à 300 individus présents toute l'année. La masse moyenne par individu est de 120 kg (y compris les juvéniles ; Groupe d'Étude des Cétacés du Cotentin, comm. pers.). La biomasse est obtenue en multipliant l'effectif par le poids moyen soit 36 t ; la biomasse par surface est donc : $36/10\ 000 = 0,003\ \text{t}\cdot\text{km}^{-2}$.

La mortalité a été fixée à $0,1\ \text{an}^{-1}$ (Trites et Heise 1996) en tenant compte de la mortalité accidentelle par pêche et par mortalité naturelle.

La prise alimentaire en pourcentage de poids frais par jour n'est pas connue. Sur la base des études concernant d'autres études (Trites et Heise 1996), elle a été estimée à 3,5 % soit $12,77\ \text{an}^{-1}$. Cette prise alimentaire a été considérée comme répartie sur tout le Banc. Le régime alimentaire est constitué du mullet, des sparidés, des céphalopodes (seiches en particulier) et des petits pélagiques (Pauly *et al.* 1998). Ce régime sera affiné sur Ecopath with Ecosim en fonction des densités de proies disponibles.

Echassiers et flamands roses. Ce groupe est composé de plus de 2,5 millions d'individus. Il consomme essentiellement du macrobenthos (Wolff *et al.* 1993c). On considère qu'il se trouve uniquement pendant 4 mois dans cette zone du fait qu'il est présent uniquement pour passer l'hiver dans une zone plus clémence. Le poids moyen individuel pour ce groupe est évalué à 600 g pour les flamands roses et 300 g pour les échassiers. Nous considérons que ce groupe est dominé par les individus très jeunes. La consommation annuelle est estimée à 35 000 t (Wolff *et al.* 1993b).

Autres oiseaux. Quelques 80 000 individus, qui sont presque exclusivement piscivores et se nourrissent dans la zone côtière, sont recensés (Wolff *et al.* 1993b). Le poids moyen de chaque individu de ce groupe est de 300 g. Léopold (1993), en se basant sur des relations physiologiques, avait estimé les prélèvements de ces oiseaux atteints 10 000 t de poids frais de poissons et autres organismes nectoniques au niveau de l'écosystème du banc d'Arguin.

Grands requins. La pêche aux grands requins était très active, notamment pour les ailerons. Toutefois, depuis quelques années, l'utilisation de toute la carcasse est observée et en 1998 une capture de 123 t a été rapportée (CNROP 2000).

Petits requins. Ce groupe comprend essentiellement du tollo, *Mustellus mustellus*, dont les captures déclarées en 1998 sont de 140 t (CNROP 2000).

Raies guitares. La biomasse des raies guitares estimée sur la base des captures est d'environ $0,060\ \text{t}\cdot\text{km}^{-2}$ (Anon. 2001).

Autres raies. D'environ 64 t d'autres raies ont été capturées en 1998 ; il s'agit notamment de *Dasyatis marmorata* et *Rhinobatos rhinobatos* (CNROP 2000).

Petits pélagiques. Les espèces présentes sont essentiellement *Sardinella maderensis*, *Scomberomorus tritor*, *Solene dorsalis* et *Sardinella aurita*. Nous estimons la biomasse présente dans cet écosystème à $10\ \text{t}\cdot\text{km}^{-2}$ sur la base d'une évaluation effectuée par le CNROP (2000) en dehors du Banc.

Courbine. La pêche de cette espèce, qui est très saisonnière, a eu lieu parfois à l'extérieur immédiat du Banc, même si les prises sont débarquées à l'intérieur. Une estimation de 600 t est généralement admise (CNROP 2000). Du fait que les captures qui viennent de l'écosystème du Banc d'Arguin ne peuvent pas être distinguées de celles en provenance des zones adjacentes, nous considérons toutefois que celles-ci doivent toutes être considérées. C'est sur la base de ces captures que nous avons déterminé la biomasse.

Sparidés. Les espèces en présence sont essentiellement *Diplodus bellottii*, *Diplodus sargus*, *Pagellus acarne*, *Sparus caeruleostictus*, et autres non spécifiées.

Autres demersaux. Ce groupe est composé pour l'essentiel des espèces suivantes : *Arius heudolotii*, *Umbrina canariensis*, *Psettodes belcheri*, *Pomadasys jubelini*, *Plectorhinchus mediterraneus*, *Lagocephalus lagocephalus*, et autres non spécifiées. Les captures sont estimées sur la base des enquêtes réalisées par le CNROP (2000).

Céphalopodes. Les céphalopodes sont représentés presque exclusivement par la seiche, *Sepia officinalis*. Sur la base des résultats disponibles (CNROP 2000) on avance une biomasse de $1,4 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ pour la zone située au nord du Banc. Nous estimons que cette partie représente 25 % de la superficie totale.

Crevettes. L'espèce *Penaeus notialis* est l'espèce dominante dans cette zone. Elle ne fait l'objet d'exploitation légale au niveau du Banc. En revanche, plusieurs crevettiers sont signalés fréquemment à la limite de celui-ci.

Mulet. Traditionnellement, les Imraguens exploitaient les mulets jaunes *Mugil cephalus* de façon très saisonnière (environ 6 mois). Il s'agissait d'une pêche vivrière et de plus en plus commerciale suite à l'ouverture du marché de la poutargue, les œufs de mulet salés. Les captures sont estimées à environ 2 000 t pendant les 6 mois de leur présence (CNROP 2000). C'est cette quantité qui est utilisée comme base de calcul de la biomasse et uniquement pour la moitié de la zone. La composition alimentaire du mulet jaune est déterminée par Michaelis (1993).

Crabes. L'espèce *Carcinus maenas* de la famille des Portunidae est rencontrée sur toutes les plages et à proximité des zones d'herbiers. Il est abondant en baie de l'Etoile où il se déplace avec la marée. *Callinectes* sp. vit dans les herbiers côtiers de la baie du Lévrier et sur le banc d'Arguin. La famille des Ocypodidae est représentée par une seule espèce, *Uca tangeri*. Il est abondant sur toutes les plages de la baie du Lévrier et du banc d'Arguin où il creuse des terriers. La biomasse rapportée par Duineveld *et al.* (1993) pour les crustacés de l'épifaune sont de $1,5 \text{ g de poids frais} \cdot \text{m}^{-2}$ au niveau de la zone exondable (450 km^2). Cette partie représente environ 5 % de la superficie totale. Au niveau de l'aire utilisée, nous allons nous limiter à cette zone.

Tortues. Six espèces de tortues fréquentent le littoral mauritanien (Arvy et Dia 1997). La tortue verte, *Chelonia mydas*, est ubiquiste. Ces effectifs restent les plus importants car ils représentent jusqu'à 86 % des vestiges des tortues marines. Elle se rencontre toute l'année sur la côte et toutes les tailles sont représentées. Sa présence est particulièrement forte au niveau du banc d'Arguin. Cette espèce étant herbivore, elle trouve dans les vastes prairies de phanérogames un lieu idéal pour son alimentation. Sa répartition sur le banc n'est pas tout à fait uniforme : elle est plus facilement observée au sud-ouest de l'île Tidra et en baie d'Arguin (Maigret 1975 ; 1978, 1979). De bonnes observations sont aussi possibles depuis le cap Tafarit. D'après une enquête préliminaire, la pêche accidentelle débarque au niveau du banc d'Arguin chaque année deux cents individus d'un poids individuel estimé à 100 kg chacun. Ces espèces étant protégées, nous supposons que ces captures représentent 5 % du nombre total, soit : $B = ((200 \cdot 95/5) \cdot 100) / 10\ 000 \text{ km}^2 = 0,0380 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$.

Macrobenthos. Une biomasse de $42 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en poids frais est rapportée pour ce groupe par Duineveld *et al.* (1993). On pondère ces données pour l'ensemble de la zone, soit : $(42 \text{ t} \cdot 9550 \text{ km}^2) / 10\ 000 = 40,1 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Le rapport de P/B équivalent à $1,2 \text{ an}^{-1}$ rapporté pour les systèmes d'upwelling (Shannon et Jarre-Teichmann 1999) est appliqué.

Meiobenthos. La région prospectée couvre une superficie de 300 km^2 découverte à marée basse. La biomasse totale au niveau de cette zone s'élève à $17 \text{ g de poids frais} \cdot \text{m}^{-2}$ (Wolff *et al.* 1993a). Nous supposons que pour être valable, cette biomasse doit être rapportée à la superficie totale de la zone. Alors, cette zone peut être considérée à part au niveau des chenaux comme étant une zone de haut fonds.

Zooplancton. Sevrin-Reyssac (1983) et Kuipers *et al.* (1993) ont signalé que la biomasse du zooplancton est faible dans le Banc. Les espèces les plus fréquemment rencontrées sont les copépodes à différents stades de développement (œufs, nauplii, copépodes et adultes), les Polychètes, les Cladocères, les Amphipodes, les Mysidacés, les Euphausiacés et les Chaetognates. Au total, 35 espèces de copépodes ont été observées. Nous utilisons une moyenne entre les deux valeurs extrêmes signalées par Kuipers *et al.* (1993) soit $0,151 \text{ g de poids frais} \cdot \text{m}^{-3} = 0,151 \text{ t de poids frais} \cdot \text{km}^{-2}$; la valeur de P/B est estimée à 100 an^{-1} .

Phytoplancton. Sevrin Reyssac (1984) rapporte pour la zone du Banc d'Arguin au nord de l'île Tidra, une biomasse moyenne de la chlorophylle entre $0,5\text{--}4,1 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (moyenne de $2,3 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$) et des valeurs plus faibles au niveau des régions découvertes à marée basse de $0,11 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$. La première valeur est appliquée à la zone constamment immergée soit $9\,550 \text{ km}^2$ avec une profondeur moyenne estimée à 15 m. La seconde valeur est utilisée pour la zone restante de 450 km^2 qui a une profondeur moyenne de 4 m quand elle est immergée.

On part de l'hypothèse que dans chacune des deux parties, la distribution de la chlorophylle *a* est homogène sur toute la colonne d'eau. Dans le premier cas, on multiplie alors la valeur de la biomasse annuelle par la profondeur moyenne de cette zone ($=15 \text{ m}$) : $2,3 \cdot 15 = 34,5 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2} = 0,004 \text{ gChla}\cdot\text{m}^{-2}$. D'après Jong *et al.* (1991) : $\text{C/Chla} = 400,004 \cdot 40 = 0,16 \text{ t}$ de $\text{C}\cdot\text{km}^{-2}$. Le rapport : poids humide / C = 14,25 (Shannon et Jarre-Teichman 1999) est utilisé dans la conversion du C en poids humide, soit : $0,16 \text{ t de C}\cdot\text{km}^{-2} \cdot 14,25 = 2,28 \text{ t de poids humide}\cdot\text{km}^{-2}$.

Pour la seconde zone on obtient : $0,11 \cdot 4 = 0,44 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2} = 0,00044 \cdot 40 = 0,0176 \text{ t de C}\cdot\text{km}^{-2}$. En appliquant le facteur de conversion du C en poids humide on obtient : $0,0176 \text{ t de C}\cdot\text{km}^{-2} \cdot 14,25 = 0,2508 \text{ t de poids humide}\cdot\text{km}^{-2}$. La biomasse moyenne est alors, trouvée en pondérant par la superficie de chaque partie : $(2,28 \cdot 9\,550) + (0,2508 \cdot 450) / 10\,000 = 2,18 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$ qui donne une valeur de P/B = 40 an⁻¹.

Herbiers. Wolf et Smith (1990) avaient estimé à 491 km^2 la superficie couverte par les herbiers. Trois espèces sont présentes : *Zostera noltii*, *Halodule wrightii* et *Cymodocea nodosa*, la première espèce étant la plus commune.

De Jong *et al.* (1991) à une production de $2,0\text{--}4,2 \text{ g de C}\cdot\text{m}^{-2}$ et par jour avec une valeur moyenne de 3,1, soit : $3,1 \text{ g de C}\cdot\text{m}^{-2} \cdot 365 \text{ j} = 1\,131,5 \text{ g de C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1} = 1\,131,5 \text{ t de C}\cdot\text{km}^{-2}$. Le poids humide est alors calculé : $1\,131,5 \text{ t de C}\cdot\text{km}^{-2} \cdot 14,25 = 16\,124 \text{ t poids humide de C}\cdot\text{km}^{-2}$. Pour une avoir une moyenne sur toute la zone nous pondérons cette valeur par sa superficie et rapportons à la superficie totale soit : $(16\,124 \text{ t poids humide de C}\cdot\text{km}^{-2} \cdot 491 \text{ km}^{-2}) / 10\,000 = 792 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$. Nous acceptons un rapport P/B de 40 an⁻¹ comme dans le cas du phytoplancton (voir Palomares *et al.* 1993).

Détritus. Pour la majeure partie des groupes, 20 % du bol alimentaire est considéré comme n'étant pas assimilés (voir Winberg 1956). Pour les espèces herbivores, en particulier les espèces de petits pélagiques et les zooplanctons, cette proportion atteint respectivement 35 et 40 % (Christensen *et al.* 2000). Cette partie non assimilée est l'une des composantes les plus importantes du détritus.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Les valeurs des paramètres pour lesquelles le modèle est équilibré sont présentées dans les Tableaux 1 et 2. Pour certains groupes, des changements dans les données d'origines ont été nécessaires pour équilibrer le modèle. Il s'agit plus particulièrement des céphalopodes, des crevettes, des mullets et surtout des crabes.

Dans les données d'origine, nous avions estimé que les trois premiers groupes (céphalopodes, crevettes et mullets) n'occupent pas toute la surface du Banc ou ne sont pas présent toute l'année et que les valeurs de la mortalité par pêche sont négligeables pour les céphalopodes et les crevettes. Il s'avère que la distribution est beaucoup plus large que nous l'avions constaté. Ainsi, les céphalopodes occupent plus de la moitié de la zone (contre le 1/4 auparavant supposé) et les mullets sont présents pendant toute l'année et pas uniquement pendant les 6 mois de pêche. C'est plutôt un problème de disponibilité pour les pêcheurs Imraguens qui utilisent des filets à épaule.

En outre, il est probable que des quantités importantes de crevettes et de céphalopodes sont prélevées par une pêcherie illégale et/ou agissant juste à la limite du Banc.

Tableau 1. Paramètres utilisés dans le modèle du Banc d'Arguin (Mauritanie ; 1988-1998).

Groupes	Niveau Trophique	Aire habitée	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B (an ⁻¹)	Q/B (an ⁻¹)	P/Q (an ⁻¹)	EE
Dauphins	3,5	1,00	0,001	0,10	12,77	—	—
Echassiers, flamands	3,8	0,25	0,073	0,10	10,00	—	—
Autres oiseaux	3,9	1,00	0,025	0,10	10,00	—	—
Grand requins	4,2	1,00	—	0,30	6,200	—	0,950
Petits requins	3,9	1,00	0,200	0,60	5,400	—	—
Raies guitares	3,7	1,00	—	0,40	5,300	—	0,950
Autres raies	3,9	1,00	0,050	0,40	5,100	—	—
Petits pélagiques	2,1	1,00	—	0,50	1,500	—	0,950
Courbine	3,5	1,00	—	0,80	—	0,15	0,950
Sparidés	3,6	1,00	2,150	0,65	—	0,20	—
Divers demersaux	3,7	1,00	0,600	0,40	—	0,15	—
Céphalopode	2,9	0,50	1,500	0,65	—	0,30	—
Crevettes	2,2	1,00	1,500	0,90	—	0,30	—
Mulets	2,2	1,00	—	1,39	10,50	—	0,950
Crabes	3,2	0,75	1,350	1,20	—	0,30	—
Tortues	2,0	1,00	—	0,50	—	0,05	0,950
Macrobenthos	3,0	1,00	40,11	1,20	—	0,30	—
Meiobenthos	2,6	1,00	17,00	15,0	—	0,30	—
Zooplancton	2,0	1,00	9,000	40,0	—	0,25	—
Phytoplancton	1,0	1,00	2,300	40,0	—	—	—
Herbiers	1,0	1,00	792,00	40,0	—	—	—
Détritus	1,0	1,00	100,00	—	—	—	—

Tableau 2. Composition alimentaire utilisée dans le modèle du Banc d'Arguin (Mauritanie). Groupes 1-10.

N°	Groupes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Dauphins	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	Echassiers, flamands	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	Autres oiseaux	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	Grands requins	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	Petits requins	—	—	—	0,10	—	—	—	—	—	—
6	Raies guitares	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	Autres raies	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	Petits pélagiques	0,250	—	0,5	0,12	0,125	0,222	—	—	0,222	—
9	Courbine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	Sparidés	0,125	—	0,3	0,22	0,156	—	—	—	0,112	—
11	Divers demersaux	—	—	0,2	0,13	—	—	—	—	—	—
12	Céphalopodes	0,250	—	—	0,23	—	—	—	—	—	—
13	Crevettes	—	—	—	—	0,156	0,111	0,10	—	—	0,100
14	Mulets	0,375	—	—	—	—	—	—	—	0,444	—
15	Crabes	—	—	—	0,20	0,150	0,111	0,05	—	—	0,125
16	Tortues	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	Macrobenthos	—	0,5	—	—	0,413	—	0,80	—	—	—
18	Meiobenthos	—	0,5	—	—	—	0,556	—	—	0,222	0,475
19	Zooplancton	—	—	—	—	—	—	0,05	0,122	—	0,300
20	Phytoplancton	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	Herbiers	—	—	—	—	—	—	—	0,678	—	—
22	Détritus	—	—	—	—	—	—	—	0,200	—	—
	Imports	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Somme	1,000	1,0	1,0	1,00	1,000	1,000	1,00	1,000	1,000	1,000

Tableau 2. Continuation : groupes 11-19

N°	Groupes	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	Dauphins	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	Echassiers, flamands	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	Autres oiseaux	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	Grands requins	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	Petits requins	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	Raies guitares	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	Autres raies	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	Petits pélagiques	—	0,011	—	—	—	—	—	—	—
9	Courbine	—	—	—	0,05	—	—	—	—	—
10	Sparidés	0,091	—	—	—	—	—	—	—	—
11	Divers demersaux	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	Céphalopodes	0,182	—	—	—	—	—	—	—	—
13	Crevettes	0,100	—	—	—	—	—	—	—	—
14	Mulets	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	Crabes	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16	Tortues	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	Macrobenthos	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	Meiobenthos	0,364	—	0,1	0,30	0,7	—	0,626	0,1	—
19	Zooplancton	0,264	0,876	—	—	—	—	0,020	0,4	—
20	Phytoplancton	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	Herbiers	—	—	—	0,20	—	1,0	—	0,2	0,9
22	Détritus	—	0,112	0,9	—	0,3	—	0,354	0,3	0,1
	Imports	—	—	—	0,45	—	—	—	—	—
	Somme	1,000	1,000	1,0	0,00	1,0	1,0	1,000	1,0	1,0

En ce qui concerne les crabes, nous avons jugé que les espèces constitutives de ce groupe sont exclusivement des crabes de plage, *Carcinus maenas*, ou d'herbiers *Callinectes* sp. Pour cette raison, uniquement 5 % de la zone (la partie exondable du banc) ont été utilisé au départ. Mais il faut considérer l'existence non seulement de 15 îlots qui parsèment la zone étudiée et dont la plus importante, l'île Tidra, a une superficie de 300 km², mais aussi de la présence des hauts fonds. En tenant compte de ces nouveaux aspects, la distribution de ce groupe devient beaucoup plus large et atteint 3/4 de la superficie totale.

Il apparaît aussi qu'en terme de richesse phytoplanctonique la proximité d'un upwelling intense a peu d'effet sur ce plan. Ce sont plutôt les herbiers qui assurent l'essentiel de la productivité biologique. Ces herbiers, qui sont de véritables prairies sous marines, fournissent de la nourriture, de l'abri et du support au développement d'algues épiphytes et d'une microfaune associée (notamment, les gastéropodes).

En raison de multiples incertitudes qui pèsent sur les paramètres de base utilisés dans ce modèle ; celui-ci doit être considéré comme une étape préliminaire. Ces incertitudes sont dues surtout au manque d'évaluation de la biomasse de plusieurs groupes en présence, en raison notamment de la très grande difficulté d'accéder à cette zone qui est constituée principalement de hauts fonds.

Ce problème pourra être résolu en utilisant des valeurs de biomasse relevées dans des zones adjacentes et/ou des zones similaires au niveau de la sous-région. L'écosystème étudié ici ayant des caractéristiques écologiques particulières, en raison notamment de son caractère tropical prononcé et l'origine de la productivité primaire, nous avons écarté la première solution.

Malgré l'aspect très préliminaire de ce modèle, celui-ci nous a permis de mettre en évidence la nécessité d'intégrer les interactions entre espèces. Celles-ci sont fondamentales pour comprendre la dynamique des ressources en présence. Les prélèvements des oiseaux sur les ressources piscicoles sont deux fois et demi supérieurs à celles de la pêche. Mais la contribution des oiseaux à l'enrichissement de cet écosystème par l'apport des matières organiques (qui n'est pas considéré dans ce modèle) est irremplaçable.

REFERENCES

- Anon. 2001. Report of the ICCAT SCRS Atlantic yellowfin tuna stock assessment session, 10-15 July 2000, Cunana, Venezuela. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 52. 148 p.
- Araújo, A. 1994. A importância ornitológica da Região da Cufada na Guiné-Bissau. Estudos de Biologia e Conservação da Natureza, ICN, 13. 71 p.
- Arvy, C and Dia, A.T. 1997. Données sur les tortues marines et la tortue terrestre du littoral mauritanien, p. 101-104. In: Environnement et littoral mauritanien. CIRAD. Actes de colloques 12-13 juin 1995. Nouakchott, Mauritania.
- Christensen, V., Walters, C.J. and Pauly, D.. 2000. Ecopath with Ecosim: A user's guide. October 2000 Edition. Fisheries Center, UBC, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia. 130 p.
- CNROP. 2000. Evaluation de la ressource halieutique (Evaluation directe). Rapport final (janvier-juin 2000) version provisoire. 43 pages + annexes.
- De Jong, S.A, Haufman, P.A.G., Sandee, A.J.J. and Nienhuis, P.H. 1991. Community oxygen budgets on seagrass beds and microbial mats on the Banc d'Arguin, Mauritania, p. 67-68. In: P.M.J. Herman and C.H.R. Heip (eds.) Report on the workshop, 'Modeling the benthos', Yerseke, The Netherlands, 20-22 March 1991. Delta Institute for Hydrobiological Research, Yerseke.
- Duineveld, G.C.A, Lavalaye, M.S.S. and Van Noort, G.J. 1993. The trawl fauna of the Mauritanian shelf (Northwest Africa): density, species composition and biomass. In: W.J. Wolff, J. Van Der Land, P.H. Nieuw huis and P.A.W.J. de Wilde (eds.). Ecological studies in the coastal waters of Mauritania: Proceedings of a symposium held at Leiden, The Netherlands, 25-27 March 1991. Hydrobiologia 258:165-174.
- Froese, R., and Pauly, D. (Editors). 2000. FishBase 2000: Concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Philippines. 344 p. (see also www.FishBase.org).
- Gaudechaux, J.P. and Richer de Forges, B. 1983. Inventaires ichthyologiques des eaux mauritaniennes. Doc. Centr. Nat. Rech. Océanogr. et des Pêches. Nouadhibou (3).
- Kuipers B.R, Witte, H.J. and Gonzalez, S.R. 1993. Zooplankton distribution in the coastal upwelling system along the Banc d'Arguin, Mauritania. In: W.J.Wolff, J.Van Der Land, P.H. Nieuw huis and P.A.W.J. de Wilde (eds.) Ecological studies in the coastal waters of Mauritania: Proceedings of a symposium held at Leiden, The Netherlands, 25-27 March 1991. Hydrobiologia. 258:133-150.
- Léopold, M.F. 1993. Seabirds in the shelf edge waters bordering the Banc d'Arguin, Mauritania, in May. Hydrobiologia 258:197-210
- Maigret, J. 1975. Les tortues du Banc d'Arguin. Bulletin du laboratoire des pêches de Nouadhibou N°4.
- Maigret, J. 1978. La tortue luth dans la baie du Lévrier, Bulletin du CNROP N°7.
- Maigret, J. 1979. La tortue luth dans la baie du Lévrier, Bulletin du CNROP N°8.
- Michaelis, H. 1993. Food items of the grey mullet *Mugil cephalus* in the Banc d'Arguin area (Mauritania). In: W.J.Wolff, J.Van Der Land, P.H.Nieuw huis and P.A.W.J. de Wilde (eds.) Ecological studies in the coastal waters of Mauritania: Proceedings of a symposium held at Leiden, The Netherlands, 25-27 March 1991. Hydrobiologia Vol. 258:175-184.
- Palomares, M.L.D. and Pauly, D. 2000. Trophic ecology, p. 176-178. In: R. Froese and D. Pauly (eds.) FishBase 2000: Concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Philippines.
- Palomares, M.L.D., Reyes-Merchant, P., Lair, N., Zainure, M., Barnabé, G. and Lassère, G. 1993. A trophic model of a Mediterranean lagoon, Etang de Thau, France, p. 224-229. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. No. 26.
- Pauly, D., Trites, A.W., Capuli, E. and Christensen, V. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science 55: 467-481.
- Sevrin Reyssac, J. 1983. Quelques particularités de la chaîne alimentaire marine dans la Région des îles du Banc d'Arguin. Parc National du Banc d'Arguin (Mauritanie) Bull Centr. Rech. Océanogr. et des Pêches, Nouadhibou 11(1): 41-52.
- Sevrin Reyssac, J. 1984. Conditions hydrologiques et phytoplancton dans la partie méridionale du Parc National du Banc D'Arguin (Mauritanie) en mars et avril 1983. Bull Centr. Rech. Océanogr. et des Pêches 2(1).
- Shannon, L.J. and Jarre-Teichmann, A. 1999. A model of trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. S. Afr. J. Mar. Sci. 21: 349-366.
- Trites, A. and Heise, K. 1996. Marine mammals, p. 51-55. In: D. Pauly, V. Christensen and N. Haggan (eds.) Mass-Balance Models of North-eastern Pacific ecosystems. Fisheries Centre Reports Vol. 4 (1). UBC, Vancouver.
- Vély, M., Ba, A.S., Mohamed, A.O. and Dia, A.T. 1997. Le parc national du Banc d'Arguin: un espace majeur pour l'étude et la conservation des cétacés à la rencontre des eaux tropicales et polaires, p. 123-130. In: Environnement et littoral mauritanien. CIRAD. Actes de colloques 12-13 juin 1995. Nouakchott, Mauritania.
- Winberg, G.G. 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Transl. Fish. Res. Board Can. 253.
- Wolff, W.J., van der Land, J., Nieuw huis, P.H. and de Wilde, P.A.W.J. (Editors). 1993a. Ecological studies in the coastal waters of Mauritania: Proceedings of a symposium held at Leiden, The Netherlands, 25-27 March 1991. [Reprinted from Hydrobiologia 258].
- Wolff, W.J., Duiven, A.G., Duiven, P., Esselink, P., Gueye, A., Meijboom, A., Moerland, G. and Zegers, J. 1993b. Biomass of macrobenthic tidal flat fauna of the Banc d'Arguin Mauritania. In: Ecological studies in the coastal waters of Mauritania: Proceedings of a symposium held at Leiden, The Netherlands, 25-27 March 1991. [Reprinted from Hydrobiologia 258:151-164.]
- Wolff, W.J., van der Land, J., Nienhuis, P.H. and de Wilde, P.A.W.J. 1993c: The functioning of the ecosystem of the Banc d'Arguin (Mauritania). A review. In: Ecological studies in the coastal waters of Mauritania: Proceedings of a symposium held at Leiden, The Netherlands, 25-27 March 1991. [Reprinted from Hydrobiologia 258:211-222.]

MODÈLE TROPHIQUE DE LA ZEE MAURITANIENNE: COMPARAISON DE DEUX PÉRIODES (1987 ET 1998)¹

Mohamed Mahfoudh Ould Taleb Ould Sidi

*Chercheurs à L'IMROP, B.P: 22 Nouadhibou Mauritanie ;
courriel :mahfoudht@yahoo.fr, Tel:222 5749035*

Sylvie Guénette

*Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver BC;
Email: s.guenette@fisheries.ubc.ca*

RÉSUMÉ

Le présent rapport documente la construction de deux modèles écosystémiques couvrant la Zone Économique Exclusive (ZEE) de la Mauritanie pour deux années, 1987 et 1998. Le modèle comprend 38 groupes fonctionnels, dont 25 groupes de poissons. La comparaison de l'écosystème à 2 points dans le temps nous permet de réaliser la diminution généralisée des espèces démersales et, en conséquence, la diminution du niveau trophique moyen des captures. La prochaine étape consistera à vérifier si les modèles produits seraient en mesure de reproduire les séries temporelles de captures et biomasses.

ABSTRACT

The present report documents the construction of two ecosystem models of the ZEE of Mauritania for years 1987 and 1998. The models are structured in 38 groups, of which 25 are fish. The comparison of the two periods showed the generalised decrease in biomass of demersal species and, as a consequence, of the decrease of the average trophic level of the catches between 1987 and 1998. The next step will be to verify that the model is able to reproduce the observed time series of biomass and catch.

INTRODUCTION

La zone d'upwelling (région de résurgence) mauritanien présente, sur le plan écologique, un très grand intérêt tant au niveau faunistique que floristique. Il s'agit, en effet, d'une zone de contact entre les espèces à affinité tempérée et celles à affinité tropicale (Gaudechaux et Richer de Forges, 1983 ; Sevrin Reyssac, 1983). On constate qu'à tous les niveaux du règne animal et végétal, on trouve des spécimens dont la présence atteste le caractère mixte de cette zone.

En plus de cette très grande diversité écologique, les ressources qui vivent dans cette zone constituent la principale source de devises pour la Mauritanie (+ de 50 % des recettes en devises) et d'emplois (environ 30,000 emplois directs). Plusieurs flottilles nationales et étrangères, pélagiques et démersales exploitent de façon très soutenue ces ressources dont plusieurs sont déjà surexploitées. Jusqu'à présent, l'effort de gestion de ces pêcheries était orienté uniquement vers les espèces d'importance économique prises individuellement et avec des résultats mitigés. Pour parvenir à une meilleure compréhension des interactions à l'intérieur de cet écosystème et donc une meilleure gestion, il est important de déterminer sa productivité et sa dynamique. A cet effet, l'utilisation d'ECOPATH se généralise de plus en plus. Cette approche a été utilisée par plusieurs auteurs pour différentes zones, notamment Jarre-Teichmann et Pauly (1993), Moreau *et al.* (1993) et Shannon et Jarre-Teichmann (1999). Au niveau de la sous-région cette approche vient d'être appliquée à la zone marocaine (Stanford *et al.*, 2001) et senégalogambienne (Samb et Mendy, ce volume).

¹ Cite as: Sidi, M.T., Guénette, S. 2004. Modèle trophique de la ZEE mauritanienne: comparaison de deux périodes (1987 et 1998), p. 12-38. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

Présentation générale

Dans ce chapitre nous faisons un tour d'horizon rapide des principaux facteurs qui influencent les biomasses des espèces marines dans la zone d'étude. Nous nous intéresserons en particulier au cadre physique et aux conditions climatiques.

Plateau continental Mauritanien

Les côtes mauritaniennes s'étendent sur l'océan Atlantique entre $16^{\circ}04'N$ et $20^{\circ}50'N$ (Figure 1) sur près de 720 km. La ZEE mauritanienne couvre près de $230,000 \text{ km}^2$ avec un plateau continental de $23,400 \text{ km}^2$ (sans le banc d'Arguin). Le plateau, large de 40 à 60 milles au sud du cap Blanc, se rétrécit au niveau du cap Timiris où l'isobathe des 200 m, qui marque ici la fin du plateau continental, ne se trouve plus qu'à 10 milles de la côte. Au sud du cap Timiris, la largeur du plateau continental n'excède pas 30 milles. De la largeur du plateau continental dépend le type de circulation rencontrée. Un plateau étroit donne lieu à une seule cellule de remontée située près du rivage, un plateau large permet le développement de deux cellules de circulation, l'une située sur le talus et l'autre isolée sur le plateau continental (Jaques et Tréguer, 1986). Cette structure augmente le temps de résidence de la biomasse phytoplanctonique à proximité de la côte ; elle évite la dispersion, par advection, de ces organismes vers le large. Elle permet sans doute un meilleur couplage des productions primaires et secondaires au-dessus du plateau (Binet, 1988).

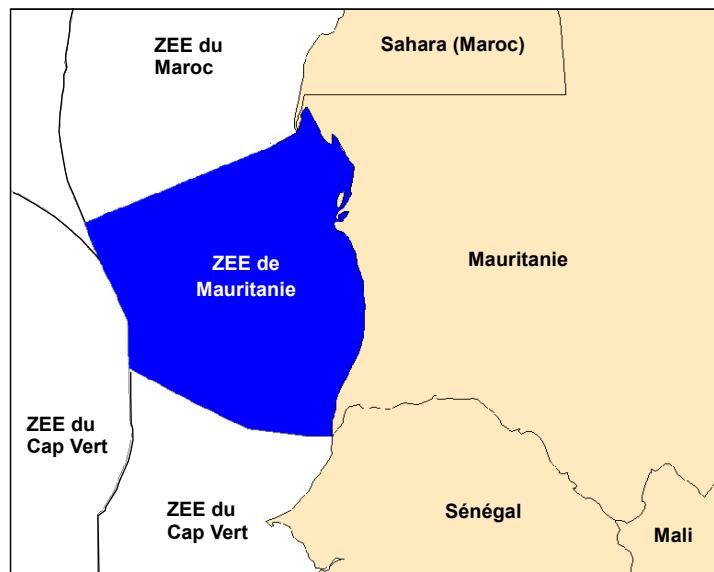


Figure 1. La zone économique exclusive (ZEE) de Mauritanie et les frontières des pays voisins.

D'une façon générale les fonds du plateau continental mauritanien sont peu accidentés. Au sud-ouest du banc d'Arguin cependant, le rebord du plateau continental est profondément entaillé par de nombreuses fosses qui arrivent au contacts du banc d'Arguin où les fonds de 10 m avoisinent alors ceux de 300 à 400 m. Plus au sud, la fréquence d'apparition de ces canyons diminue. Parmi les plus importantes fosses on peut signaler celles rencontrées aux latitudes de $18^{\circ}N40'$, $18^{\circ}N05'$ et $16^{\circ}N50'$.

Upwelling et hydroclimat

Les eaux profondes de remontée sont l'une des principales sources d'enrichissement de la ZEE mauritanienne. Les déplacements saisonniers de l'anticyclone des Açores, de la dépression saharienne et de la zone intertropicale de convergence (ZITC) déterminent le balancement des alizés et donc la position et l'intensité des upwellings le long de la côte ouest africaine (Wooster *et al.*, 1976 in Binet, 1991).

L'upwelling dure toute l'année dans la région du cap Blanc et neuf mois dans la région de Nouakchott. Bien que l'évolution saisonnière soit très nette, les dates de son début et de sa fin ainsi que les dates d'observation de son minimum et de son maximum varient beaucoup.

Pour comprendre les variations hydroclimatiques dans la ZEE mauritanienne, nous sommes obligés de traiter ces aspects au niveau de la sous région voire au niveau de la région (Figure 2). La Mauritanie se situe d'un point de vue météorologique dans la zone de balancement du front inter-tropical au nord duquel est établi un régime d'alizés de secteur nord. La zone d'action de ces vents s'étend jusque vers $10^{\circ}N$ en hiver et remonte jusqu'à $21^{\circ}N$ en été suivant l'oscillation des systèmes anticycloniques de l'Atlantique.

La circulation au niveau du plateau continental résulte de deux systèmes de grands courants aux caractéristiques très différentes:

- Venant du nord, le courant des Canaries est un courant froid, permanent, dont une branche bifurque vers l'ouest au niveau du Cap Blanc pour former le courant Nord-Equatorial. En saison froide une branche suit, vers le sud, les côtes de la Mauritanie et du Sénégal et forme une dérive littorale d'une largeur équivalente à celle du plateau continental. Sous ce courant côtier se trouve un contre-courant dirigé vers le nord au niveau du talus continental entre le Cap Vert et le Cap Blanc.

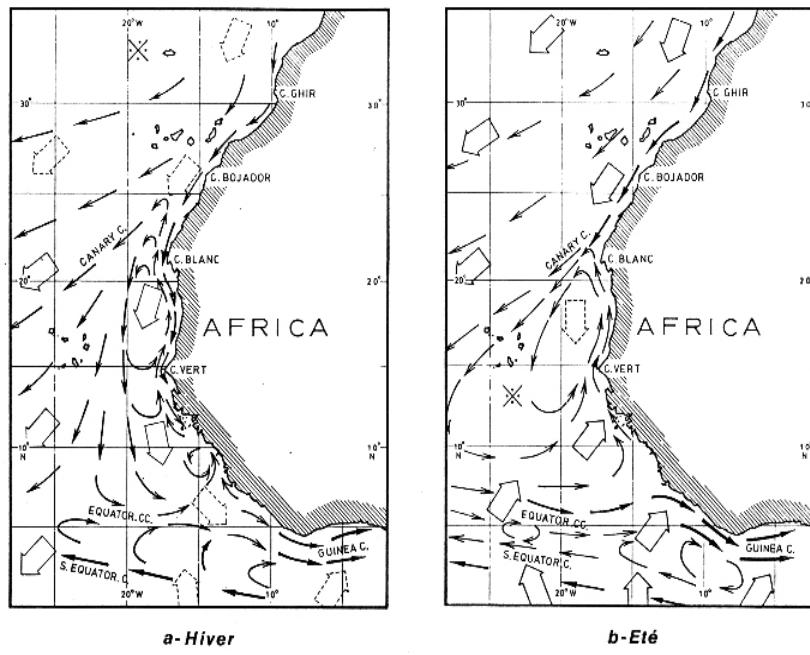


Figure 2. Circulation superficielle théorique. Les flèches blanches indiquent la direction des courants dominants(d'après Mittelstaedt, 1983).

- Venant de l'ouest, le contre-courant Nord-Equatorial est un courant chaud qui transporte sur le plateau continental les eaux chaudes et salées. Il s'infléchit vers le sud-est pour former le courant de Guinée.

Les masses d'eau transportées par ces deux grands courants, ont des caractéristiques bien distinctes. Les eaux canariennes, froides et salées ($T<24^{\circ}\text{C}$, $S>35$) apparaissent dès le mois d'octobre dans le nord de la zone et couvrent la totalité du plateau continental en janvier. Ces eaux se mélangent avec les eaux profondes de l'upwelling côtier. Les eaux tropicales du contre-courant nord équatorial chaudes et salées ($T>24^{\circ}\text{C}$, $S>35$) envahissent le plateau continental au sud de 16°N dès le mois de mai. Ces eaux sont remplacées à la fin de la saison chaude par les eaux guinéennes (Dobrovine *et al.*, 1991). Les eaux guinéennes, chaudes et dessalées ($T>24^{\circ}\text{C}$, $S<35$) viennent du sud. Ces eaux résultent du mélange des eaux tropicales avec les eaux de pluie de la mousson et les apports des grands fleuves de la région guinéenne.

Séparant les eaux froides des eaux chaudes, il existe une structure frontale verticale où les caractéristiques physico-chimiques du milieu varient rapidement. Cette zone frontale qui se manifeste en surface par un resserrement des isothermes, effectue des déplacements saisonniers de grande amplitude: en hiver, elle se trouve par 10°N où elle forme le front de Bissagos ; en été elle remonte jusque vers 21°N où elle constitue alors le front du Cap Blanc.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

En vue de comparer l'évolution de l'écosystème du plateau continental mauritanien, nous avons construit deux modèles. Le premier représente l'année 1998 et le second modèle représente l'année 1987.

Captures

Pour la période 1987-1990, les statistiques de captures de la pêche industrielle proviennent de différentes sources (CNROP, 1989). Par la suite, les journaux de pêche constituent la référence.

La pêche artisanale cible essentiellement les espèces à haute valeur commerciale, destinées à l'exportation (poulpe, langouste, thiof, dorades, requins, mulets, etc). La quantification des captures de ces espèces

reste difficile en raison de la dispersion des sites de débarquement, de la commercialisation par des circuits parallèles et du manque de collaboration de certains pêcheurs et d'une partie des sociétés de traitement et de stockage des produits de la pêche artisanale. Les statistiques des captures proviennent des déclarations et des enquêtes effectuées deux fois par an par le CNROP depuis 1984.

Biomasses

L'évaluation des biomasses est réalisée par les bateaux de recherche et en particulier ceux du CNROP. Deux bateaux nationaux ont travaillé dans la zone: le N/O *N'Diago* (de 1980 à 1996) et le N/O *Al Awam* (depuis 1997). Ces deux bateaux présentent des performances similaires. Deux types de campagnes sont menées régulièrement: les campagnes acoustiques et les campagnes de chalutage. Les biomasses sont exprimées en $t \cdot km^{-2}$ en poids frais.

Campagnes acoustiques

Les valeurs de biomasse estimées par le N/O *N'Diago* sont utilisées pour l'année 1987 tandis que celles du N/O *Dr. Fridtjof Nansen* ont été retenues pour l'année 1997. Ce navire effectue ces campagnes chaque année à la saison de transition (novembre) depuis 1995. La variabilité intra-annuelle des biomasses des espèces de petits pélagiques est bien connue. Pour tenir compte de cet aspect, nous avons eu recours aux résultats des campagnes acoustiques effectuées en juin-juillet par les N/O *AtlanNIRO* et *Atlantida* quand elles existent. Nous avons utilisé la moyenne des biomasses des deux périodes en supposant que ces différents navires utilisent des techniques d'évaluation comparables.

Campagnes de chalutage

La valeur de la biomasse obtenue pour les espèces démersales est basée sur la capture moyenne par espèce durant 30 minutes de chalutage, en supposant que la capturabilité est de 0.5. A partir de ces données, nous avons déterminé la biomasse des espèces pêchées. Les eaux territoriales ont été subdivisées en zones comprenant chacune plusieurs stations. Tous les calculs ont été faits afin d'obtenir la distribution quantitative au niveau de chaque station. La biomasse à chaque station est le rapport des captures par trait ($t \cdot km^{-2}$) sur la capturabilité. La biomasse moyenne pour le plateau est donc la somme des biomasses par zones divisée par le nombre de stations échantillonnées. La biomasse annuelle est la moyenne des campagnes de chalutage de la saison froide et de la saison chaude.

Ajustements aux biomasses

Les estimations de biomasses avaient déjà été rapportées à la surface du plateau (profondeur de moins de 200 m) puisque la grande majorité des campagnes d'échantillonnage des démersaux a eu lieu sur le plateau. Nous avons extrapolé au reste de la ZEE en rapportant la biomasse du plateau à l'ensemble de la ZEE (biomasse * ratio surface plateau/ZEE). La biomasse présente dans les strates de grande profondeur 200-500 m et >500 m (prop200 et prop500 au Tableau 1), a été fixée à 0 %, 20 % ou 50 % de la biomasse du plateau, en fonction de l'habitat possible des espèces de chaque groupe fonctionnel. La biomasse de chaque strate est la biomasse du plateau multipliée par la proportion de biomasse présente (prop200 et prop500) et par le ratio de la surface de la strate en question par rapport à la surface totale de la zone d'étude (Tableau 1). La biomasse de 1998 serait donc la somme de la biomasse du plateau et de celle des strates plus profondes. Nous avons utilisé la même méthode pour les biomasses de l'année 1987.

La composition du régime alimentaire (DC)

La composition de la diète de chaque groupe fonctionnel est présentée au Tableau 2. Les données qualitatives et quantitatives disponibles pour la zone d'étude ou une région adjacente ont été privilégiées. Dans le cas où des informations manquent, nous avons utilisé FishBase 2000 (voir aussi www.fishbase.org) pour compléter la matrice. Nous avons établi une moyenne de la diète des principales espèces de ce groupe ou à défaut des espèces pour lesquelles nous disposons de données.

Orque

L'orque épaulard, *Orcinus orca*, est assez fréquent dans la partie Nord des eaux mauritanienes: Baie de Lévrier, Cap Blanc et Banc d'Arguin. Maigret (1980) l'a observé régulièrement sur la baie du Lévrier. Robineau *et al.* (1996) l'ont aussi fréquemment rencontrée autour des îles Kiaone et à Iwik. Sur la base de la carte de distribution établie par Carwardine (1995) et les travaux de Trites *et al.* (1997), on estime la population de cette espèce dans la zone d'étude à 2772 individus. La détermination de la biomasse totale (=0.0001 t·km⁻²) tient compte de la durée de présence dans la zone (Tableau 3).

La consommation annuelle a été calculée au moyen de la relation empirique :

$$R = 0.1 * W^{0.8}$$

où W est le poids corporel en kg et R la ration quotidienne en kg·jour⁻¹. Le poids individuel provient de Trites et Pauly (1998). Ainsi le Q/B a été estimé à 7.58 an⁻¹. La valeur de P/B a été fixée à 0.02 an⁻¹ (Trites et Heise, 1996). La composition alimentaire de ce groupe est établie sur la base de l'étude de Pauly *et al.* (1998b).

Dauphins et autres mammifères marins

Ce groupe se compose de différentes espèces de mammifères marins y compris les dauphins. Le marsouin commun (*Phocoena phocoena*), le dauphin à bosse de l'Atlantique (*Sousa teuszii*) qui est une espèce très côtière vivant essentiellement sur le Banc d'Arguin, le dauphin de Risso (*Grampus griseus*) qui est une espèce rare, et le grand dauphin (*Tursiops truncatus*). Cette dernière est l'espèce la plus fréquente sur les côtes mauritanienes, et plus abondante au nord de Nouakchott (Robineau *et al.*, 1996).

Le dauphin tacheté de l'Atlantique (*Stenella frontalis*) et le dauphin tacheté tropical (*Stenella attenuata*) sont aussi rencontrés. Cette dernière espèce est capturée occasionnellement dans les chaluts pélagiques et les filets maillants au large de la zone côtière (Vély *et al.*, 1996). Le dauphin à long bec (*Stenella longirostris*) et le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) sont signalés de façon épisodique. C'est le cas aussi du dauphin clymène ou dauphin casqué (*Stenella clymene*). De nombreuses observations du dauphin commun (*Delphinus delphis*), ont été rapportées par Maigret (1980) dans les années 1979-1980. Le globicéphale noir ou à aileron long (*Globicephala melas*) a été observé à deux reprises, dont une observation de 30 individus (Maigret, 1980). Cette espèce est apparemment bien connue des Imraguens qui lui donnent le nom de 'Ikimbé'.

Plusieurs espèces ne sont signalées que rarement et souvent par échouage seulement, comme c'est le cas pour le rorqual de rudolphi *Balaenoptera borealis*, le rorqual commun *Balaenoptera physalus*, et le rorqual de bryde *Balaenoptera edeni* (des vertèbres et mandibules de cette espèce sont exposées à Iwik). Le globicephale tropical ou à aileron court, *Globicephala macrorhincus* a été signalé une fois par Maigret (1980). Un juvénile de grand cachalot, *Physeter macrocephalus* s'est échouée en 1991 à la baie du Lévrier (Vély *et al.*, 1996). Un spécimen de cachalot pygmée, *Kogia breviceps* s'est échoué en 1992 à l'Akchar. Ces espèces ne sont pas considérées dans notre modèle Ecopath.

Le phoque moine (*Monachus monachus*), est une espèce menacée d'extinction. L'espèce était répandue en mer Noire, sur l'ensemble du bassin méditerranéen aussi que sur la côte Est de l'Atlantique. La moitié de l'effectif de cette espèce, estimé à 500 individus se trouve en Atlantique à la Côte des Phoques au Sahara Occidental et au niveau de la Réserve Satellite du Cap Blanc (Nieri *et al.*, 1996). En mai 1997 la population du phoque moine dans la zone mauritano-saharienne a subi une mortalité estimée à 47 % (Anonyme, 1997). Cette mortalité massive semble être due à un rétrovirus.

Le nombre de phoque moine est estimé à 143 individus (270 avant la décimation de 1997). Pour les autres espèces, les biomasses sont établies suivant la même procédure que celle utilisée pour le groupe 1 (Tableau 3). La valeur de P/B a été fixée à 0.06 an⁻¹ (Trites et Heise, 1996). P/B, calculé selon la méthode utilisée pour l'orque, a été estimé à 13.42 an⁻¹. La composition alimentaire de ce groupe est établie sur la base de l'étude de Pauly *et al.* (1998b).

Tableau 1. Débarquements, biomasse du plateau et procédure pour l'extrapolation à la ZEE

	Groupe	Débarquements ZEE ($t \cdot km^{-2}$)		Biomasse du plateau ($t \cdot km^{-2}$)		Proportion de la biomasse		Biomasse ZEE ($t \cdot km^{-2}$)	
		1988	1998	1987	1998	prop200	prop500	1987	1998
4	G sélaciens préd	0.0017	0.0017	0.2803	0.372462	0.5	0.2	0.099	0.132
5	G sélaciens inv	0.0017	0.0017	5		0.5	0.2	0.000	
6	Raies M	0.0051	0.0051			0.2	0.2	0.000	
7	Thons hauturier	0.0731	0.0663	1.0288	0.73	0.5	0.5	0.602	0.427
8	Thons côtiers	0.0119	0.0136	0.8230	0.58309	0.5	0	0.165	0.117
9	Mésopel préd	0	0	0.801	0.801	1	1	0.801	0.801
10	Mésopél inv	0	0	5.874	5.874	1	1	5.874	5.874
11	Bathydém préd	0	0	0.2046	0.204611	1	0.5	0.126	0.126
12	Bathydém inv	0	0	0.0287	0.127869	1	0.5	0.018	0.079
13	Merlu	0.0748	0.0595	1.2557	1.152263			0.213	0.196
14	sparidés comm	0.0476	0.0289	0.3029	0.328978	0.5	0	0.061	0.066
15	G dém préd	0.0068	0.034	0.4891	0.380798	0.5	0.2	0.173	0.135
16	G dém inv	0.0119	0.0136	0.0978	0.238246	0.5	0	0.020	0.048
17	Dém M préd	0	0	0.2197	0.190561	0.5	0.2	0.078	0.067
18	Dém M inv	0	0	0.8886	0.914462	0.5	0	0.178	0.183
19	P dém préd	0	0	0.1818	0.053915	0.5	0.5	0.106	0.032
20	P dém inv	0.0068	0.0017	1.8628	1.895749	0.5	0.5	1.090	1.109
21	Mugilidés	0.0102	0.0153	1.556		0	0		
22	Sabres	0.4471	0.034	6.5170	0.5	0.5	0.1	1.805	0.139
23	G pél préd	0.0017	0.0051	0.4582	0.697583	0.5	0	0.092	0.140
24	G pél inv	0	0			0.5	0		
25	P Pél planc	0	0	0.119	0.212	0.5	0.2	0.042	0.075
26	Maquereau	0.2176	0.289	1.9363	2.417949	0.5	0.2	0.685	0.856
27	Clupéidés	0.6987	2.4718	18.396	39.28827	0.5	0.2	6.512	13.90
28	Chinchards	1.3141	0.7956	13.76	15.65122	0.5	0.2	4.871	5.541
29	Céphalopodes comm	0.374	0.1564	2.8	1.69	0.5	0	0.560	0.338
30	Céphalopodes non-comm	0	0	2.56	2.56	0.5	0.5	1.498	1.498
31	Macrobenthos	0	0	67.910	67.91002	0.5	0.2	24.04	24.04
32	Crustacés comm	0.0204	0.0255	0.3950	0.279883	0.5	0.5	0.231	0.164
33	Crustacés non-comm	0	0	3.845	0.279883	0.5	0.5	2.249	0.164
34	Macrozooplancton	0	0	2.8591	2.859165	0.5	0.2	1.012	1.012
35	Méso zooplancton	0	0	88.936	88.93686	0.5	0.2	31.48	31.48
36	Micro zooplancton	0	0	56.937	56.93748	0.5	0.2	20.15	20.15
	ratio surfaces strate/ZEE			0.17	0.17	0.06	0.77	6	6

Tableau 2. Composition alimentaire du modèle équilibré de 1998. Les valeurs originales se trouvent sur la deuxième ligne d'une cellule. Groupes 1-12.

Tableau 2. Continuation : groupes 13-24.

Tableau 2. Continuation : groupes 25-38.

Tableau 3. Biomasse et temps de résidence des mammifères marins. La biomasse tient compte des temps de résidence.

Nom français	Nom scientifique	Résidence (jours)	Biomasse (t·km ⁻²)
Marsouin commun	<i>Phocoena phocoena</i>	90	0.00002
Dauphin à bosse de l'Atlantique	<i>Sousa teuszii</i>	365	0.00002
Dauphin de Risso	<i>Grampus griseus</i>	365	0.00080
Grand dauphin	<i>Tursiops truncatus</i>	182	0.00036
Dauphin tacheté de l'Atlantique	<i>Stenella frontalis</i>	90	0.00000
Dauphin tacheté tropical	<i>Stenella attenuata</i>	90	0.00011
Dauphin à long bec	<i>Stenella longirostris</i>	90	0.00000
Dauphin bleu et blanc	<i>Stenella coeruleoalba</i>	90	0.00086
Dauphin clymène	<i>Stenella clymene</i>	20	0.00000
Dauphin commun	<i>Delphinus delphis</i>	274	0.00051
Globicéphale noir	<i>Globicephala melas</i>	90	0.01456
Globicéphale tropical	<i>Globicephala macrorhincus</i>	90	0.00048
Grand cachalot	<i>Physeter macrocephalus</i>	60	0.01275
Cachalot pygmé	<i>Kogia breviceps</i>	60	0.000002
Phoque moine	<i>Monachus monachus</i>	365	0.00092
Somme du groupe dauphins			0.0314
Orque épaulard	<i>Orcinus orca</i>	180	0.0001

Oiseaux

Campredon (1988) avait recensé 17 espèces d'oiseaux marins. Quatre espèces composent l'essentiel de ce peuplement: le pétrel océanite, *Oceanites oceanicus*, la guifette noire, *Chlidonias niger*, la sterne pierregarin, *Sterna hirundo*, et le puffin cendré, *Calonectris diomedea*. Le grand cormoran (*Phalacrocorax africanus*) est aussi observé dans la zone ouest africaine (Brown, 1979). Leopold (1993) estime la biomasse des pétrels et des sternes à 0.007 t·km², valeur que nous avons utilisé. La faible biomasse d'oiseaux comparés à d'autres régions de récessions (upwellings) s'explique en partie par l'absence de sites de nidification adéquats dans la région (Brown, 1979). A titre d'évaluation préliminaire, nous avons utilisé la moyenne de la mortalité naturelle pondérée par la biomasse des espèces concernées. Ainsi, la mortalité naturelle de la sterne caspienne (*Sterna caspia*) et d'un pétrel (*Pagrodoma nivea*), respectivement de 0.12 et 0.055 an⁻¹, a été pondérée par leur biomasse respective, ce qui résulte en une valeur de P/B de 0.055 an⁻¹.

L'équation de Nilsson and Nilsson (1976 in Wada, 1996)) est utilisée pour le calcul de la ration journalière consommée par individu: $\log R = -0.293 + 0.85 \cdot \log W$, où R est la ration journalière et W, le poids individuel, tous les deux en grammes. La valeur de Q/B ainsi estimée s'élève à 89 an⁻¹. Pour la détermination de la composition moyenne du régime alimentaire, nous avons utilisé les résultats des travaux présentés dans Cramp et Simmons (1977). La diète est composée principalement de mésopélagiques (50 %), de petits démersaux (24 %) et de céphalopodes (24 %).

Poissons

Les espèces de poissons ont été groupées en fonction de leur taille, de leur diète principale et de leur niveau trophique. Ainsi 38 groupes sont identifiés. La diète 'prédateur' est définie comme une diète dominée par les poissons et les céphalopodes, ce qui mène à un niveau trophique élevé (>3.5). Les poissons de diètes 'invertébrés' consomment surtout des invertébrés benthiques ou planctoniques. Le nom des groupes génériques des poissons suivront généralement la convention suivante: le premier terme définit l'habitat (démersal, bathydémersal ou pélagique), le deuxième leur taille (petit, moyen ou grand), et le troisième (entre parenthèses) leur diète (prédateurs ou invertébrés). Les deux premiers termes peuvent être inter-changés pour satisfaire les besoins de la grammaire.

La mortalité naturelle (M) a été calculée en utilisant l'équation empirique de Pauly (1980) :

$$M = K^{0.65} \cdot L_{\infty}^{-0.279} \cdot T^{0.463} \dots \quad (1)$$

où K et L_∞ (cm) sont les paramètres de la courbe de croissance de l'équation de von Bertalanffy, T est la température moyenne annuelle de l'eau en degrés Celsius. La consommation par unité de biomasse (Q/B) est dérivée de l'équation empirique de Palomares et Pauly (1989) :

où W_∞ est le poids individuel asymptotique en grammes, T est la température moyenne annuelle de l'eau modifiée d'après l'équation suivante: $T' = 1000/(T^\circ C + 273.1)$, p est égal à 1 pour les poissons prédateurs et planctonophages et 0 pour les autres, h est égal à 1 pour les herbivores et 0 pour les carnivores.

Grands sélaciens (prédateurs)

Dans ce groupe il y a 54 espèces. Les espèces les mieux représentées de ce groupe sont: la raie guitare, *Rhinobatos cemiculus*; le chien rapé, *Galeus polli*; l'émissole lisse, *Mustelus mustelus*; le petit squale-chagrin, *Centrophorus uyato*; la raie-papillon épineuse, *Gymnura altevela* et le poisson guitare, *Rhinobatos rhinobatos*.

La détermination de la composition alimentaire de ce groupe est basée sur celle des espèces *Galeus polli* (Cortés, 1999), *Prionace glauca* (Cortés, 1999) et *Isurus oxyrinchus* (Stillwell et Kohler, 1982). Le régime alimentaire moyen de ces 3 espèces est composé à 26 % de grands pélagiques prédateurs (groupe 23). Viennent ensuite les céphalopodes commerciaux (17 %), les petits mésopélagiques invertébrés (11.8 %), les petits mésopélagiques prédateurs (11.8 %) et les thons hauturiers (4.4 %) (Tableau 2).

Le Q/B moyen calculé pour ce groupe est de 3.09 an^{-1} . En ne tenant compte que de 11 espèces, la biomasse s'élève à 0.099 et $0.132 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ respectivement en 1987 et 1998. Cette valeur de la biomasse suppose que les autres espèces sont peu abondantes. Les captures s'élevaient à $250 \text{ t} \cdot \text{an}^{-1}$ ($0.002 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$) en 1998. La mortalité par la pêche, estimé par le ratio captures/biomasse, ($= 0.01 \text{ an}^{-1}$), a été ajouté à la mortalité naturelle (0.18 an^{-1}) pour obtenir une valeur de P/B de 0.19 an^{-1} .

Grands sélaciens (invertébrés)

Ce groupe est constitué de 11 espèces dont les plus importantes sont: pastenague marguerite (*Dasyatis margarita*), chien espagnol (*Galeus melastomus*), raie bouclée (*Raja clavata*), requin baleine (*Rhincodon typus*), de *Rhinobatos blochii* et *Rhinobatos irvinei*. Il y a peu d'informations disponibles pour ce groupe.

Aucun débarquement n'est déclaré pour ce groupe. Les paramètres P/B (=M) et Q/B s'élèvent respectivement à 0.14 et 2.4 an⁻¹. Ces valeurs ont été utilisées pour les 2 modèles, 1987 et 1998. On dispose uniquement d'une estimation peu fiable de la biomasse pour *Dasyatis margarita*. Nous avons donc laissé au modèle le soin d'estimer la biomasse de ce groupe.

La composition alimentaire est établie sur la base d'une moyenne de la diète de 4 espèces: *Rhincodon typus* (Cortés, 1999), *Manta birostris* (Froese et Pauly, 2000), *Dasyatis margarita* (Diouf, 1996) et *Galeus melastomus* (Cortés, 1999). Ce groupe se nourrit principalement de macrobenthos (22 %), crustacés (16 %), zooplancton (34 %) et poissons divers (19 %).

Petites raies

Ce groupe se compose principalement de la raie miroir, *Raja miraletus*; la raie tachetée, *Raja straeleni*, et la torpille ocellée *Torpedo torpedo*. La mortalité par la pêche a été fixée à la moitié de M ($F = 0.34/2$). Les ratios P/B et Q/B utilisés sont de 0.51 et 6.3 an^{-1} . Ces mêmes valeurs ont été retenues pour le modèle de 1987. Les captures sont restées les mêmes pour les deux périodes, soit $0.005 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. La diète a été établie sur la base de celle de *Raja miraletus* (Diatta *et al.*, 2001), *Raja montagui* (Ajayi, 1982) et *Leucoraja*

naevus (Ellis *et al.*, 1996). Elle est composée de poissons divers (26 %), céphalopodes (36 %), crustacés (20 %) et macrobenthos (13 %).

Thons hauturiers

Les espèces les plus importantes de ce groupe sont: le listao, *Katsuwonus pelamis*; l'albacore, *Thunnus albacares*; et le patudo, *Thunnus obesus*. Ces espèces sont exploitées par une flottille de canneurs et de senneurs de l'Union Européenne basée à Dakar. La saison de pêche débute en mai-juin et se termine en novembre-décembre. Les captures annuelles varient entre 5,000 et 10,000 t·an⁻¹.

Les biomasses calculées par le CNROP pour ce groupe s'élèvent respectivement à 0.602 et 0.427 t·km⁻² pour 1987 et 1998 (CNROP, 1999). La valeur de mortalité par la pêche ($F = C/B = 0.11 \text{ an}^{-1}$) ce qui semble très peu élevé comparé à la valeur tirée des rapports d'évaluation de stocks de l'ICCAT (Tableau 4). Nous avons utilisé une valeur moyenne de la mortalité naturelle, estimée à 0.4 an⁻¹. Les paramètres P/B et Q/B utilisés pour les deux modèles sont de 0.72 et 3.56 an⁻¹ respectivement. Les captures ont relativement peu varié entre les deux périodes et atteignent 0.43 t·km⁻² et 0.39 t·km⁻² en 1987 et 1998 respectivement.

La diète moyenne a été tirée des travaux portant sur *T. alalunga* (Ortiz de Zarate et Cort, 1986), *T. thynnus* (Pinkas, 1962 ; Ortiz de Zarate et Cort, 1986), *T. obesus* (Fuentes *et al.*, 1988) et *K. pelamis* (Sierra *et al.*, 1994). La diète est principalement composée de poissons pélagiques (54 %), mésopélagiques (17 %), et démersaux (14 %).

Thons côtiers

Les espèces dominantes pour ce groupe sont: la palomette, *Orcynopsis unicolor*; la thonine commune, *Euthynnus alletteratus*; la bonite à dos rayé, *Sarda sarda*; l'auxide, *Auxis thazard thazard*; et le bonitou, *Auxis rochei rochei*.

Nous avons supposé que la biomasse est deux fois plus élevée que le potentiel de capture (= 10,000 t) avancé au milieu des années 1980 (CNROP, 1986). La biomasse s'élève donc à 0.117 t·km⁻² en 1998 et 0.165 t·km⁻² en 1987. Aucune flottille ne cible ce groupe d'espèces, mais il constitue des prises accessoires de la flottille industrielle pélagique. Cette flottille est présente de façon très irrégulière d'année en année. Toutefois, les captures sont semblables pour les années 1987 et 1998 (0.012 et 0.014 t·km⁻²·an⁻¹ respectivement). La valeur de F, estimée par le ratio captures/biomasse, s'élève à 0.023 an⁻¹ et la mortalité naturelle à 0.72, soit un P/B de 0.74 an⁻¹ en 1998. Q/B est estimé à 4.3 an⁻¹.

Le régime alimentaire moyen utilisé pour ce groupe est celui d'*Auxis thazard* (Blaber *et al.*, 1990) et de *Euthynnus alletteratus* (Randall, 1967). Ce groupe se nourrit principalement de céphalopodes (29 %), petits pélagiques (25 %), et démersaux (27 %).

Mésopélagiques (prédateurs)

Ce groupe comprend les espèces mésopélagiques piscivores telles que *Rhadinesthes decimus*, *Photonectes margarita*, *Leptostomias gladiator*, *Borostomias elucens*, *Stomias boa boa*, *Diplospinus multistriatus*, *Cytopsis rosea*, *Nealotus triples*, *Evermannella balbo*, *Astronesthes niger*, et *Chauliodus danae*.

En l'absence de données sur les biomasses plus récentes, nous nous sommes basés sur les résultats avancés par Gjøsæter et Kawaguchi (1980). Ces auteurs estiment que l'ensemble des mésopélagiques représente une biomasse de 15 g·m⁻² au large de la Mauritanie. Cet estimé a été multiplié par la proportion

Tableau 4. Calcul de la mortalité annuelle par la pêche (F) des thons hauturiers pour la fin des années 1990 selon les estimations de l'ICCAT.

Espèce	F a n-1	Source
<i>Thunnus thynnus</i>	0.3	(Anonymous, 1998b)
	2.0	
<i>Thunnus obesus</i>	0.3	(Anonymous, 1999a)
	5.0	
<i>Thunnus albacares</i>	0.6	(Anonymous, 1999b)
	0.4	(Anonymous, 1998a)
<i>Katsuwonus pelamis</i>	0.7	(Anonymous, 1999b)
	5.0	
Moyenne	0.4	
	9.0	

de la surface des eaux de profondeur de plus de 200 m (leur habitat) par rapport à l'ensemble de la région à l'étude et en supposant que la zone profonde (plus de 500 m) contient 50 % de la biomasse attribuée à la strate 200-500 m. Puisque les myctophidés (groupe 10) représentent souvent 88 % des espèces collectées dans les échantillons (Gjøsaeter et Kawaguchi, 1980), le présent groupe s'est vu attribué 12 % (0.8 t·km⁻²) de l'estimé et le reste (88 %) aux mésopélagiques du groupe 10. Ces espèces ne sont pas pêchées.

La mortalité naturelle (=P/B) est évaluée à 0.53 an⁻¹ (Stanford *et al.*, 2001) et Q/B à 8.75 an⁻¹. La diète est établie sur la base des informations obtenues de FishBase (www.fishbase.org; Froese et Pauly, 2000) pour les espèces *Stomias boa boa*, *Diplospinus multistriatus* et *Chauliodus danae*. Elle est composée principalement de poissons de grandes profondeurs (50 % ; groupes 10-12) et de mésozooplancton (50 %).

Le P/B a été augmenté à 1.3 pour s'approcher de celui du groupe 10 et la biomasse diminuée à 0.35 en 1998 et à 0.6 en 1987 afin d'équilibrer le modèle.

Mesopélagiques (invertébrés)

Les principales espèces de ce groupe sont *Benthosema glaciale*, *Maurolicus muelleri*, *Myctophum asperum*, *Myctophum nitidulum*, *Myctophum punctatum*, et *Xenodermichthys copei*. La biomasse a été estimée à 5.9 t·km⁻² d'après la procédure décrite au paragraphe précédent. La mortalité naturelle moyenne (=P/B) est évaluée à 2.69 an⁻¹ et Q/B à 20 an⁻¹. Ces espèces ne sont pas exploitées. Le régime alimentaire, basé sur *Maurolicus muelleri* (Gorelova et Krasil'nikova, 1990), est composé à 97 % de microzooplancton et 3 % de mésozooplancton. La biomasse a été diminuée à 5 t·km⁻² et pourrait encore être trop élevée.

Bathydémersaux (prédateurs)

Les bathydémersaux prédateurs sont représentés par une seule espèce: *Helicolenus dactylopterus dactylopterus*. Sur la base des campagnes de chalutage effectuées par le CNROP, la biomasse de cette espèce serait de 0.126 t·km⁻² en 1987 et en 1998. Ce groupe ne fait pas l'objet d'exploitation en Mauritanie. La mortalité naturelle est évaluée à 0.32 an⁻¹. Le régime alimentaire est composé de macrobenthos (55 %), clupéidés (11 %) et poissons de grandes profondeurs (18 %) (Meyer et Smale, 1991). La biomasse a été augmentée à 0.126 t·km⁻² pour équilibrer le modèle de 1998.

Bathydémersaux (invertébrés)

Ce groupe se compose d'espèces telles que *Caelorinchus caelorhincus caelorhincus*, et *Pterothrissus belloci*, *Nezumia sclerorhynchus* et *Coryphaenoides zaniophorus*. Les biomasses sont basées sur les deux premières espèces qu'on croit être les plus abondantes du groupe. La série temporelle obtenue des campagnes d'échantillonnage semble montrer une forte augmentation de biomasse entre 1987 (0.018 t·km⁻²) et 1998 (0.079 t·km⁻²). Ces résultats doivent être interprétés avec précaution car ils proviennent de deux séries d'échantillonnage, celui de 1998 provenant d'une campagne japonaise qui semble obtenir de plus grandes abondances pour la majorité des espèces par rapport aux campagnes antérieures. Ce groupe ne fait pas l'objet de pêche. La mortalité naturelle (M=P/B) s'élève à 1 an⁻¹.

Le ratio Q/B moyen a été obtenu de FishBase (www.fishbase.org; Froese et Pauly, 2000) pour trois espèces *Caelorinchus caelorhincus caelorhincus*, *Nezumia sclerorhynchus* et *Coryphaenoides zaniophorus*. La composition du régime alimentaire est déterminée sur la base des espèces *Alepocephalus rostratus* (Carrasson et Matallanas, 1998) et *Nezumia sclerorhynchus* (FishBase; www.fishbase.org). Ce groupe se nourrit principalement de macrobenthos (33 %) et de crustacés (42 %). Pour le modèle 1998, le P/B a été augmenté à 1.6 an⁻¹ et la biomasse augmentée à 0.2 t·km⁻².

Merlus

Trois espèces sont rencontrées dans la ZEE mauritanienne. Il s'agit des merlus européen, *Merluccius merluccius*, du Sénégal, *M. senegalensis*, et d'Afrique, *M. polli*. Ces deux dernières espèces sont souvent groupées sous l'appellation merlus noirs et sont les plus abondantes en Mauritanie. Les merlus sont présents sur la partie du talus continental jusqu'à 800 m, mais les plus fortes concentrations sont observées entre 150 et 300 m (CNROP, 1991).

Le merlu ne fait pas l'objet d'une pêche dirigée en Mauritanie. Les débarquements sont passés de 3,400 t en 1983 (Overko *et al.*, 1986) à 10,581 t en 1988 et à 8,469 t en 1998. Le potentiel capturable pour ces espèces est estimé à environ 14,000 t (CNROP, 1999). Nous supposons que ce potentiel représente 50 % de la biomasse totale présente dans la zone, soit 0.196 t·km⁻² en 1998. En 1987, elle s'élève à 0.213 t·km⁻². En 1983, la biomasse totale de merlus étant évaluée entre 13 et 24 milliers de tonnes (Overko *et al.*, 1986), la valeur de F se situerait entre 0.14 et 0.26 an⁻¹ pour cette période. En 1998, F serait estimé à 0.3 an⁻¹. La mortalité naturelle (0.44 an⁻¹) ajoutée à la mortalité par la pêche donne un P/B de 0.74 an⁻¹.

Le Q/B s'élève 5.4 an⁻¹. Le régime alimentaire retenu provient de travaux soviétiques dans la région (Anonyme, 1981). Les principaux organismes rencontrés dans l'estomac de ces espèces appartiennent aux groupes des maquereaux (50 %) des chinchards (25 %), des clupéidés (13 %) et du groupe des démersaux moyens (5 %).

Sparidés commerciaux

Le pagre à points bleus, *Pagrus caeruleostictus*, le denté à tache rouge, *Dentex canariensis*; le denté commun, *Dentex dentex* et le gros denté rose, *Dentex gibbosus*, sont les espèces les plus abondantes de ce groupe.

Les données disponibles montrent des biomasses qui atteignent 0.061 et 0.066 t·km⁻² en 1987 et 1998 respectivement. Cette augmentation est due principalement à *Dentex canariensis* qui augmente brusquement de 948 t en 1996 à 3026 t en 1998 (campagne japonaise). La série temporelle des biomasses montre plutôt un déclin à partir de 1996. Les captures de ce groupe n'ont cessé de diminuer passant de 8,200 t en 1987 à 4,500 t 10 années plus tard. La mortalité par la pêche étant égale à 0.44 an⁻¹ (=C/B) et M à 0.41 an⁻¹, P/B est égal à 0.85 an⁻¹. Nous avons gardé cette valeur pour 1987.

Le Q/B moyen, obtenu pour les espèces *Pagrus pagrus*, *Pagrus caeruleostictus* et *Pagellus bogaraveo* dans la zone marocaine, s'élève à 5.16 an⁻¹. Leur régime alimentaire est représenté par celui de *Pagrus caeruleostictus* (Dia *et al.*, 2000). Il est composé principalement d'invertébrés: 41 % de macrobenthos et 59 % de crustacés.

La biomasse a été dû être augmentée à 0.1 t·km⁻² en 1987 et 0.07 t·km⁻² en 1998 afin d'équilibrer les modèles.

Grands démersaux (prédateurs : courbine, mérous et bars)

Les principaux représentants de ce groupe sont: la courbine, *Argyrosomus regius*; le thiof, *Epinephelus aeneus*; les bars, *Pseudotolithus senegalensis* et *Pseudotolithus typus*; la brotule, *Brotula barbata*; et le mâchoiron, *Arius heudelotii*.

La biomasse obtenue pour ces espèces est 0.173 t·km⁻² en 1987 et 0.135 t·km⁻², tandis que les captures sont passées de 0.007 à 0.034 t·km⁻². Du ratio C/B résulte une valeur annuelle de F de 0.04 an⁻¹ en 1987 et 0.25 an⁻¹ en 1998. La mortalité naturelle étant égale à 0.39 an⁻¹, P/B est estimé à 0.64 an⁻¹ en 1998. Le Q/B, 4.6 an⁻¹, est celui obtenu pour la zone marocaine (Stanford *et al.*, 2001). La composition du régime alimentaire est une moyenne calculée pour les espèces *Lophius piscatorius* (Velasco *et al.*, 1996) *Conger conger* (Olaso et Rodriguez-Marin, 1995) et *Epinephelus aenus* (Froese et Pauly, 2000). Ce groupe se nourrit de poissons démersaux divers (66 %) et de petits pélagiques (8 %).

Grands démersaux (invertébrés)

Les principaux représentants de ce groupe sont : le petit capitaine, *Galeoides decadactylus*; la sole-langue sénégalaise, *Cynoglossus senegalensis*; la sole du Sénégal, *Solea senegalensis*; le rombou podas, *Bothus podas*; et la sole commune, *Solea solea*.

Les biomasses sont de 0.02 t·km⁻² en 1987 et 0.048 t·km⁻² en 1998. Les captures atteignent 0.012 et 0.014 t·km⁻² respectivement. La biomasse en 1987 semble être sous-estimée quand on la compare aux captures déclarées. En effet, F (=C/B) atteindrait 0.61 an⁻¹ en 1987 et 0.26 an⁻¹ en 1998. La valeur de P/B, qui est l'addition de la mortalité naturelle (0.51 an⁻¹) et de la mortalité par la pêche de 1998 est donc de

0.8 an⁻¹ en 1998. Le Q/B moyen s'élève à 6.5 an⁻¹. La diète est basée sur *Arnoglossus laterna* (Gibson et Ezzi, 1987) et *Solea solea* (Froese et Pauly, 2000). Le macrobenthos (55 %) et les crustacés (30 %) constituent l'essentiel du régime alimentaire de ce groupe.

La biomasse a été augmentée à 0.048 t·km⁻² en 1998 et 0.042 t·km⁻² en 1987 afin d'équilibrer le modèle.

Démersaux moyens (prédateurs)

Les espèces les plus abondantes sont : la liche lirio, *Campogramma glaycos* ; le grondeur métis, *Pomadasys incisus* ; le corb commun, *Sciaena umbra* ; et le crapaud, *Halobatrachus didactylus*.

Les biomasses pour 1987 et 1998 sont respectivement de 0.078 et 0.067 t·km⁻². La mortalité naturelle est de 0.5 an⁻¹. On considère que les captures de ce groupe sont négligeables. Le Q/B, évalué à 7.48 an⁻¹, est basé sur deux espèces *Chelidonichthys cuculus* et *Scorpaena scrofa*. Le régime alimentaire est basé sur la diète de la rascasse rouge, *Scorpaena scrofa* (Harmelin-Vivien et al., 1989) et du beryx long, *Beryx splendens* (Dubochkin et Kotlyar, 1989). Leur diète est dominée par les poissons démersaux (79 % ; groupes 18 et 20).

La biomasse a du être augmentée à 0.11 t·km⁻² pour équilibrer le modèle 1987.

Démersaux moyens (invertébrés)

Ce groupe est composé essentiellement du : diagramme gris, *Plectorhinchus mediterraneus* ; de l'ombrine bronzé, *Umbrina canariensis* ; de l'ombrine côtière, *Umbrina cirrosa* ; du grondeur nez de cochon, *Pomadasys rogerii* ; du rouget du Sénégal, *Pseudupeneus prayensis* ; du forgeron ailé (disque), *Drepane africana* ; de la dorade royale, *Sparus auratus* ; et du denté à gros yeux *Dentex macrophthalmus*.

Les biomasses s'élèvent à 0.178 et 0.183 t·km⁻² pour les années 1987 et 1998 respectivement. La mortalité naturelle, estimée à 0.7 an⁻¹, est une moyenne de la mortalité de 22 espèces de ce groupe. Le Q/B a été calculé à partir du Q/B de 8 espèces et s'élève à 7.48 an⁻¹. La diète est basée sur les travaux portant sur la baliste *Balistes carolinensis* (Froese et Pauly, 2000) et le sar à tête noire, *Diplodus vulgaris* (Sala et Ballesteros, 1997). Ce groupe se nourrit de macrobenthos (97 %).

La biomasse du modèle 1998 a été augmentée sensiblement (0.45 t·km⁻²), ce qui se justifie en raison du nombre d'espèces qui n'ont pas pu être incluses dans l'estimation de la biomasse. Le P/B a été augmenté à 0.45 an⁻¹ pour le modèle 1998 et 0.71 an⁻¹ pour 1987.

Petits prédateurs démersaux

Ce groupe est principalement composé de : la rascasse du large, *Pontinus kuhlii* ; du musso africain, *Selene dorsalis* ; du verdocil nez court, *Chlorophthalmus agassiz* ; du papillon à quatre bandes, *Chaetodon hoefleri* ; et du barbier-hirondelle, *Anthias anthias*.

Les biomasses établies pour ces espèces sont de 0.106 t·km⁻² et 0.032 t·km⁻² pour les années 1987 et 1998 respectivement. Nous considérons que ce groupe ne fait pas l'objet de pêche. La mortalité naturelle (=P/B), basée sur *Selene dorsalis*, *Serranus cabrilla*, *Serranus scriba*, et *Apogon imberbis*, s'élève à 0.94 an⁻¹ tandis que le Q/B retenu est 7.1 an⁻¹, moyenne des valeurs obtenues pour *Serranus cabrilla* et *Serranus scriba*. La composition du régime alimentaire est déterminée à partir de la diète du serrat chèvre, *Serranus cabrilla* (Labropoulou et Eleftheriou, 1997). Les clupéidés (16 %), les petits démersaux (58 %) et le macrobenthos (11 %) constituent l'essentiel du régime alimentaire.

La biomasse a été augmentée à 0.18 t·km⁻² en 1998, ce qui se justifie en raison du nombre d'espèces qui n'ont pas pu être incluses dans l'estimation préliminaire de la biomasse.

Petits démersaux

Ce groupe est représenté par : le lippu pelon, *Brachydeuterus auritus* ; le sanglier, *Capros aper* ; le rouget de vase, *Mullus barbatus* ; le rouget de roche *Mullus surmuletus* ; la maconde lèvre mince, *Synagrops*

microlepis; la sole-ruardon commune, *Synaptura lusitanica nigromaculata*; et la sole velue, *Monochirurus hispidus*.

La biomasse moyenne évaluée pour ce groupe atteint respectivement 1.09 et 1.109 t·km⁻² pour les deux périodes concernées. Ces valeurs sont probablement des sous-estimations, car 40 espèces n'ont pas été prises en considérations dans ce groupe. Jusqu'à présent, les espèces de ce groupe ne font pas l'objet d'exploitation ciblée, mais les captures accessoires atteignent 0.007 et 0.002 t·an⁻¹. La mortalité naturelle, calculée pour 15 espèces de ce groupe, s'élève à 0.89 an⁻¹. Le Q/B, estimé à 9.1 an⁻¹, est une moyenne pour *Scorpaena notata* et *Mullus surmuletus*. La diète est basée sur *Mullus barbatus* (Labropoulou et Eleftheriou, 1997) et *Scorpaena notata* (Harmelin-Vivien et al., 1989). Le macrobenthos (51 %) et les crustacés (45 %) constituent l'essentiel de la diète de ce groupe.

La biomasse a été augmentée à 1.5 en 1998 et 2.7 en 1987, ce qui se justifie en raison du nombre d'espèces qui n'ont pas pu être incluses dans l'estimation préliminaire de la biomasse. Le P/B a été augmenté à 1 an⁻¹.

Mugilidés

Les mullets sont constitués d'espèces eurythermes et euryhalines. Ils effectuent généralement de longues migrations entre les eaux douces et océaniques. En Mauritanie les mugilidés sont représentés par les mullets jaune (*Mugil cephalus*), noir (*M. capurrii*), écailleux, (*Liza grandisquamis*), doré (*L. aurata*), à grandes nageoires (*L. falcipinnis*) et bouri (*L. dumerili*). En tenant compte du régime alimentaire et de la distribution très côtière nous avons rajouté à ce groupe *Stephanolepis hispidus*.

Mugil cephalus et *M. capurrii* font l'objet d'une importante activité de pêche entre octobre et janvier. En dehors de cette saison de pêche, leur distribution n'est pas connue. En 1998, les exportations de la poutargue (caviar de mullet) s'élèvent à 11 t. En supposant que les gonades représentent 1 % du poids total de la carcasse, et un sexe ratio de 1:1, les captures seraient de l'ordre de 2,200 t (1,100 t de femelles*2) en 1998, soit 0.015 t·km⁻². Cette valeur ne tient pas compte de la quantité de poutargue, non négligeable mais difficilement quantifiable, qui passe dans des circuits parallèles vers le Sénégal. En 1987, les captures sont estimées à 0.01 t·km⁻².

La mortalité naturelle retenue est de 0.46 an⁻¹. La mortalité par la pêche ayant été supposée égale à M, P/B s'élève à 0.92 an⁻¹ en 1998. La filière de la poutargue s'étant développée au cours de la période d'étude, la mortalité par la pêche a été fixée à un dixième de la mortalité naturelle en 1987 (F=0.04, P/B=0.5 an⁻¹). Le Q/B, calculé pour *Liza grandisquamis*, *Liza aurata* et *Mugil cephalus*, atteint 8.7 an⁻¹. La composition alimentaire est basée sur le mullet jaune, espèce principalement herbivore (83 %) (Wells, 1984).

Sabres

Le poisson sabre commun, *Trichiurus lepturus*, le sabre argenté, *Lepidotopus caudatus* et le poisson sabre tachuo, *Aphanopus intermedius* sont les espèces rencontrées dans la zone. Ce groupe est largement dominé par *T. lepturus*, rencontrée sur l'ensemble du plateau continental sur les fonds de 5-10 m à 300-400 m. Au nord du cap Blanc on ne capture que les adultes, mais en faible quantité.

La biomasse de 1987, évaluée par les campagnes acoustiques du N/O *N'Diago*, atteint 1.805 t·km⁻². L'évaluation retenue pour 1998 est basée sur une approximation grossière des résultats des pêches du navire N/O *Dr. Fridtjof Nansen*, atteignant seulement 0.139 t·km⁻². Les captures de ce groupe fluctuent fortement de 63,909 t en 1987, 126,000 t en 1996, et moins de 5,000 t en 1999, en fonction de son abondance et de l'intérêt manifesté pour sa pêche. La mortalité naturelle atteint 0.32 an⁻¹. La mortalité par la pêche est estimée à 0.25 an⁻¹ (= C/B).

Le Q/B (= 6.3 an⁻¹) est basé sur les deux espèces principales: *Trichirus lepturus* et *Lepidotopus caudatus*. La diète est basée sur *Trichiurus lepturus* qui se nourrit principalement des carangidés (58 %), de maquereaux et de clupéidés (10 % chacun), de crustacés (7 %) et de céphalopodes (5 %) (Nakamura et Parin, 1993).

La biomasse de 1987 a été diminuée à 0.85 t·km⁻² pour équilibrer le modèle.

Grands pélagiques (prédateurs)

Les principales espèces de ce groupe sont: le tassergal, *Pomatomus saltatrix*; le bar tacheté, *Dicentrarchus punctatus*; le thazard blanc, *Scomberomorus tritor*; la liche *Lichia amia*; le barracuda, *Sphyraena barracuda*; et la palomine, *Trachinotus ovatus*.

La biomasse, estimable seulement pour 4 des 19 espèces, s'élève à 0.092 t·km⁻² en 1987 et à 0.14 t·km⁻² en 1998 tandis que les débarquements atteignent 0.002 et 0.005 t respectivement pour les quatre premières espèces du groupe. La mortalité naturelle est de 0.44 an⁻¹ et, à défaut de meilleur estimé, F est fixé à la moitié de M, ce qui donne une valeur de P/B de 0.66 an⁻¹. La composition du régime alimentaire est déterminée à partir du tassergal (Buckel et Conover, 1997) et de la palomine (www.fishbase.org; Froese et Pauly, 2000). Le Q/B atteint 3.9 an⁻¹.

Grands pélagiques (invertébrés)

Deux espèces composent ce groupe. Il s'agit du roi des harengs, *Regalecus glesne* et du cordonnier bossu, *Alectis alexandrinus*. Nous ne disposons pas de biomasse ou de capture pour ce groupe. P/B et Q/B ont été estimés à 0.32 et 6.5 an⁻¹ respectivement. Nous avons supposé que les poissons de ce groupe se nourrissent de petits pélagiques (35 %) de céphalopodes non-commerciaux (30 %) et de crustacés (35 %).

Petits pélagiques (planctonophages)

Les athérines (*Atherina presbyter*) sont de petits poissons qui se trouvent dans les zones côtières marines et estuariennes. La taille des individus observés au Banc d'Arguin varie entre 33 mm et 81 mm (Anonyme, 2001). D'autres espèces moins abondantes sont aussi incluses: l'exocet-bouledouge, *Exocoetus obtusirostris*; l'exocet de Bennett, *Cheilopogon heterurus*; et le balaou atlantique, *Scomberesox saurus saurus*.

Les biomasses attribuées à ce groupe s'élèvent respectivement à 0.042 t·km⁻² en 1987 et 0.075 t·km⁻² en 1998. P/B et Q/B ont été estimés à 1 et 10 an⁻¹ respectivement. Nous avons supposé que les poissons de ce groupe se nourrissent de microzooplancton (75 %) et de mésozooplancton (25 %).

Maquereau

Le maquereau espagnol (*Scomber japonicus*) est distribué sur l'ensemble de la ZEE mauritanienne des profondeurs de 15-30 m à 350-400 m. En 1987, la biomasse déterminée par le N/O *N'Diago* atteint 1.94 t·km⁻². La biomasse estimée par le N/O *AtlanNIRO* en juin-juillet 1998 s'élève à 2.42 t·km⁻². En supposant que cette espèce ne présente pas de saisonnalité marquée, ces estimations peuvent être considérées comme une biomasse annuelle. La valeur de M ainsi calculé s'élève à 0.32 an⁻¹. La mortalité par la pêche (F=C/B) s'élève à 0.32 an⁻¹ en 1987 et 0.34 an⁻¹ en 1998. P/B est donc égal à 0.66 an⁻¹ en 1998. Cette valeur a été augmentée légèrement (0.7 an⁻¹ en 1998) pour équilibrer le modèle.

Le Q/B s'élève à 6.4 an⁻¹. La composition alimentaire provient des travaux effectués dans la zone à deux périodes de l'année (Anonyme, 1984). Les euphausiacés constituent la nourriture de base de cette espèce, tandis que les petits organismes planctoniques (copépodes et cladocères) sont de moindre importance. Les céphalopodes non commerciaux, les crustacés benthiques et les polychètes constituent l'essentiel des proies secondaires.

Clupéidés

Les clupéidés sont composés de *Sardinella maderensis*, *Sardinella aurita* et *Engraulis encrasiculus*. Ces espèces ont un comportement gréginaire très marqué, avec des bancs d'individus de tailles identiques. La sardine, (*Sardina pilchardus*), une espèce à affinité biogéographique tempérée, se répartit depuis la Mer du Nord jusqu'aux côtes ouest africaines. On distingue trois stocks au niveau de la région. La sardinelle ronde, *Sardinella aurita*, se rencontre sur l'ensemble du littoral africain, de la Méditerranée au Cap Frio (Angola, 18°S). On la trouve également en mer Noire et en Adriatique et même à l'Est de la Péninsule Ibérique. Elle est aussi présente le long des côtes américaines de l'Atlantique (Fréon, 1988 ; Bakun et Parrish, 1990). La sardinelle plate (*Sardinella maderensis*) est aussi une espèce très côtière à affinité

biogéographique tropicale. On la rencontre depuis la Méditerranée méridionale jusqu'en Angola. Cette espèce est présente du nord au sud de la ZEE mauritanienne. L'anchois (*Engraulis encrasicolus*) est rencontré dans tout l'Atlantique oriental, depuis les côtes de Norvège au nord de Bergen (62°N) jusqu'en Afrique du Sud (23°S). Cette espèce forme souvent de grands bancs. Elle vit dans des eaux peu profondes mais est rencontrée jusqu'à 400 m.

La biomasse de 1987 provient des résultats des campagnes du N/O *N'Diago* et s'élève à 6.5 t·km⁻². La biomasse de 1998 a été estimée en prenant la moyenne des campagnes de juin et novembre, ce qui suppose que les deux campagnes produisent des résultats équivalents. La biomasse ainsi calculée s'élève à 13.9 t·km⁻². Les captures rapportées pour ce groupe atteignent 99,873 t en 1987 et 353,302 t en 1998 (0.699 et 2.47 t·km⁻²). La mortalité naturelle moyenne est estimée à 0.80 an⁻¹. F (=C/B) est donc évalué à 0.11 et 0.18 an⁻¹ respectivement pour 1987 et 1998, ce qui mène à des P/B de 0.9 et 0.97 an⁻¹ ce qui semble très peu élevé pour ce type d'espèce.

Le Q/B calculé s'élève à 9.01 an⁻¹. Nieland (1982) donne une composition semi-quantitative du régime alimentaire des deux espèces de sardinelles (*S. maderensis*, *S. aurita*). Ces espèces sont essentiellement planctonophages. La valeur de P/B a été augmentée à 1.3 an⁻¹ pour équilibrer le modèle.

Chinchards

Ce groupe est principalement composé de *Trachurus trachurus* (chincharde d'Europe), *Trachurus trecae* (chincharde cunène), *Caranx rhonchus* (chincharde jaune). On y place aussi *Caranx hippos*, *Caranx senegallus*, *Trachurus picturatus*, *Trachurus mediterraneus* et *Decapterus punctatus*. Le chincharde d'Europe est une espèce à affinité tempérée. Elle est répandue sur les côtes Atlantiques jusqu'en Norvège. Elle n'est présente dans la ZEE mauritanienne qu'en saison froide avec l'extension vers le sud des eaux canariennes accompagnées d'intenses remontées d'eaux froides au-dessus du plateau continental. Le chincharde cunène est une espèce tropicale qui se rencontre dans tout l'Atlantique Est du Cap Bojador (26°N) au sud de l'Angola. Il est présent toute l'année dans toute la zone, mais c'est entre Saint-Louis (16°N) et Nouakchott (18°N) que les concentrations sont généralement les plus importantes. C'est l'espèce la plus abondante de ce groupe. Le chincharde jaune est aussi tropical. Sa répartition bathymétrique est plus côtière que les deux premiers chinchards.

La biomasse obtenue par le N/O *N'Diago* est de 4.871 t·km⁻² en 1987. La biomasse de 1998 est évaluée à 5.54 t·km⁻² suivant le procédé de calcul expliqué pour les clupeidés. Les captures s'élèvent à 1.31 et 0.796 t·km⁻² respectivement pour 1987 et 1998. La valeur de P/B est la somme des mortalités naturelle (0.73 an⁻¹) et par la pêche (F=C/B = 0.14 an⁻¹), soit 0.87 an⁻¹ en 1998. En 1987, F est plus élevé (= 0.27 an⁻¹), P/B s'élève à 1 an⁻¹. Le coefficient Q/B moyen est estimé à 7.95 an⁻¹. La composition alimentaire retenue est celle de *Trachurus trecae* qui est l'espèce dominante dans la zone. Nous avons utilisé la moyenne des études de janvier-février et de juillet (Anonyme, 1984). La diète est dominée par le mesozooplancton (69 %), les céphalopodes non commerciaux (15 %), le microzooplancton (4.3 %) et plusieurs autres groupes (mésopélagique moyen, merlu etc.). P/B a été augmenté à 1.2 an⁻¹ et la biomasse à 5.5 t·km⁻² (en 1987) pour équilibrer le modèle.

Céphalopodes commerciaux

En Mauritanie, les céphalopodes constituent les principales espèces cibles de la pêche démersale au chalut. Il s'agit du poulpe, *Octopus vulgaris*, des seiches *Sepia* spp et des calmars *Loligo* spp. Le poulpe constitue l'espèce dominante des captures (90 %). Les seiches qui viennent au second rang sont représentées par *Sepia bertheloti*, *Sepia orbignyana*, *Sepia elobiana*, *Sepia officinalis officinalis* et *Sepia officinalis hierredda*. Cette dernière espèce, distribuée sur des fonds sableux à sablo-vaseux depuis la zone côtière jusqu'au delà de 150 m de profondeur, constitue l'essentiel des captures des seiches. Pour les calmars, seule l'espèce *Loligo vulgaris* constitue, pour le moment, une cible pour des bateaux opérant dans la ZEE mauritanienne.

La biomasse de ce groupe est passée de 0.56 t·km⁻² en 1988, à 0.338 t·km⁻² en 2000 tandis que les captures passaient de 0.374 à 0.156 t·km⁻². Le ratio C/B atteint 0.67 et 0.46 an⁻¹ respectivement. Utilisant une valeur de 0.62 an⁻¹ pour la mortalité naturelle pour le poulpe (Gonçalves, 1993), P/B passe de 1.29 à 1.08 an⁻¹ entre 1987 et 1998. La valeur de Q/B a été fixée à 11.7 an⁻¹ (Opitz, 1996).

Les poulpes continuent de se nourrir d'invertébrés à l'âge adulte (Gonçalves, 1991). La fréquence d'occurrence des proies trouvées dans les estomacs de poulpe est de 14 % de vers, 14 % de gastéropodes, 21 de céphalopodes et 92 % de crevettes. En l'absence d'information sur la taille de ces proies, nous avons alloué les pourcentages de la façon suivante: 11.5 % répartis également entre les céphalopodes commerciaux et non-commerciaux, 48.5 % répartis également entre les crustacés commerciaux et non-commerciaux et 40 % au macrobenthos. La diète des calamars est une adaptation de la description de Coelho *et al.* (1997) pour le Sahara et celle des Sepioidae, une adaptation de la description qualitative de Caddy (1983). En raison de leur abondance, nous avons donné un poids de 80 % à la diète des poulpes comparée à celles des seiches et des calamars qui comptent pour 10 % chacun. La valeur de P/B a dû être augmentée à 1.5 pour équilibrer le modèle.

Céphalopodes non commercialisés

Les espèces les plus importantes de ce groupe sont *Todarodes sagittatus* (toutenon commun), *Alloteuthis subulata* et *Illex coinditi*. La première est assez abondante. Une campagne du N/O AtlanNIRO orientée vers cette espèce en 1997 en avait estimée la biomasse à 30,000 t (données non publiées). Nous considérons que toutes les autres espèces, pour lesquelles nous ne disposons pas de biomasses, ont ensemble une valeur équivalente à celle du toutenon, soit une biomasse totale de 1.5 t·km⁻². Ces espèces ne font pas l'objet de capture pour le moment. Étant donné que la durée de vie de l'espèce la plus abondante est relativement courte (de 12 à 24 mois), nous avons estimé la mortalité naturelle à 2.5 an⁻¹.

En Norvège, *Todarodes sagittatus*, se nourrit de divers petits poissons (*Ammodytes*, *Leptocephalus*, *Mallotus*, *Maurolicus*, *Micromesistius*, *Trisopterus*, *Gadus*, *Sebastes*) et d'invertébrés (copépodes, polychaetes, mollusques, crevettes, chaetognathes) et d'autres céphalopodes (cannibalisme) (<http://cephbase.nrcc.utmb.edu>). La diète finale a donc été allouée comme suit: 30 % au zooplancton (méso et micro), 15 % chacun pour les crustacés non-commerciaux et le macrobenthos, 3 % pour le cannibalisme. Les 30 % restant ont été divisés en parts égales entre quatre groupes de poissons: clupéidés, petits démersaux-invertébrés et -prédateurs, et démersaux moyens-invertébrés. La biomasse de 1998 a dû être augmentée à 0.7 t·km⁻² en 1998 et à 1 t·km⁻² en 1987.

Macrobenthos

Les principales espèces composant ce groupe sont: les praires, *Venus verrucosa* et *Venus rosalina*; *Cymbium* spp., Naticidae, Conidae, *Glycymeris* spp.; les crépidules *Crepidula porcellana*, *Chama crenulata*, Anthozoa, Epizoanthus, Porifera et *Pyura dura*, les moules et les palourdes.

Diop (1988) estime la biomasse totale de praires entre 1 million et 2.3 million de tonnes. Nous avons retenu la première valeur (=42.7 t·km⁻²). La biomasse avancée pour le reste du groupe par Duineveld *et al.* (1993) est au minimum de 11.39 t·km⁻² pour le plateau (Tableau 5). La biomasse globale s'élève à 24 t·km⁻² pour la fin des années 1980 (Tableau 1). En l'absence de données pour la période récente, nous avons retenu la même biomasse pour 1998.

Tableau 5. Biomasse par groupe d'invertébrés composant le macrobenthos du plateau continental de Mauritanie.

Groupe	Biomasse (t·km ⁻²)	Source
Echinodermata	3.87	Duineveld <i>et al.</i> , (1993)
Mollusca	2.02	Duineveld <i>et al.</i> , (1993)
Anthozoa	2.33	Duineveld <i>et al.</i> , (1993)
Miscellaneous	3.18	Duineveld <i>et al.</i> , (1993)
Bivalves (praires)	42.74	Mika (1988)
Total	54.13	Duineveld <i>et al.</i> , (1993)

La mortalité naturelle obtenue par Diop (1988) pour l'espèce la plus abondante *V. rosalina* est de 0.7 an⁻¹. L'auteur note en outre une forte mortalité saisonnière et la probabilité d'une mortalité accrue due au chalutage intensif qui a lieu dans cette zone. La mortalité de ce groupe a été fixée à 2 an⁻¹ pour tenir compte des espèces à vie plus courte comme les polychaetes et petits mollusques. Le coefficient de conversion brute (GE) a été fixé à 0.12 (Jarre-Teichmann et Guénette, 1996). Les spécimens de ce groupe se nourrissent de détritus (40 %), de producteurs primaires (30 %), de méso et micro zooplancton (20 %) et se livre à un peu de cannibalisme (1 %).

Crustacés commerciaux

Les espèces les mieux représentées de ce groupe sont: les crevettes, *Paneus kerathurus*, *Paneus notialis*, *Parapenaeus longirostris*, *Aristeus variden*; le crabe *Geryon maritae*; et les langoustes *Palinurus mauritanicus* et *Palinurus regius*.

Une seule campagne de chalutage utilisant un chalut à crevettes, réalisée en août-septembre 1988 par le N/O *Atlantida* (CNROP, 1990), a permis une estimation de la biomasse à $0.23 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Le groupe de travail de 1998 (CNROP, 1999) estime le potentiel de capture de ces espèces à 5,420 t. On suppose que celui-ci représente 50 % des biomasses disponibles soit $0.164 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ ce qui constitue probablement une sous-estimation. Les captures sont passées de 0.02 à $0.026 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ au cours de la décennie.

Le coefficient de conversion brute (GE) a été fixé à 0.12 (Jarre-Teichmann et Guénette, 1996) et le P/B à 1.4 an^{-1} (Guénette et Morato, 2001). On suppose que ce groupe se nourrit de macrobenthos (30 %), de méso et microzooplancton (10 % chacun), de détritus (40 %) et de crustacés (10 %) (Guénette et Morato, 2001).

La biomasse a été augmentée à $0.8 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en 1998 et $0.92 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en 1987. P/B a été augmenté à 1.8 an^{-1} .

Crustacés non commerciaux

Ce groupe est représenté par les espèces ou groupes d'espèces suivants: *Plesionika heterocarpus*, *Munidae*, *Inachinae*, *Paguridae*, *Portunidae*, *Parthenopidae*, *Pontocaris* sp., *Leucosiidae*, *Pisinae*, *Dorippiidae*, *Scyllarus* spp., *Sycliona carinata*, *Penaeopsis* spp.

Une biomasse moyenne de $0.23 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en poids frais est rapporté pour l'année 1987 par (Duineveld *et al.*, 1993). Nous avons également utilisé cette estimation pour le modèle 1998. Puisque ce groupe est constitué d'espèces plus petites que le précédent, le P/B a été augmenté à 2 an^{-1} . Ce groupe se nourrit de détritus, de macrobenthos et de zooplancton. La biomasse a été estimée par le modèle et le P/B augmenté à 2.5 an^{-1} .

Macrozooplancton

Ce groupe comprend essentiellement les hydrozoaires et les scyphozoaires. La biomasse moyenne pour 66 m de profondeur a été estimée à $0.6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ AFDW (poids sec sans cendres) (Kuipers *et al.*, 1993), soit $0.042 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Cette valeur a été transformée en poids frais en utilisant les facteurs de conversion poids sec : AFDW égal à 1:0.362 et poids sec : poids frais 1:0.041 (Brey, 2002), pour un total de $2.86 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ pour le plateau. La biomasse extrapolée s'élève à $1 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ (Tableau 1). Les ratios P/B et Q/B ont été fixés à 3 et 23 an^{-1} (Arai, 1996). Nous avons supposé que la diète est constituée de 80 % de microzooplancton, 10 % de producteurs primaires et 10 % de détritus.

Meso-zooplancton

Ce groupe comprend, les polychètes, le meroplancton (larves des poissons), les chaetognathes et les salpes. La biomasse moyenne pour une colonne d'eau de 66 m a été estimée à $72.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ AFDW (poids sec sans cendres) (Kuipers *et al.*, 1993) soit $4.77 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Cette valeur a été transformée en poids frais en utilisant les facteurs de conversion de 1 poids sec: 0.6115 AFDW et 1 poids sec:0.089 poids frais (Brey, 2002), pour un total de $87.65 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. John (1986) note une densité moyenne de 285 larves de poissons par m^3 sur une colonne d'eau de 90 m. En fixant un poids moyen de 50 mg par larve, on obtient une biomasse de $1.28 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. La biomasse totale pour ce groupe est donc de $88.94 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ pour le plateau et $31.48 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ pour la ZEE (Tableau 1).

Les valeurs de P/B et Q/B ont été évaluées à 5 et 32 an^{-1} respectivement suivant la procédure décrite par Guénette et Morato (2001). Nous avons supposé que ce groupe se nourrit principalement de microzooplancton.

Microzooplankton

Ce groupe est composé principalement de copépodes, mais inclut aussi les cladocères, *Noctiluca* sp., les Balanidae et les larves de gastéropodes et de lamellibranches. La biomasse avancée par Kuipers *et al.* (1993) pour ce groupe s'élève à 9.57 t·km⁻² AFDW (poids sec sans cendres). Cette valeur a été transformée en poids frais en utilisant les facteurs de conversion de 1 poids sec:AFDWde 1:0.904 et poids sec:poids frais de 1:0.186 (Brey, 2002), pour un total de 56.94 t·km⁻² pour le plateau et 20.16 t·km⁻² pour la ZEE (Tableau 1). Les valeurs de P/B et Q/B ont été évaluées à 60 et 0.3 an⁻¹ respectivement (Guénette et Morato, 2001). Le régime alimentaire des copépodes est constitué de 90 % de phytoplancton et 10 % de détritus.

Producteurs primaires

La productivité primaire provient de la banque de données SeaWIFS (European Commission's Joint Research Centre in Ispra, Italy) incorporée dans Ecopath. La productivité primaire pour la zone d'étude est évaluée à $902.6 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ou $8124 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ poids frais en utilisant un facteur de conversion de $1 \text{ gC} = 9 \text{ g}$ poids frais (Pauly et Christensen, 1995). La biomasse, $81.23 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$, a été obtenue en divisant la production primaire par le P/B, fixé à 100 an^{-1} .

Détritus

La biomasse des détritus a été calculée d'après l'équation de Pauly *et al.* (1993):

où log est en base 10, D est la biomasse de détritus en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$; PP est la production primaire égale à 863.56 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$, E est la profondeur euphotique évaluée à 40 m (Longhurst, 1983). La biomasse des détritus qui en résulte atteint 56 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$, soit 560 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ en poids frais.

ÉQUILIBRAGE DU MODÈLE

Il a été nécessaire de modifier certains paramètres afin d'équilibrer le modèle 1998. Nous avons dû augmenter la biomasse des petits bathydémersaux (invertébrés, 12), démersaux moyens (invertébrés, 18), et petits démersaux (invertébrés et prédateurs, 19 et 20) (Tableaux 6 et 7). Une grande proportion des espèces qui constituent ces groupes sont mal échantillonnées par les campagnes d'échantillonnages et, en conséquence, les biomasses calculées sont probablement sous-estimées. La biomasse des groupes de petits poissons est souvent sous-estimée par rapport à celle des poissons commerciaux, typiquement bien échantillonnées par le chalut.

Pour le cas des crustacés commerciaux et non commerciaux, nous avons considéré que de façon générale, la répartition des stocks au-dessus du fond étant supérieure à la hauteur du chalut, les campagnes de chalutage qui ne sont pas planifiées pour tenir compte de ce comportement et ne permettent pas d'estimer convenablement la biomasse des stocks profonds. Ainsi, la biomasse des crustacés commerciaux est passée de 0.16 à 0.8 t·km⁻². La biomasse des crustacés non commercialisés a été multipliée par 20. Les informations les concernant sont rares et les biomasses calculées ne tenaient pas compte de plusieurs espèces.

Tableau 6. Paramètres du modèle 1998 équilibré. Les paramètres en parenthèses ont été estimés par le modèle.

	Groupe fonctionnel	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B	Q/B	EE	P/Q
1	Orque	4.20	0.000	0.020	7.58	(0.00)	(0.003)
2	Dauphins	4.07	0.031	0.060	13.42	(0.38)	(0.004)
3	Oiseaux	4.22	0.004	0.055	89.00	(0.54)	(0.001)
4	G sélaciens préd	4.45	0.132	0.190	3.09	(0.85)	(0.061)
5	G sélaciens inv	3.46	(0.022)	0.140	2.40	0.80	(0.058)
6	Raies M	4.17	(0.013)	0.510	6.30	0.80	(0.081)
7	Thons hauturier	4.01	0.427	0.720	3.56	(0.33)	(0.202)
8	Thons côtiers	4.04	0.117	0.800	4.30	(0.69)	(0.186)
9	Mésopel préd	3.56	0.35	1.300	8.75	(0.66)	(0.149)
10	Mésopél inv	3.01	5.000	2.690	20.00	(0.19)	(0.135)
11	Bathydém préd	3.37	0.126	0.320	5.40	(0.36)	(0.059)
12	Bathydém inv	3.36	0.200	1.600	6.60	(0.94)	(0.242)
13	Merlu	4.10	0.200	0.740	5.43	(0.98)	(0.136)
14	Sparidés comm	3.43	0.070	0.850	5.20	(0.94)	(0.163)
15	G dém préd	4.02	0.135	0.640	4.66	(0.60)	(0.137)
16	G dém inv	3.43	0.048	0.800	6.50	(0.87)	(0.123)
17	Dém M préd	3.81	0.067	0.500	7.48	(0.89)	(0.067)
18	Dém M inv	3.16	0.450	0.750	7.40	(0.98)	(0.101)
19	P dém préd	3.57	0.180	0.94	7.10	(0.92)	(0.132)
20	P dém inv	3.22	1.500	1.000	9.10	(0.93)	(0.110)
21	Mugilidés	2.11	(0.184)	0.920	8.70	0.95	(0.106)
22	Sabres	4.16	0.139	0.570	6.30	(0.92)	(0.090)
23	G pél préd	4.12	0.150	0.660	3.90	(0.97)	(0.169)
24	G pél inv	3.87	(0.206)	0.320	6.50	0.95	(0.049)
25	P pél planc	3.07	0.075	1.000	10.00	(0.57)	(0.100)
26	Maquereau	3.04	0.856	0.700	6.40	(0.98)	(0.109)
27	Clupéidés	2.88	13.908	1.300	9.01	(0.43)	(0.144)
28	Chinchards	3.23	5.541	1.100	7.95	(0.51)	(0.138)
29	Céphalopodes comm	3.40	0.338	1.500	11.70	(0.87)	(0.128)
30	Céphalopodes non-comm	3.48	0.700	2.500	11.70	(0.67)	(0.214)
31	Macrobenthos	2.18	24.040	2.000	(16.67)	(0.78)	0.120
32	Crustacés comm	2.71	0.800	1.800	(15.00)	(0.89)	0.120
33	Crustacés non-comm	2.58	(3.058)	2.500	(20.83)	0.95	0.120
34	Macrozooplancton	2.8	1.012	(3.000)	23.00	(0.23)	(0.130)
35	Méso zooplancton	2.26	31.484	5.000	32.00	(0.82)	(0.156)
36	Micro zooplancton	2.00	20.156	25.000	(83.33)	(0.96)	0.300
37	Producteurs primaires	1.00	81.238	100.000	-	(0.26)	-
38	Détritus	1.00	560.385	-	-	(0.10)	-

La diète des différents groupes a dû être modifiée quelque peu afin d'équilibrer le modèle (Tableau 2). Les travaux portant sur le comportement alimentaire des prédateurs de la région sont rares et nous avons dû les adapter à notre écosystème. De plus, les informations pour certaines espèces se limitaient à des listes qualitatives que nous avons dû adapter au meilleur de nos connaissances sur l'habitat et l'écologie des groupes fonctionnels.

La production est souvent difficile à évaluer car elle dépend de notre connaissance de la croissance des espèces. Pour certains groupes fonctionnels comme les mésopélagiques prédateurs, les espèces sont peu connues et leur production est peu fiable. Le calcul de la mortalité par la pêche, étant tributaire des valeurs de biomasses et de captures, ajoute à l'incertitude. Nous avons dû modifier les P/B de certains groupes pour les rendre comparables à ceux de groupes similaires.

Tableau 7. Paramètres du modèle 1987 équilibré. Les paramètres en gras ont été estimés par le modèle.

	Groupe fonctionnel	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B	Q/B	EE	P/Q
1	Orque	4.20	0.000	0.020	7.58	(0.00)	(0.003)
2	Dauphins	4.07	0.031	0.060	13.42	(0.371)	(0.004)
3	Oiseaux	4.22	0.007	0.055	89.00	(0.288)	(0.001)
4	G sélaciens préd	4.36	0.120	0.200	3.09	(0.674)	(0.065)
5	G sélaciens inv	3.46	(0.024)	0.130	2.40	0.800	(0.054)
6	Raies M	4.17	(0.013)	0.510	6.30	0.800	(0.081)
7	Thons hauturier	4.01	0.602	0.700	3.56	(0.244)	(0.197)
8	Thons côtiers	4.04	0.165	0.820	4.30	(0.328)	(0.191)
9	Mésopél préd	3.56	0.600	1.300	8.75	(0.524)	(0.149)
10	Mésopél inv	3.01	5.000	2.690	20.00	(0.289)	(0.135)
11	Bathydém préd	3.37	0.126	0.320	5.40	(0.551)	(0.059)
12	Bathydém inv	3.36	0.220	1.600	6.60	(0.926)	(0.242)
13	Merlu	4.10	0.240	0.790	5.43	(0.965)	(0.145)
14	Sparidés comm	3.43	0.100	0.850	5.20	(0.967)	(0.163)
15	G dém préd	4.01	0.100	0.430	4.66	(0.756)	(0.092)
16	G dém inv	3.43	0.042	0.800	6.50	(0.991)	(0.123)
17	Dém M préd	3.80	0.110	0.500	6.50	(0.946)	(0.077)
18	Dém M inv	3.16	0.710	0.700	7.40	(0.993)	(0.095)
19	P dém préd	3.56	0.470	0.940	7.10	(0.974)	(0.132)
20	P dém inv	3.21	2.700	0.900	9.10	(0.981)	(0.099)
21	Mugilidés	2.11	(1.482)	0.510	8.70	0.950	(0.059)
22	Sabres	4.05	0.850	0.600	6.30	(0.958)	(0.095)
23	G pél préd	4.12	0.092	0.660	3.90	(0.936)	(0.169)
24	G pél inv	3.87	(0.130)	0.320	6.50	0.950	0.049
25	P pél planc	3.07	0.060	1.000	10.00	(0.823)	(0.100)
26	Maquereau	3.04	1.400	0.700	6.40	(0.985)	(0.109)
27	Clupéidés	2.88	6.500	1.300	9.01	(0.966)	(0.144)
28	Chinchards	3.23	5.500	1.100	7.95	(0.952)	(0.138)
29	Céphalopodes comm	3.40	0.560	1.500	11.70	(0.945)	(0.128)
30	Céphalopodes non-comm	3.48	1.000	2.500	11.70	(0.707)	(0.214)
31	Macrobenthos	2.18	27.000	2.000	(16.67)	(0.990)	0.120
32	Crustacés comm	2.71	(0.926)	1.800	(15.00)	0.950	0.120
33	Crustacés non-comm	2.58	(3.709)	2.500	(20.83)	0.950	0.120
34	Macrozooplancton	2.80	1.012	3.000	23.00	(0.287)	(0.130)
35	Méso zooplancton	2.26	31.484	5.000	32.00	(0.729)	(0.156)
36	Micro zooplancton	2.00	20.156	25.000	(83.33)	(0.925)	0.3
37	Producteurs primaires	1.00	81.238	100.000	-	(0.261)	-
38	Détritus	1.00	560.385	-	-	(0.106)	-

DISCUSSION

Les deux modèles construits ici ont permis de réunir les données éparses sur les divers compartiments de l'écosystème et de les inclure dans un système cohérent. Les modèles 1987 et 1998 qui résultent de ce processus constituent des images possibles de l'écosystème à deux points dans le temps. Toutefois, il reste à confronter ces images avec les séries temporelles de biomasses et de captures. En utilisant le module Ecosim, on pourrait vérifier si le modèle est capable de générer des biomasses et captures qui ressemblent à celles qui ont été observées entre 1987 et 1998.

Cet écosystème génère, dans le cas du premier modèle, une biomasse totale (sans les détritus) d'environ 194 t·km⁻². En comparaison, l'écosystème du nord du Benguela (360 t·km⁻²) paraît beaucoup plus riche pour la même période. Jarre-Teichman et Christensen (1998) rapportent que ces deux écosystèmes sont de tailles comparables malgré la saisonnalité de leur upwelling. Ces différences peuvent s'expliquer par la faiblesse de la valeur de biomasse du phytoplancton obtenue dans notre cas. En effet, la productivité primaire calculée pour la ZEE mauritanienne sur la base des données de SeaWiFS, 81 t·km⁻², est très

inférieure à celles avancées pour le nord du Benguela ($204 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$) (Shannon et Jarre-Teichmann, 1999) et pour la zone marocaine ($102.5 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$) (Stanford *et al.*, 2001). D'autre part, l'aire considérée pour la construction des modèles par rapport à la zone d'influence des upwellings varie considérablement et rend les comparaisons difficiles.

On note également la relative faiblesse des captures dans la ZEE mauritanienne (3.32 et $4.02 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ respectivement pour 1987 et 1998) par rapport à celle du nord du Benguela ($7 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$). On signale cependant pour la ZEE mauritanienne que d'une part les paires, qui constituent des biomasses très importantes, ne font pas l'objet d'exploitation pour le moment, et d'autre part on n'a pas tenu compte des rejets qui représentent 21 % des captures dans la zone marocaine (Ould Taleb Ould Sidi, 1988).

La comparaison entre les deux modèles de la ZEE mauritanienne nous permet de dégager plusieurs enseignements. Les débarquements, excluant les clupéidés, et le niveau trophique moyen des captures ont diminué entre 1987 et 1998 (Tableau 8). Ceci est le résultat de la dégradation de plus en plus visible de l'état des stocks des espèces démersales qui sont en général de plus grande valeur commerciale. Des espèces démersales comme le poulpe ont vu leur biomasse diminuée de moitié tandis que d'autres, comme les sabres, ont presque disparues. En revanche la biomasse des clupéidés a presque doublé et celle des chinchards (espèces pélagiques) s'est nettement améliorée. L'écosystème de la Mauritanie constituerait donc un exemple de plus des changements de nature écosystémique, conduisant au phénomène de la pêche successive de niveaux trophiques décroissants 'fishing down marine food webs' (Pauly *et al.*, 1998a).

Malgré les incertitudes qui pèsent sur plusieurs paramètres d'entrée et pour plusieurs groupes, les résultats de cette tentative mettent en évidence la nécessité de tenir compte de tous les compartiments de l'écosystème notamment des espèces qui ne font pas l'objet d'exploitation comme les mésopélagiques mais dont le rôle dans cet écosystème paraît déterminant.

REMERCIEMENTS

Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien financier et/ou logistique du Pew Charitable Trusts, du projet SIAP (Système d'information et d'analyses des pêches), du Fisheries Centre (UBC, Canada) et du CRNOP (Nouadhibou, Mauritanie). Nous tenons à remercier les personnes qui nous ont aidé à mener ce projet à terme en nous fournissant les données nécessaires et leur avis scientifique: Villy Christensen, Reg Watson, Adrian Kitchington (Fisheries Centre). Nous tenons également à remercier Messieurs N'Diaye Abdoulaye et Beyah Ould Meissa.

RÉFÉRENCES

- Ajayi, T. O. 1982. Food and feeding habits of *Raja* species (Batoidei) in Carmarthen Bay, Bristol Channel. Journal of Marine Biology Association U.K., 62:215-223. *tel que cité dans FishBase*.
- Anonyme, 1981. Contributions soviétiques à l'évaluation des ressources halieutiques dans la région du COPACE. FAO, COPACE/TECH/81/31 (Fr). 75 pp.
- Anonyme, 1984. Recherches soviétiques sur les chinchards et maquereaux de la zone Nord du COPACE. FAO, COPACE/TECH/84/59 (Fr.), 111 pp.
- Anonyme, 1997. Memorandum on the mass die-off of monk seals on the Cap Blanc peninsula. CNROP/SRRC, Décembre 1997, COPACE/TECH/84/59 (Fr.), 22 pp.
- Anonyme, 2001. Restitution des résultats du projet AGGEBA. Nouadhibou Septembre, 2001, 65 pp.
- Anonymous, 1998a. Albacore 1998 detailed report. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Madrid, Spain, 49 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Anonymous, 1998b. Report of the ICCAT SCRS Bluefin Tuna Assessment session, detailed report. Genoa, Italy, SCRS/98/22.
- Anonymous, 1999a. Bigeye tuna (*Thunnus obesus*), Executive summary. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Madrid, Spain, Report of the Standing Committee on research and statistics, Executive summary, 7 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Anonymous, 1999b. Report of the ICCAT SCRS skipjack stock assessment session. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Funchal, Madeira, Portugal, SCRS/99/21. 47 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Arai, M., 1996. Carnivorous jellies. In: Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystems. pp. 39-40, Ed. par D. Pauly et V. Christensen, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Vol. 4 (1) 129 pp.

Tableau 8. Débarquements et niveau trophique moyen des captures de 1987 et 1998 en Mauritanie. Les résultats ont été considérés en incluant ou excluant les captures de clupéidés, très importants dans le système.

	Débarquements ($\text{t} \cdot \text{km}^{-2}$)		Niveau trophique moyen	
	1987	1998	1987	1998
avec clupéidés	3.33	4.02	3.31	3.05
sans clupéidés	2.63	1.55	3.43	3.31

- Bakun, A., et Parrish, R. H. 1990. Comparative studies of coastal pelagic fish reproductive habitats: the brazilian sardine (*Sardinella aurita*). Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 46:269-283.
- Binet, D. 1988. Rôle possible d'une intensification des alizés sur les changements de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. Aquatic Living Resources, 1:115-132.
- Binet, D. 1991. Rôle possible d'une intensification des alizés sur les changements de répartition des sardines et sardinelles le long de la côte ouest africaine. Aquatic Living Resources, 1:115-132.
- Blaber, S. J. M., Milton, D. A., Rawlinson, N. J. F., Tiroba, G., et Nichols, P. V. 1990. Diets of lagoon fishes of the Solomon Islands: Predators of tuna baitfish and trophic effects of baitfishing on the subsistence fishery. Fisheries Research, 8:263-286. *tel que cité dans FishBase*.
- Brey, T. 2002. Population dynamics in benthic invertebrate, a virtual handbook. <http://www.awi-bremerhaven.de/Benthic/Ecosystem/FoodWeb/Handbook/navlog/index.html>
- Brown, R. G. B. 1979. Seabirds of the senegal upwelling and adjacent waters. Ibis, 121:283-292.
- Buckel, J. A., et Conover, D. O. 1997. Movements, feeding periods, and daily ration of piscivorous young-of-the-year bluefish, *Pomatomus saltatrix*, in the Hudson River estuary. Fishery Bulletin, 95:665-679. *tel que cité dans FishBase*.
- Caddy, J., ed. 1983. Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO, Rome, Fisheries Technical Paper, Vol. 231, 452 pp.
- Campredon, P. 1988. Observations des oiseaux marins au large de la Mauritanie. Bulletin du Centre de Recherches Océanographiques et des Pêches, Nouadhibou, 17:148-155.
- Carrasson, M., et Matallanas, J. 1998. Feeding habits of *Alepocephalus rostratus* (Pisces: Alepocephalidae) in the Western Mediterranean Sea. Journal of Marine Biology Association U.K., 78:1295-1306. *tel que cité dans FishBase*.
- Cawardine, M., 1995. Whales, dolphins and porpoises. The visual guide to all the cetaceans. Stoddart Publishing, Toronto, Canada. 256 pp.
- CNROP, 1986. Description et évaluation des ressources halieutiques de la ZEE mauritanienne. Rapport du Groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM, Nouadhibou, Mauritanie, 16-27 septembre 1986. FAO, Rome, COPACE/PACE/SERIES 86/37. 310 pp.
- CNROP, 1989. Les ressources halieutiques de la ZEE mauritanienne. Description, évaluation et aménagement. Rapport du deuxième groupe de travail CNROP/FAO/ORSTOM (11-22 Novembre 1988). p. 222, Ed. par E. Josse, FAO COPACE/PACE/SERIES/89/49,
- CNROP, 1990. Rapport des groupes de travail *ad hoc* sur la sardine sur les chinchards et les maquereaux dans la région Nord du COPACE. FAO, COPACE/PACE/SERIES/90/50. 372 pp.
- CNROP, 1991. La pêcherie industrielle des espèces démersales. In: L'environnement, les ressources et les pêcheries de la ZEE mauritanienne. pp. 138-140, Ed. par P. Chavance et M. Girardin, Bulletin du Centre National de Recherches Océanographiques et des Pêches, Nouadhibou, Mauritanie, Vol. 23.
- CNROP, 1999. Evaluation des stocks et des pêcheries mauritanienes. Voies de développement et d'aménagement. Rapport du quatrième groupe de travail du CNROP, Nouadhibou. Mauritanie, COPACE/PACE/SERIES 99/64. 186 pp.
- Coelho, M., Domingues, P., Balguerías, E., Fernandez, M., et Andrade, J. P. 1997. A comparative study of the diet of *Loligo vulgaris* (Lamarck, 1799) (Mollusca: Cephalopoda) from the south coast of Portugal and the Saharan Bank (Central-East Atlantic). Fisheries Research, 29:245-255.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science, 56:707-717.
- Cramp, S., et Simmons, K. E. L., 1977. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Oxford University Press, Oxford. Vol. 1. Ostrich to Ducks, 732 pp.
- Dia, M., Ghorbel, M., Bouain, A., et Kone, Y. 2000. Régime alimentaire de *Pagrus caeruleostictus* (Sparidae) des côtes de Nouakchott (Mauritanie). Cybium, 24:81-88.
- Diatta, Y., Clotilde Ba, F. L., et Capapé, C. 2001. Rôle trophique du poulpe commun, *Octopus vulgaris*, chez les Elasmobranches de la côte du Sénégal (Atlantique oriental tropical. Comparaison avec les espèces des côtes tunisiennes (Méditerranée centrale). Acta Adriatica, 42(1):77-88.
- Diop, M. 1988. La praire (*Venus rosalina*) à l'Ouest du Banc d'Arguin (Mauritanie): évaluation des stocks et dynamique des populations. Bulletin du Centre de Recherches Océanographiques et des Pêches, Nouadhibou, 17(1):84-133.
- Diouf, P. S., 1996. Les peuplements de poissons des milieux estuariens de l'Afrique de l'Ouest: L'exemple de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, Paris. *tel que cité dans FishBase*.
- Dobrovine, B., Mahfoud, M., et Dedah, S., 1991. La ZEE mauritanienne et son environnement géographique, géomorphologique et hydroclimatique. In: L'environnement, les ressources et les pêcheries de la ZEE mauritanienne. pp. 6-27, Ed. par P. Chavance et M. Girardin, Bulletin du Centre de Recherches Océanographiques et des Pêches, Nouadhibou, Vol. 23.
- Dubochkin, A. S., et Kotlyar, A. N. 1989. On the feeding of Alfonsino (*Beryx splendens*). Journal of Ichthyology, 29(5):1-8. *tel que cité dans FishBase*.
- Duineveld, G. C. A., Lavalaye, M. S. S., et Van Noort, G. J. 1993. The trawl fauna of the mauritanian shelf (Northwest Africa): density, species composition, biomass. In: Ecological studies in the coastal waters of Mauritania, Leiden, The Netherlands, Ed. par W.J.Wolff, J. Van Der Land, P. H. Nieuw huis, et P. A. W. J. de Wilde, Hydrobiologia, 258:165-174.
- Ellis, J., Pawson, R., G., M., et Shackley, S. E. 1996. The comparative feeding ecology of six species of shark and four species of ray (Elasmobranchii) in the north-east Atlantic. Journal of Marine Biology Association U.K., 76:89-106.
- Fréon, P., 1988. Réponses et adaptations des stocks des clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu et de l'exploitation. Analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Edition de l'ORSTOM, Coll. Etudes et Thèses, Paris. 287 pp.
- Froese, R., et Pauly, D., eds., 2000. FishBase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines, Vol. 76, 344 pp. <http://www.FishBase.org>,
- Fuentes, H., Antonietti, E., et Alano, A. 1988. Espectro alimentario del patudo (*Thunnus obesus*) en la primavera austral de 1986 en el Pacífico sur oriental. Ed. par H. S. a. A. Landa, Régimeen del Instituto del Mar del Peru, Volmen extraordinariot *tel que cité dans FishBase*.

- Gaudéchaux, J. P., et Richer de Forges, B., 1983. Inventaires ichtyologiques des eaux mauritanienes. Nouadhibou, Mauritanie, Documentation du Centre National de Recherches océanographiques et des Pêches (3), 22 pp.
- Gibson, R. N., et Ezzi, I. A. 1987. Feeding relationships of a demersal fish assemblage on the west coast of Scotland. *Journal of Fish Biology*, 31:55-69. *tel que cité dans FishBase*.
- Gjøsaeter, J. 1982. Observations on mesopelagic fish off Northwest Africa between 16° and 27°N. In: The Canary Current: Studies of an Upwelling System. A Symposium., Las Palmas (Spain), Ed. par G. Hempel, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 180:391-398.
- Gjøsaeter, J., et Kawaguchi, K., 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. Rome, FAO Fisheries Technical Paper, 193. 151 pp.
- Gonçalves, J. M. 1991. The octopoda (Mollusca: Cephalopoda) of the Azores. Arquipélago. Life and Marine Sciences., 9:75-81.
- Gonçalves, J. M., 1993. *Octopus vulgaris* Cuvier 1797 (polvo-comum): Sinopse da biologia e exploração. MSc thesis, University of the Azores, Horta, Portugal, 470 pp.
- Gorelova, T. A., et Krasil'nikova, N. A. 1990. On the diet of *Maurolicus muelleri* in the vicinity of Seamounts Discovery, Nasca, and Mt. Africana. *Journal of Ichthyology*, 30(7):42-52.
- Guénette, S., et Morato, T., 2001. The Azores Archipelago, 1997. In: Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses. pp. 241-270, Ed. par S. Guénette, V. Christensen, et D. Pauly, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada, Vol. 9 (4) 344 pp.
- Harmelin-Vivien, M. L., Kaim-Malka, R. A., Ledoyer, M., et Jacob-Abraham, S. S. 1989. Food partitioning among scorpaenid fishes in Mediterranean seagrass beds. *Journal of Fish Biology*, 34:715-734. *tel que cité dans FishBase*.
- Jaques, G., et Tréguer, P., 1986. Ecosystèmes pélagiques marins. Masson, 243 pp.
- Jarre-Teichmann, A., et Christensen, V., 1998. Comparative modelling of trophic flows in four large ecosystems: Global versus local effects. In: Global versus local changes in upwelling systems, pp. 423-443. Editions ORSTOM, Colloques et Séminaires.
- Jarre-Teichmann, A., et Guénette, S., 1996. Invertebrate benthos. In: Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystems. pp. 38-39, Ed. par D. Pauly et V. Christensen, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Vol. 4 (1) 129 pp.
- Jarre-Teichmann, A., et Pauly, D., 1993. Seasonal changes in the Peruvian upwelling ecosystem. In: Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 307-314, Ed. par V. Christensen et D. Pauly, ICLARM Conference Proceedings. Vol. 26, 390 p.
- John, H. C. 1986. On currents off north-west Africa as revealed by fish larvae distributions. UNESCO Technical Papers in Marine Science, 49:149-155.
- Kuipers, B. R., Witte, H. J., et Gonzalez, S. R. 1993. Zooplankton distribution in the coastal upwelling system along the Banc d'Arguin, Mauritania. In: Ecological studies in the coastal waters of Mauritania, Leiden, The Netherlands, Ed. par W.J. Wolff, J. Van Der Land, P. H. Nieuwuis, et P. A. W. J. de Wilde, Hydrobiologia, 258:133-150.
- Labropoulou, M., et Eleftheriou, A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology*, 50:324-340. *tel que cité dans FishBase*.
- Leopold, M. F. 1993. Seabirds in the shelf edge waters bordering the Banc d'Arguin, Mauritania. In: Ecological studies in the coastal waters of Mauritania, Leiden, The Netherlands, Ed. par W.J. Wolff, J. Van Der Land, P. H. Nieuwuis, et P. A. W. J. de Wilde, Hydrobiologia, 258:197-210.
- Longhurst, A. R. 1983. Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf - Sierra Leone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17:261-285.
- Maigret, J. 1980. Les mammifères marins des côtes de Mauritanie. Etat des observations en 1980. Bulletin du Centre de Recherches océanographiques et des Pêches, Nouadhibou, 9(1):130-152.
- Meyer, M., et Smale, M. J. 1991. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape south and west coasts of South Africa. 2. Benthic and epibenthic predators. *South African Journal of Marine Sciences*, 11:409-442. *tel que cité dans FishBase*.
- Moreau, J., Christensen, V., et Pauly, D., 1993. A Trophic Ecosystem model of Lake Georges. In: Trophic Models of Aquatic Ecosystems Ed. par D. Pauly et V. Christensen, ICLARM Conference Proceedings. Vol. 26, ICES/ICLARM.
- Nieland, H. 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast of Senegal. In: The Canary Current: Studies of an Upwelling System. A Symposium., Las Palmas (Spain), Ed. par G. Hempel, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 180:369-373.
- Nieri, M., Lamarche, B., et Sakho, A. C., 1996. Note complémentaire sur les échouages survenus en décembre 1995 entre cap Timiris et Chott Boul (République Islamique de Mauritanie). Parc National du Banc d'Arguin, Bul. II, 1:1-8, 5 photos, 3 cartes, 1 Fiche.
- Nakamura, I., et Parin, N. V., 1993. FAO Species Catalogue Vol. 15 Snake mackerels and cutlassfishes of the world (families Gemphylidae and Trichiuridae). FAO, Fisheries Synopsis N°125, 136 pp.
- Olaso, I., et Rodriguez-Marin, E., 1995. Alimentación de veinte especies de peces demersales pertenecientes a la división VIIIC del ICES. Informes Técnicos, Centro Oceanográfico de Santander, Instituto Español de Oceanografía, 56 pp. *tel que cité dans FishBase*.
- Opitz, S., 1996. Trophic interactions in Caribbean coral reefs. ICLARM, Manila, Philippines, ICLARM Technical Report, 43. 341 pp.
- Ortiz de Zarate, V., et Cort, J. L. 1986. Stomach contents study of immature bluefin tuna in the Bay of Biscay (Region 3 of EEC). Collective volume of scientific papers. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, SCRS/86/33:243-247.
- Ould Taleb Ould Sidi, M., 1988. Etude des rejets de capture de la pêche marocaine en Atlantique marocain d'Assilah à Agadir. Mémoire de Maîtrise, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat, Maroc, 96 pp.
- Overko, S., Boukaline, P., et Ly, B., 1986. Quelques données sur les merlus de la zone économique mauritanienne. In: Rapport du 1er groupe de travail spécial sur les pêcheries de merlus et de crevettes profondes dans la zone nord du COPACE. pp. 187-201, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (FAO), Instituto Espanol de Oceanografia, Santa-Cruz de Tenerife, Canary Islands, Spain, Vol. 86/33, 295 pp.
- Palomares, M. L., et Pauly, D. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 40:259-273.

- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 39:175-192.
- Pauly, D., et Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374:255-257.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., et Torres, F. J. 1998a. Fishing down the food web. *Science*, 279:860-863.
- Pauly, D., Soriano-Bartz, M. L., et Palomares, M. L. D., 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. In: *Trophic models of aquatic ecosystems*. pp. 1-13, Ed. par V. Christensen et D. Pauly, ICLARM Conference Proceeding, 390 pp., Vol. 26.
- Pauly, D., Trites, A. W., Capuli, E., et Christensen, V. 1998b. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*, 55:467-481.
- Pinkas, L. 1962. Bluefin tuna food habits. Ed. par L. Pinkas, M. S. Oliphant, et I. L. K. Iverson, *Fisheries Bulletin*, 152:47-163. *tel que cité dans FishBase*.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Ocean*. Miami, 5:665-847.
- Robineau, D., Ould Mohamed, A., et Niang, A., 1996. Compte-rendu de mission en Mauritanie (novembre 1994) et premières données sur les mammifères marins des côtes de Mauritanie (grande plage et baie du Lévrier). Rapport CIRAD-EMVT, 11. 52 pp.
- Sala, E., et Ballesteros, E. 1997. Partitioning of space and food resources by three fish genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 152:273-283. *tel que cité dans FishBase*.
- Sevrin Reyssac, J. 1983. Quelques particularités de la chaîne alimentaire marine dans la région des îles du Banc d'Arguin. *Bulletin du Centre de Recherches Océanographiques et des Pêches*, Nouadhibou, 11(1):41-52.
- Shannon, L. J., et Jarre-Teichmann, A. 1999. A model of trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. *South African Journal of Marine Science*, 21:349-366.
- Sierra, L. M., Claro, R., et Popova, O. A., 1994. Alimentacion y relaciones tróficas. In: *Ecología de los Peces Marinos de Cuba*. pp. p. 263-284, Ed. par R. Claro, Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba and Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Mexico,
- Stanford, R., Lunn, K., et Guénette, S., 2001. A preliminary model of the Atlantic coast of Morocco for the mid-1980s. In: *Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses*. pp. 314-344, Ed. par S. Guénette, V. Christensen, T. Pitcher, et D. Pauly, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada, Vol. 9(4) 344 pp.
- Stillwell, C. E., et Kohler, N. E. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39:407-414. *tel que cité dans FishBase*.
- Trites, A., et Heise, K., 1996. Marine mammals. In: *Mass-Balance Models of North-eastern Pacific ecosystems* Ed. par D. Pauly, V. Christensen, et N. Haggan, University of British Columbia, Fisheries Centre. Vol. 4 (1) 129 pp.
- Trites, A., et Pauly, D. 1998. Estimating mean body masses of marine mammals from maximum body lengths. *Canadian Journal of Zoology*, 76:886-896.
- Trites, A. W., Christensen, V., et Pauly, D. 1997. Competition between fisheries and marine mammals for prey and primary production in the Pacific Ocean. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 22:173-187.
- Velasco, F., Olaso, I., et de la Gádara, F., 1996. Alimentación de veintidós especies de peces demersales de la División VIIIC de la ICES. Otoños de 1992 y 1993. *Informes Técnicos*, Instituto Español de Oceanografía, 164. 62 pp. *tel que cité dans FishBase*.
- Vély, M., Dia, A. T., et N'Diaye, R., 1996. Premières données concernant l'inventaire des mammifères marins du banc d'Arguin. Compte - rendu de mission en Mauritanie (16 janvier au 15 février 1995) Rapport CIRAD - EMVT N° 015, 118 pp.
- Wada, Y., 1996. Marine mammals and birds. In: *Mass-Balance Models of North-eastern Pacific Ecosystems*. p. 71, Ed. par D. Pauly, V. Christensen, et N. Haggan, Fisheries Centre of the University of British Columbia, Vancouver, BC, 129 pp., Vol. 4(1).
- Wells, R. 1984. The food of the grey mullet (*Mugil cephalus* L.) in Lake Waahi and the Waikato River at Huntly. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 18(1):13-19. *tel que cité dans FishBase*.

ECOPATH MODEL OF THE CAPE VERDE COASTAL ECOSYSTEM¹

K.A. Stobberup

*Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR);
Av. Brasília, 1449-006 Lisboa, Portugal; karaajo@ipimar.pt.*

V.D.M. Ramos

*Instituto Nacional de Desenvolvimento das Pescas (INDP),
C.P. 132, Mindelo, Cape Verde; vitomelo10@yahoo.com.*

M.L. Coelho

*Universidade de Algarve, Campos de Gambelas,
UCTRA, PT-8000 Faro, Portugal.*

ABSTRACT

The present study is part of a continuing collaborative effort between the Fisheries Institutes in Portugal (IPIMAR) and Cape Verde (INDP) in applying an ecosystem approach to fisheries assessment in Cape Verde. An Ecopath model of the continental shelf system for the period 1981 to 1985, coinciding with the establishment of a statistical collection system and the undertaking of the first systematic surveys, was built to provide estimates of fisheries catches and biomass for different fish stocks. This model takes into account the migration of important fish species such as tuna. The structure of the model is discussed and mixed trophic impact analysis was undertaken to determine the direct and indirect effects of biomass changes within and between groups in the system, including the effects of fishing. One result that stands out is the relatively modest effects of fishing on the system in the period 1981 to 1985. Fishing with artisanal handlines, the dominant gear type, had negative effects on target species such as pelagic and demersal predators, but fishing pressure for other groups was negligible. The biomass estimates of the model, as well as the biomass estimates based on survey results, indicate that previous assessments of potential harvest, which ranged from 25 000 to 58 000 t, may have been too optimistic, particularly for demersal species.

RÉSUMÉ

Cette étude fait partie d'une collaboration continue entre les instituts de pêche de Portugal (IPIMAR) et du Cap Vert (INDP) qui applique une approche d'écosystème à l'évaluation de la pêche au Cap Vert. Un modèle Ecopath de l'écosystème du plateau continental pour la période 1981 à 1985 (période coïncidant avec l'établissement d'un système statistique de collection et de l'entreprise des premières campagnes systématiques) est construit, fournissant des évaluations des captures et de la biomasse de pêche pour différents stocks halieutiques. Ce modèle considère l'effet de migration d'espèces importantes telles que le thon. La structure du modèle est discutée et l'analyse d'impact des niveaux trophiques est utilisée pour déterminer les effets directs et indirects de la biomasse d'un groupe sur les autres groupes du système, y compris les effets de la pêche. Un résultat remarquable est l'effet relativement modeste de la pêche pendant la période étudiée (1981-1985). La pêche artisanale à la ligne, engin de pêche dominant dans la région, a eu des effets négatifs sur des espèces cibles telles que les prédateurs pélagiques et démersaux, mais l'effort de pêche pour d'autres groupes était pratiquement négligeable. Les évaluations de biomasse tirées du modèle, ainsi que les évaluations de biomasse basées sur des résultats de campagne scientifique,

¹ Cite as: Stobberup, K.A., Ramos, V.D.M., Coelho, M.L. 2004. Ecopath model of the Cape Verde coastal ecosystem, p. 39-56. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

indiquent que les évaluations précédentes des prises potentielles, 25 000 à 58 000 t, semblent être trop optimistes pour les espèces démersales en particulier.

INTRODUCTION

The current state of many important fisheries resources world-wide can be characterised as seriously depleted or in danger of depletion due to poor management practices and fishing pressure (e.g., Anon 1997; FAO 2000; Pauly and Christensen 1995; Pauly *et al.* 1998b, 1999). Unsustainable fishing practices coupled with an excessive level of investment in fishing capacity have resulted in serious degradation and low yields in the stocks of developed countries, creating new pressures on the resources of developing countries. These pressures are largely trans-national, highlighting the importance of regional aspects to resource management (e.g., Bas 1993; Koranteng *et al.* 1996).

Efforts to improve the current state of affairs in fisheries include the introduction of the ecosystem approach to assess the direct and indirect effects of fishing (e.g., Anon 1998; Anon. 2001). One possible tool for such an approach is Ecopath with Ecosim, which was developed using the mass-balance approach (Christensen and Pauly 1993; Polovina 1984). Ecopath models are relatively straightforward to construct and require limited information as opposed to more data-driven approaches such as MSVPA, making it more feasible to apply in tropical scenarios such as in Cape Verde.

Furthermore in connection with Ecopath, a rich theoretical framework exists for the analysis of energy flows or cycling in ecosystems and it is straightforward to compare these flows between different time periods in the same system, or among similarly structured systems (Anon. 1998). Ecopath was initially a deterministic steady-state approach model and it has been further developed since, making it possible to (i) address uncertainty around impact variables for balancing the model and deriving system-level metrics; and (ii) to simulate changes in fishing pattern and intensity through time and space in an ecosystem framework (Christensen *et al.* 2000; Walters *et al.* 1997).

CAPE VERDE, THE INSULAR ECOSYSTEM

The present model describes the coastal areas of the ten islands of Cape Verde Archipelago, about 600 km west off the coast of Senegal. The total area of Cape Verde archipelago is 4 033 km², consisting of a northern ('Barlavento', i.e., windward) group of islands and a southern group ('Sotavento', i.e., leeward). The islands are of volcanic origin, rising from a depth of at least 3 000 m, and the continental shelves, generally narrow and irregular, are limited to a total area of 5 394 km² (Bravo de Laguna 1985). The eastern islands Sal, Boavista, and Maio, form one system with a more extensive continental shelf compared to the other islands. Although the continental shelf area is of limited area, the EEZ of Cape Verde covers an area of about 789 400 km², much of which is not exploited by the national fisheries (Figure 1).

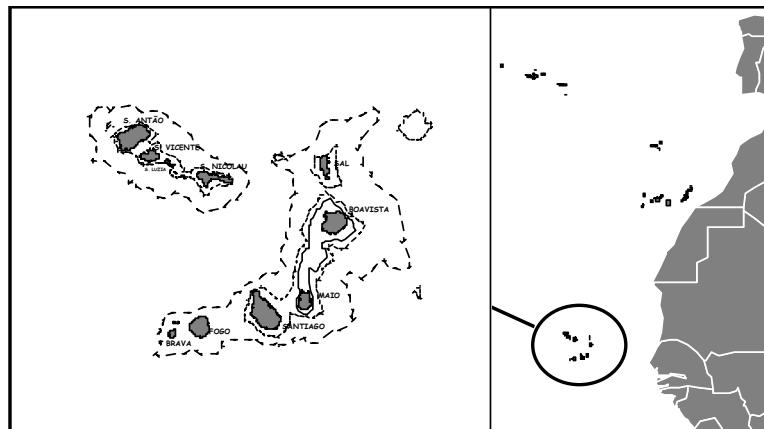


Figure 1. Map of the Cape Verde Archipelago indicating the relatively limited shelf area. Bathymetric lines indicate depths of 200 m, 1 000 m, and 3 000 m, respectively, which is best seen around the Boavista-Maio continental shelf. There is a natural division between the north-western and eastern islands, which are separated by depths of approximately 3 000 m.

The climate of Cape Verde is characterized by warm, relatively even temperatures, ranging from an average of 22°C during the cold season to 27°C during the warm season, and very low though variable precipitations (approx. average: 200 mm·year⁻¹). Winds are predominantly north-easterly, except for the period from December to March, the colder, dry season, where the winds are predominantly easterly (Hanek *et al.* 1984).

The archipelago is situated in the southern part of the Canary Current System. Although, the waters arriving at Cape Verde are generally cold ($\leq 23^{\circ}\text{C}$), they transport nutrients from the upwelling areas in northern Africa, creating favorable conditions for primary production around the islands most affected by this north-eastern current (Almada 1993). During the period from July to November, changes occur in the intensity and position of the St. Helena and Azores anticyclones, resulting in a predominantly southwestern current along the southern islands, thus causing warmer waters to reach these southern islands. These warmer waters ($24^{\circ}\text{--}27^{\circ}\text{C}$) create the necessary conditions for pelagic fish such as tuna (Almada 1993).

Fishery catches are dominated by pelagic and/or migratory species such as tuna and various small carangid species, accounting for approximately 60 to 70% of the landings. However, the total number of species caught and their commercial value is relatively high, as in other tropical areas. Yearly landings indicate an increasing trend from 7 000 to 10 000 t for the period 1986 to 1999 (Figure 2), a result of the increasing industrial catches, in particular. Due to the rising number of fishing vessels, there is a trend of lower catches per effort (Carvalho 1994; Medina and Tavares 1992) and lower biomass estimates for demersal fish stocks, in particular (Marques 1999).

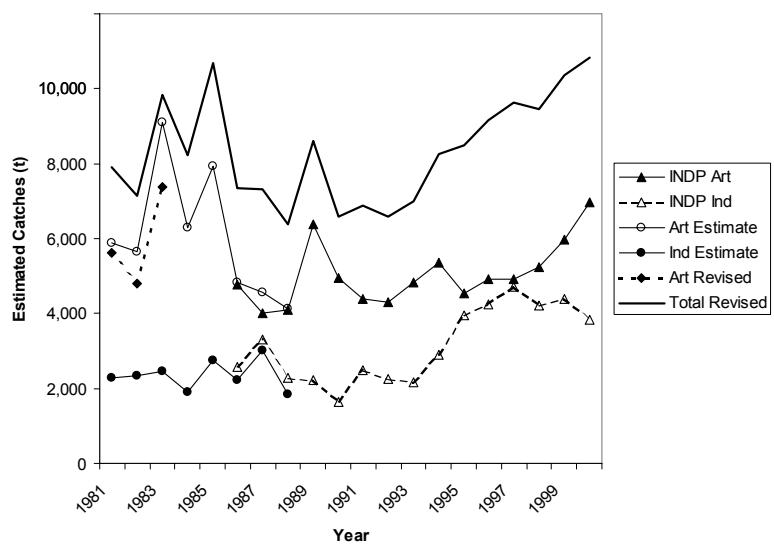


Figure 2. Estimated total catch in Cape Verde as well as catches by the artisanal (Art) and industrial (Ind) fisheries in Cape Verde (INDP 2001), including a revision of statistics for the period 1981 to 1985 (see text for an explanation of the revision process).

Table 1. Some selected surveys undertaken in the Cape Verde Archipelago, including the general objectives and the main source of information.

Research vessel	Survey year	Objective	Reference
<i>Walter Herwig</i>	1964, 1970	Trawl survey	Massuti (1965)
<i>Ernst Haeckel</i>	1976	Trawl survey	Danke and Koch (1987)
<i>Dr. Fridtjof Nansen</i>	1981	Acoustic and trawl survey	Strømme <i>et al.</i> (1981)
<i>Playa de Tamaris</i>	1982	Pelagic longline survey	Torres (1982)
<i>Fengur</i>	1984, 1985	Trawl surveys	Magnússon and Magnússon (1985, 1987a, 1987b)
<i>Fengur</i>	1988	Trawl survey	Palsson (1989)
<i>Islândia</i>	1994	Trawl survey	Monteiro <i>et al.</i> (1994)
<i>Islândia</i>	1995, 1996, 1997	Handline surveys	Oddsson and Monteiro (1996, 1997, 1998, 1999); Oddsson <i>et al.</i> (1995)
<i>Capricórnio</i>	1997	Acoustic survey	Marques <i>et al.</i> (1997)
<i>Arquipélago</i>	2000	Deepwater longline survey	Menezes <i>et al.</i> (2001)

The current state of knowledge on the marine environment in Cape Verde includes numerous studies of a generally descriptive nature, most of which were published in the 'grey' literature and difficult to locate. In relation to fisheries, many studies and characterisations have been undertaken, including single species stock assessments on economically important species such as lobsters and scad mackerel (*Decapterus macarellus*) (e.g. Almada 1997; Carvalho *et al.* 1999).

Generally, data from historical surveys are usually not comparable with recent surveys due to differences in gear and vessel characteristics as well as sampling procedures and intensity. Early surveys undertaken in Cape Verde tended to be exploratory and qualitative in character (Reiner 1996; Vieira 1985), whereas

recent surveys are quantitative, including objectives such as determining the biomass of important fish species. Table 1 gives a list of some recent international surveys undertaken in Cape Verde, the results of which have been essential for the present study.

The present study is part of a continuing collaborative effort between the Fisheries Institutes in Portugal (IPIMAR) and Cape Verde (INDP) in applying an ecosystem approach aiming to gain a better understanding of system dynamics and consider the effect of fishing in the Cape Verde coastal ecosystem. Previous studies undertook the first steps in this direction, but a number of weaknesses were identified and are dealt with in the present study (Coelho and Stobberup 2000; Stobberup and Coelho 2000). Thus, we have revised the model through the reformulation of the ecological groups, making the model much more specific for Cape Verde, and undertaken an in-depth bibliographical search for the corresponding diet information. Another important improvement is the handling of migration in the model, considering that Cape Verde is known to be in the migration route of important species such as tuna (ICCAT 2001).

DATA AND METHODS

The revised Ecopath model concerns the continental shelf system for the period 1981 to 1985. We assume a homogeneous area of 5 394 km², which is the estimated area of the continental shelves around the islands. Also, we do not take into account the oceanic waters between islands, considering them to belong to a different ecosystem. However, we assume interaction between the coastal and oceanic ecosystems, particularly through foraging of oceanic and/or migratory species normally outside the coastal ecosystem.

Ecological groups

Thirty one ecological groups were defined, i.e., small marine mammals, seabirds, turtles, 19 fish groups, 5 benthic invertebrate groups, zooplankton, 2 primary producers and detritus (Table 2). Fish biomass estimates were obtained from reports by Magnússon and Magnússon (1985, 1987a,b) and Strømme et al. (1981) for the more abundant demersal and neritic pelagic fish species, which also provided basic biological information such as sizes and length/weight relationships.

Table 2. Input and estimated parameters of the Cape Verde Ecopath model. Biomass (B), Production/Biomass (P/B), and Consumption/Biomass (Q/B) were estimated based on survey results and empirical equations (see text for details). Trophic level (TL) and values in brackets were estimated by the model.

Group name	TL	B (t·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q (year ⁻¹)
Pelagic sharks	4.6	(0.045)	0.100 ^a	2.668	0.50	(0.037)
Mammals	4.3	(0.034)	0.100 ^b	11.790 ^b	0.50	(0.008)
Billfish	4.2	(0.083)	0.300 ^a	6.400	0.80	(0.047)
Pelagic predators	4.0	(0.335)	(0.997)	9.971	0.80	0.100
Moray eels	4.0	(0.160)	(0.280)	2.800	0.90	0.100
Sea birds	3.8	(0.020)	0.250 ^b	109.500 ^c	0.50	(0.002)
Bathydemersal	3.8	(0.255)	(0.384)	3.844	0.90	0.100
Demersal sharks	3.8	(0.141)	(0.260)	2.600	0.90	0.100
Demersal predators	3.7	0.216	0.719	3.806	(0.93)	(0.189)
Large Tuna	3.6	2.225 ^d	0.900 ^e	11.569	(0.82)	(0.078)
Rays	3.5	(0.019)	(0.423)	4.233	0.90	0.100
Demersal fish	3.5	1.456	(0.562)	5.759	(0.93)	(0.098)
Reef feeders	3.4	(0.396)	(0.584)	5.844	0.90	0.100
Small tuna	3.3	(0.712)	(0.987)	9.872	0.90	0.100
Jacks	3.3	(0.659)	(0.655)	6.550	0.90	0.100
Flatfish	3.3	(0.002)	(0.718)	7.175	0.90	0.100
Other Demersal fish	3.1	1.893	0.727	5.142	(0.89)	(0.141)
Small pelagics	3.0	12.050	(1.137)	11.366	(0.95)	0.100
Flyingfish	3.0	(0.646)	(1.430)	14.300	0.90	0.100
Sparids	2.8	1.841	0.683	16.247	(0.87)	(0.042)
Turtles	2.8	(0.126)	0.150 ^f	3.500 ^f	0.50	(0.043)
Crustaceans	2.8	(13.048)	1.600 ^g	10.000 ^g	0.95	(0.160)
Echinoderms	2.4	(15.042)	1.200 ^g	4.000 ^g	0.95	(0.300)
Molluscs/Worms	2.3	(25.842)	2.500 ^g	7.000 ^g	0.95	(0.357)
Herbivores	2.0	0.968	0.587	15.863	0.81	(0.037)
Heterotrophic benthos	2.0	(12.843)	3.000 ^h	12.500H	0.95	(0.240)
Microfauna	2.0	0.439	100.000 ^g	215.000 ^g	0.95	(0.465)
Zooplankton	2.0	2.848	63.440 ⁱ	280.000 ^g	0.95	(0.227)
Phytoplankton	1.0	2.700 ^j	285.000 ⁱ	-	0.96	-
Benthic autotrophs	1.0	20.464	13.250 ^g	-	0.50	-
Detritus	1.0	300.800 ^k	-	-	0.79	-

^a Kitchell et al. (1999). ^b Assumed value based on model for Canada (Bundy et al. 2000). ^c Based on regression by Nagy (1987). ^d Based on Hallier (1999 see text for further explanation). ^e Based on ICCAT reports (ICCAT 2001, Anon. 1999a, 1999b, 2001) assuming P/B = Z. ^f Polovina (1984). ^g Opitz (1993). ^h Silvestre et al. (1993). ⁱ Based on Braun et al. (1982) for the Canary Islands. ^j Based on information given Longhurst et al. (1995) and Longhurst (1998; see text for further explanation). ^k Based on empirical relationship given in Pauly et al. (1993).

A total of 99 species were included in the model based on criteria such as their relative importance in trawl, handline, and longline surveys as well as in the fisheries (INDP 2001; Menezes *et al.* 2001; Palsson 1989; Oddsson and Monteiro 1995-1998; Oddsson *et al.* 1999). The aggregation into ecological groups was based on characteristics such as diet, habitat, common and maximum length, estimated trophic level and consumption. Table 3 indicates the dominant species in higher trophic level groups (see Table 10 for a complete listing of fish constituent species and some key parameter estimates as well as the corresponding diet references). Quantitative local information on diet composition was available only for *Decapterus macarellus* (Almada 1997).

Table 3. Dominant fish and other vertebrates and their estimated trophic levels (see Table 10 for list of species, estimates of the parameters L_∞ , W_∞ , and Q/B and references used).

Group Name	TL	Dominant taxa
Pelagic sharks	4.6	<i>Carcharhinus</i> sp.; <i>Sphyraena</i> sp.; <i>Galeocerdo cuvier</i>
Mammals	4.3	<i>Tursiops</i> sp.; <i>Stenella</i> sp.; <i>Delphinus</i> sp.
Billfish	4.2	<i>Xiphias gladius</i> ; Istiophoridae
Pelagic predators	4.0	<i>Acanthocybium solandri</i>
Moray eels	4.0	<i>Gymnothorax vicinus</i> , <i>Muraena helena</i>
Sea birds	3.8	(Not well known!)
Bathydemersal	3.8	<i>Beryx</i> spp.; <i>Scorpaena</i> spp.
Demersal sharks	3.8	<i>Mustelus mustelus</i> ; <i>Rhizoprionodon acutus</i>
Demersal predators	3.7	Serranidae
Large tuna	3.6	<i>Thunnus albacares</i> , <i>Katsuwonus pelamis</i>
Rays	3.5	<i>Raja</i> sp.; <i>Dasyatis</i> sp.; <i>Rhinobatos</i> sp.
Demersal fish	3.5	<i>Pomadasys</i> sp.; <i>Priacanthus</i> sp.; <i>Pseudupeneus</i> sp.
Reef feeders	3.4	<i>Myripristis</i> sp.; <i>Sargocentron</i> ; <i>Bodianus</i> sp.
Small tuna	3.3	<i>Euthynnus alletteratus</i>
Jacks	3.3	<i>Caranx</i> sp.; <i>Seriola</i> sp.; <i>Selene</i> sp.
Flatfish	3.3	<i>Bothus</i> sp.; <i>Dicloglossa</i> sp.
Other demersal fish	3.1	<i>Antigonia capros</i> ; <i>Dactylopterus volitans</i>
Small pelagics	3.0	<i>Decapterus macarellus</i> ; <i>Selar crumenophthalmus</i>
Flyingfish	3.0	<i>Fodiator acutus</i>
Sparids	2.8	<i>Lithognathus mormyrus</i> , <i>Diplodus</i> spp.
Turtles	2.8	<i>Caretta caretta</i>
Herbivores	2.0	<i>Acanthurus</i> sp.; <i>Scarus</i> sp.; <i>Sparisoma</i> sp.

For non-fish groups, local information is very limited and mostly of a qualitative nature. To tackle this, we assumed that the ecosystem characteristics in Cape Verde are similar to other tropical areas in terms of trophic functioning and community structure. From Opitz (1993), we adopted the definition of benthic invertebrate functional groups such as crustaceans, echinoderms, mollusc/worms, heterotrophic benthos, and microfauna. This was also the source of parameter estimates for benthic invertebrates as well as their corresponding diets (Tables 2 and 7).

Numerous bird studies have been undertaken in the Cape Verde Islands, but these have been generally descriptive (e.g., Le Grand 1986), making it difficult to assess their role in quantitative terms. We therefore assume a similar production as given in Bundy *et al.* (2000) and use an empirical equation to estimate consumption (Nagy 1987).

In the case of marine mammals, the study by Reiner *et al.* (1996) gives a good review of the dominant dolphin species. However, in the lack of quantitative information, we assume similar production and consumption estimates as given in Bundy *et al.* (2000). Pauly *et al.* (1998a) was a valuable source of information on diet for the group, whose diet composition was calculated as the simple average for the four dominant dolphin species (*Stenella frontalis*, *Stenella longirostris*, *Tursiops truncates*, and *Delphinus delphis*). For other non-fish groups, Table 2 indicates the sources of parameter estimates.

MIGRATION

Considering that there is strong oceanic influence on the Cape Verde coastal ecosystem, where migratory species such as tuna constitute a major resource, migrations could not be ignored. We followed the recommendation of Christensen *et al.* (2000), by treating the migratory groups as part of the system, but assuming that they obtain part of their food from outside the system. This was specified as an 'import' of food in the diet matrix (Table 4), which was estimated by assuming the proportion of oceanic species in the diet as import.

REVISION OF FISHERIES STATISTICS

Fisheries statistics are available for the period from 1981 to 2000 in Cape Verde (INDP 2001), but the time series spanning the years 1981 to 1985 is not considered reliable (Figure 2). This was the period of implementation of the statistical collection system and the high estimates given appear to have been a result of errors in extrapolation. These errors are apparent when considering catches by island. In order to correct for this, the strategy adopted was to adjust the total catches by island and applying the species composition data available for 1981 to 1985. This revision was based on several references, the result of which is presented in Table 5 (Carvalho 1994; Hanek et al. 1984; Medina and Tavares 1992; Tavares 1989).

Table 4. Matrix of proportions by prey item with predators on horizontal axis and prey items on vertical axis. Import values indicate proportion of diet from foraging outside the system. Groups 1-10.

Prey	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 Sea birds	—	—	—	—	—	—	—	—	0.013	—
2 Mammals	—	—	—	—	—	—	—	—	0.006	—
3 Billfish	—	—	—	—	—	—	—	—	0.150	—
4 Large tuna	0.006	0.100	0.150	0.004	0.170	—	—	—	—	—
5 Pelagic predators	0.003	0.070	0.063	—	—	—	—	—	0.010	—
6 Small tuna	0.030	0.062	0.100	0.013	0.040	—	—	—	0.010	—
7 Jacks	0.010	0.060	—	0.005	0.029	0.010	—	—	0.060	—
8 Moray eels	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 Pelagic sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	0.010	—
10 Bathydemersal	—	—	—	—	—	—	—	0.100	—	—
11 Demersal sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	0.258	—
12 Demersal predators	0.005	0.010	—	—	—	—	—	0.042	0.040	—
13 Rays	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14 Other demersal fish	—	—	—	0.010	0.040	—	—	0.131	—	0.215
15 Demersal fish	0.010	0.060	—	0.010	0.020	—	—	0.132	0.020	0.140
16 Flatfish	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17 Small pelagics	0.375	0.263	0.247	0.310	0.360	0.176	0.203	—	0.002	—
18 Reef feeders	—	—	—	—	—	—	0.010	0.050	—	0.012
19 Sparids	0.065	0.002	—	0.016	0.031	—	0.020	0.069	—	—
20 Flyingfish	0.010	0.011	0.050	0.005	0.020	0.082	—	—	—	—
21 Herbivores	0.005	0.002	—	—	—	—	—	0.100	—	—
22 Turtles	—	—	—	—	—	—	—	—	0.037	—
23 Crustaceans	—	—	—	0.065	—	0.027	0.025	0.250	0.041	0.443
24 Echinoderms	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.001
25 Molluscs/Worms	—	—	—	0.042	—	0.038	0.155	0.125	0.001	0.016
26 Heterotrophic benthos	—	—	—	0.010	—	0.100	0.011	—	0.001	0.038
27 Microfauna	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28 Zooplankton	0.141	—	0.050	0.180	0.140	0.447	0.550	—	0.042	0.135
29 Phytoplankton	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 Benthic autotrophs	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31 Detritus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Import	0.340	0.360	0.340	0.330	0.150	0.120	0.026	—	0.246	—

PARAMETER ESTIMATION

Local information is generally lacking for even basic growth parameters, not to mention production and consumption estimates. However, Magnússon and Magnússon (1987b) provided a valuable source of information on length-weight relationships for the more abundant fish species. FishBase 2000 (Froese and Pauly 2000) was used as the source of basic information for fish species such as L_∞ , W_∞ , and diet, which were all used, when not available from local studies (Table 10).

Fish Consumption/Biomass Ratios (Q/B) were estimated using the empirical equation of Palomares and Pauly (1998):

$$\log Q/B = 7.964 - 0.204 \log W_\infty - 1.965 T + 0.083 A + 0.532 h + 0.398 d \quad ...1)$$

where W_∞ (or asymptotic weight) is the mean weight that the individuals of a population would reach if it were to grow indefinitely, T is the mean environmental temperature expressed as $1\ 000 / ({}^\circ\text{C} + 273.15)$; A is the aspect ratio of the caudal fin, indicative of metabolic activity and expressed as the ratio of the square of the height of the caudal fin and its surface area; 'h' and 'd' are dummy variables, indicating herbivores ($h=1$, $d=0$), detritivores ($h=0$, $d=1$) and carnivores ($h=0$, $d=0$).

Table 4. Continued: groups 11-20.

Table 4. Continued: groups 21-28.

In the case of demersal fish, which are relatively well-sampled by trawl gears, the Production/Biomass Ratio (P/B) was estimated by assuming $P/B = Z$ and $Z = M + F$, which apply under the steady-state conditions (Allen 1971) assumed for the construction of this model. Estimates of the von Bertalanffy growth parameter were (K) were often lacking, making it difficult to apply the well-known empirical equation of Pauly (1980). Instead, we used the empirical equation proposed by Froese and Binohlan (2000) to estimate natural mortality (M):

$$M = 10(0.566 - 0.718 \cdot \log(L_\infty) + 0.02 \cdot T) \dots 2)$$

F was estimated from $F = Y/B$, also under a steady-state assumption, when fish biomass estimates and catches (Y) were available.

An average temperature of 25°C for pelagic, 20°C for demersal, and 15°C for bathydemersal species was used in the estimation of M and Q/B , based on CTD data from the acoustic survey by R/V *Capricórnio* in 1997 (Marques *et al.* 1997).

Considering the relative dominance of specific fish species in each group, the parameters Q/B and M as well as diet composition were estimated as weighted averages based on biomass estimates for the demersal fish groups, in particular. In the case of migratory/pelagic species, catch was used as a relative indicator of species abundance in each group and weighted accordingly. For other groups, a simple average was calculated as the relative abundance of the constituent species is poorly known (Table 6).

As can be seen in Table 2, we did not attempt to estimate P/B and B except for the well sampled demersal fish groups. Instead, we allowed the model to estimate these values, taking into account predation and fishing mortality as well as other mortality. The procedure used was to assume a production/consumption (P/Q) ratio of 0.1 and fix an ecotrophic efficiency (EE), varying from 0.5 for top predators (and benthic algae), 0.8 for highly migratory groups, and 0.9 for other groups, which were considered reasonable values in light of other studies (e.g. Kitchell *et al.* 1999; Christensen and Pauly 1993; Polovina 1984).

RESULTS AND DISCUSSION

The period selected here, 1981 to 1985, corresponds to the initial phase of a rapidly developing fishery. This period was characterized by a predominantly artisanal fisheries and low levels of motorization. The demersal fish stocks were then considered to be largely unexploited (Magnússon and Magnússon 1985, 1987a). It was also during this period that a statistical collection system was established (Shimura 1980) and the first systematic surveys were undertaken, providing estimates of fisheries catches and biomass for different fish stocks. Thus, the present study may serve as the starting point for a simulation of ecosystem dynamics from the period 1981 to the present.

Considering the location of the Cape Verde Archipelago, it is evident that the coastal areas are under a strong oceanic influence. The presence of many oceanic species is an example of this (Reiner 1996) as well as the fact that Cape Verde is in the migratory route of several tuna species (ICCAT 2001). Migratory

Table 5. Estimated fisheries catch ($t \cdot km^{-2}$) by group and fishing fleet (Artisanal Lines - handlines; Artisanal nets – seines, gillnets; Industrial – pole and line, seines). Shading indicates increased value to accommodate unidentified catches. No discards are assumed for the period 1981 to 1985.

Group Name	Model definition of fishing fleets			
	Art Lines	Art Nets	Industrial	Total
Pelagic sharks	0.000		0.001	0.001
Mammals	0.000		0.001	0.001
Billfish	0.001		0.001	0.002
Pelagic predators	0.195		0.002	0.197
Moray eels	0.008		0.003	0.011
Sea birds	0.001		0.000	0.001
Bathydemersal	0.010		0.001	0.011
Demersal sharks	0.001		0.001	0.002
Demersal predators	0.067		0.020	0.087
Large tuna	0.396	0.002	0.434	0.832
Rays	0.000		0.000	0.000
Demersal fish	0.011	0.006	0.010	0.027
Reef feeders	0.005		0.001	0.006
Small tuna	0.002	0.005	0.010	0.017
Jacks	0.022	0.008	0.004	0.034
Flatfish	0.001		0.000	0.001
Other demersal fish	0.005		0.001	0.006
Small pelagics	0.053	0.308	0.064	0.425
Flyingfish	0.005		0.001	0.006
Sparids	0.012	0.001	0.004	0.017
Turtles	0.004		0.001	0.005
Crustaceans	0.001		0.006	0.007
Molluscs/Worms	0.000	0.005	0.000	0.005
Herbivores	0.005		0.002	0.007
Heterotrophic benthos	0.005		0.000	0.005
Sum	0.810	0.335	0.568	1.713

species such as yellowfin and skipjack tuna (called 'large tuna' in the model) constitute a major resource for the fisheries in Cape Verde, making it extremely important to deal with this issue in the model. We followed the recommendation of Christensen *et al.* (2000) to treat the migratory groups as a part of the system which obtain some of their food outside the system (and/or during the time they spend outside the system). The other option given is to estimate dispersal rates (immigration/emigration) which has not been studied in Cape Verde. Another problem related to the incorporation of dispersal rates in the model is that Ecopath will deal with flows as 'density independent,' a constant proportion of immigration/emigration irrespective of the biomass, which is not realistic (Christensen *et al.* 2000). Thus, we delimit the model to the coastal ecosystem, considering the distinction between oceanic and insular ecosystems, but incorporating interaction through the import term specified in the diet matrix for migratory and/or oceanic species.

Table 2 presents some of the basic input parameters of the model as well as the values estimated by the model. Biomass estimates were available only for demersal fish groups, small pelagics, and large tuna, i.e., the dominant groups in terms of biomass, catches, and trophic interactions. This is important as it serves to limit the biomass estimates in general, based on the underlying diet matrix and the fisheries catches.

It would have been desirable to split the large tuna group into yellowfin and skipjack tuna, i.e., target species of local fisheries. However, available data on potential catches and annual production are presented only as global estimates for tuna (Hallier 1999; Diouf 1992). A tuna biomass estimate of 2.225 t·km⁻² was used in the model, considering a coastal production estimate of 1 200 t·year⁻¹ per 1° square (Hallier 1999) and a fishing mortality of 0.37 year⁻¹ (Anon. 1999a, 1999b, 2001). There is considerable uncertainty attached to this tuna biomass estimate, but it is crucial to limit this parameter as tuna are very dominant in the system.

Another dominant group is the small pelagics group composed primarily of scad mackerel (*Decapterus macarellus*). The available biomass estimate of 65 000 t (12.0 t·km⁻²) in the coastal waters of Cape Verde, which is rather high and does not distinguish quantitatively between the different species of small pelagics (Strømme *et al.* 1981). Scad mackerel should form its own distinct group in the model, considering their diet, importance in the pelagic food web, and their economic importance, but this was not possible with the information at hand.

For the benthic invertebrate groups, Q/B and P/B parameter estimates were adapted from Opitz (1993) and the resulting biomass estimates should be considered as what is necessary to sustain the system without putting much emphasis on specific groups. A comparison of total biomass for these groups (67.2 t·km⁻²) is similar to the aggregate group 'heterotrophic benthos' (77 t·km⁻²) in Polovina (1984), but much lower than the 1 200 t·km⁻² (sessile animals such as corals not included) reported in Opitz (1993). More temperate Atlantic islands, e.g., Faeroe Islands (Zeller and Freire 2001), the Azores (Guénette and Morato 2001) and Iceland (Mendy and Buchary 2001) have total biomass estimates of 10-40 t·km⁻² for benthos

Table 6. Estimated fisheries catch (t·km⁻²) by group and fishing fleet (Artisanal Lines - handlines; Artisanal nets – seines, gillnets; Industrial – pole and line, seines). Shading indicates increased value to accommodate for unidentified catches. No discards are assumed for the period 1981 to 1985.

Group Name	Model definition of fishing fleets			
	Art Lines	Art Nets	Industrial	Total
Pelagic sharks	0.000		0.001	0.001
Mammals	0.000		0.001	0.001
Billfish	0.001		0.001	0.002
Pelagic predators	0.195		0.002	0.197
Moray eels	0.008		0.003	0.011
Sea birds	0.001		0.000	0.001
Bathydemersal	0.010		0.001	0.011
Demersal sharks	0.001		0.001	0.002
Demersal predators	0.067		0.020	0.087
Large tuna	0.396	0.002	0.434	0.832
Rays	0.000		0.000	0.000
Demersal fish	0.011	0.006	0.010	0.027
Reef feeders	0.005		0.001	0.006
Small tuna	0.002	0.005	0.010	0.017
Jacks	0.022	0.008	0.004	0.034
Flatfish	0.001		0.000	0.001
Other demersal fish	0.005		0.001	0.006
Small pelagics	0.053	0.308	0.064	0.425
Flyingfish	0.005		0.001	0.006
Sparids	0.012	0.001	0.004	0.017
Turtles	0.004		0.001	0.005
Crustaceans	0.001		0.006	0.007
Molluscs/Worms	0.000	0.005	0.000	0.005
Herbivores	0.005		0.002	0.007
Heterotrophic benthos	0.005		0.000	0.005
Sum	0.810	0.335	0.568	1.713

groups. As there is a considerable source of variation on biomass estimates and diet composition of fish that prey on benthos groups, the results seem reasonable for a tropical setting. However, there appears to be an error in Opitz (1993), possibly in relation to the unit used.

Diet compositions expressed as prey/predator ratios are presented in Table 4. For fish groups, diet compositions were estimated from information available in the literature, by species, and preferably for similarly tropical areas (Table 10). Data obtained from the literature were standardized into major groups (e.g. fish, zooplankton, phytoplankton, polychaetes, etc.) and resulted in a base matrix of major food items. This matrix of lower trophic level groups was practically ready for use in the model as its definition of ecosystem components at this level was similar. For the rest of the components, educated guesses of the proportion of a specific group preyed upon by other groups had to be applied as it was not possible to provide better estimates in the absence of local studies on food composition.

One way of determining whether the specified diet composition is reasonable is to analyze the resulting mortalities by predation and fishing. Table 7 gives the resulting mortalities, given the specified diet composition.

These predation mortalities appear reasonable, but it must be pointed out that this is an end result, after a number of modifications in the diet matrix. As mentioned before, the proportion of fish in the diet of several groups had to be split up among the various fish groups defined in the model. Table 8 gives total mortality by predation and fishing and one aspect that stands out very clearly is the relatively light effect of fishing on the system as seen in the low values of fishing mortality. The only exceptions are the fishing mortality values for groups such as pelagic predators and demersal predators, as well as tuna to some extent. This is especially evident in the case of small pelagics where fishing pressure is so low that it can almost be disregarded.

A revision of the fisheries statistics was undertaken for the period 1981 to 1985 specified for the model. This resulted in lower total catches for the initial years, but this adjustment had little impact on the estimation of fishing mortalities. It is also evident that an extrapolation error occurred in the processing of fisheries statistics in these years and further revision may yield even lower catch estimates (Stobberup *et al.* in prep.).

In the interest of placing a limit on the primary productivity in the waters of the Cape Verde Archipelago, an attempt was made to estimate production and biomass. Various references indicate that primary production ranges from 150–500 mgC·m⁻²·day⁻¹ (Diouf 1992 as cited in Carvalho 1994), which is in good agreement with the estimate of 350 mgC·m⁻²·day⁻¹ for the Canary Islands (Braun *et al.* 1982). However, satellite images indicate higher values, an estimated average of 940 mgC·m⁻²·day⁻¹ (Villy Christensen, *Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC, pers. comm.). The estimate based on satellite data was considered more reliable and in agreement with the fact that Cape Verde is situated in the transition between the Eastern Canary Coastal Province and North Atlantic Tropical Gyral Province with production estimates, approximately 2 000 mgC·m⁻²·day⁻¹ and 290 mgC·m⁻²·day⁻¹, respectively (Longhurst *et al.* 1995). In relation to biomass, the profiles given by province in Longhurst (1998) indicate that biomass may range from 240–2 700 mgC·m⁻² for the two provinces, respectively. Based on the IPIMAR survey in July 1997 (Marques *et al.* 1997), an integration of chlorophyll a profile concentrations yielded a biomass estimate of 859 mgC·m⁻², which is lower than 1 200 mgC·m⁻² estimated for the Canary Islands (Braun *et al.* 1982) and much lower than for other islands (Guénette and Morato 2001; Mendy and Buachary 2001; Zeller and Freire 2001; Opitz 1993; Polovina 1984). Thus, we decided to use the upper limit of 2 700 mgC·m⁻² given by Longhurst as the phytoplankton biomass estimate, resulting in a P/B ratio of 285 year⁻¹.

Mixed trophic impact analysis, as defined by Christensen *et al.* (2000), was undertaken in order to determine the direct and indirect effects of a change in biomass of one group on the other groups of the

Table 7. Weighing procedure adopted for estimating Consumption/Biomass (Q/B) ratios, natural mortality (M) and diet composition. 'None' indicates that the estimate is based on a simple average by ecological group.

Groups	Q/B and M	Diet
Billfish	none	none
Large tuna	by catch	by catch
Pelagic predators	by catch	by catch
Small tuna	by catch	by catch
Jacks	by catch	by catch
Moray eels	by catch	none
Pelagic sharks	none	none
Bathydemersal	none	none
Demersal sharks	none	by biomass
Demersal predators	by catch	by biomass
Rays	none	none
Other demersal fish	by biomass	by biomass
Demersal fish	by biomass	by biomass
Flatfish	none	none
Small pelagics	by catch	by catch
Reef feeders	by catch	none
Sparids	by biomass	by biomass
Flyingfish	none	none
Herbivores	by biomass	by biomass

system (Figure 3). The resulting pattern reinforces many of the points already discussed. Industrial and artisanal net fishing generally had a very small effect on the different groups, which is in agreement with the artisanal nature (mostly handlines) of the fisheries in the early 1980s. Artisanal handline fishing had negative effects on target species such as pelagic and demersal predators. On the other hand, the artisanal handline fishing effects on seabirds and flatfish are uncertain as these catches were assumed (by-catch and unreported catches). The positive effect of small pelagics on the top pelagic predators as well as in the industrial and artisanal net fisheries further reinforces the importance of scad mackerel (*D. macarellus*) in the pelagic food web and the fisheries. Large tuna generally had a negative effect on their prey, illustrating their importance as the dominant predators. However, the negative effect of large tuna on artisanal net fishing is the result of tuna preying on small pelagics that are targeted by the net fishery. Pelagic sharks had a negative effect on other large predators, which resulted in positive effects on moray eels and rays by feeding on their predator, small sharks.

Table 8. Predation mortalities for the higher trophic levels of the model, given the specified diet composition. Predators are arranged along the horizontal axis and prey items down the vertical axis. Groups 1-10.

	Prey	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Sea birds	–	–	–	–	–	–	–	–	0.076	–
2	Mammals	–	–	–	–	–	–	–	–	0.021	–
3	Billfish	–	–	–	–	–	–	–	–	0.216	–
4	Large tuna	0.006	0.018	0.036	0.046	0.255	–	–	–	0.003	–
5	Pelagic predators	0.020	0.085	0.100	–	–	–	–	–	0.004	–
6	Small tuna	0.095	0.035	0.075	0.470	0.188	–	–	–	0.002	–
7	Jacks	0.034	0.037	–	0.196	0.147	0.107	–	–	0.011	–
8	Moray eels	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
9	Pelagic sharks	–	–	–	–	–	–	–	–	0.028	–
10	Bathydemersal	–	–	–	–	–	–	–	0.176	–	–
11	Demersal sharks	–	–	–	–	–	–	–	–	0.220	–
12	Demersal predators	0.052	0.019	–	–	–	–	–	0.088	0.022	–
13	Rays	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
14	Other demersal fish	–	–	–	0.136	0.071	–	–	0.031	–	0.111
15	Demersal fish	0.015	0.017	–	0.177	0.046	–	–	0.041	0.002	0.094
16	Flatfish	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
17	Small pelagics	0.070	0.009	0.011	0.662	0.100	0.103	0.073	–	0.000	–
18	Reef feeders	–	–	–	–	–	–	0.109	0.057	–	0.030
19	Sparids	0.079	0.000	–	0.224	0.056	–	0.047	0.017	–	–

Table 8. Continued: groups 11-15.

	Prey	11	12	13	15
1	Sea birds	–	–	–	–
2	Mammals	–	–	–	–
3	Billfish	–	–	–	–
4	Large tuna	–	–	–	–
5	Pelagic predators	–	–	–	–
6	Small tuna	–	–	–	–
7	Jacks	–	0.006	–	–
8	Moray eels	0.183	–	–	–
9	Pelagic sharks	–	–	–	–
10	Bathydemersal	0.043	0.084	–	–
11	Demersal sharks	–	–	–	–
12	Demersal predators	0.085	–	–	–
13	Rays	0.381	–	–	–
14	Other demersal fish	0.010	0.061	0.003	0.222
15	Demersal fish	0.013	0.096	0.003	–
16	Flatfish	0.163	–	0.036	–
17	Small pelagics	–	–	–	0.021
18	Reef feeders	0.009	0.104	–	0.127
19	Sparids	0.002	0.078	–	0.032

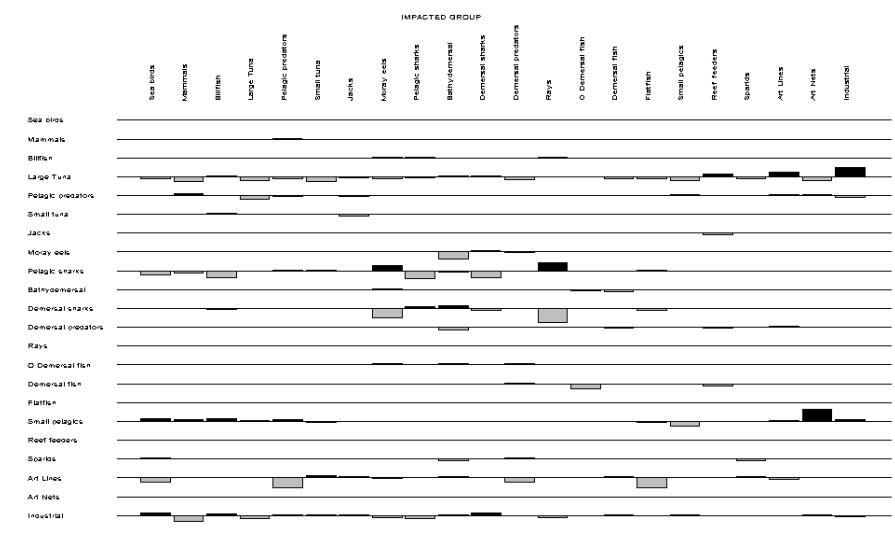


Figure 3. Mixed trophic impacts of model groups in the Cape Verde coastal ecosystem for the period 1981 to 1985. The bars indicate relative net impact (negative/positive). Impacted groups are arranged along the horizontal axis and impacting groups down the vertical axis. Groups at lower trophic levels have been omitted in order to simplify the figure (see text on these groups).

groups had a positive effect on their predators as expected, but the relationship between these groups was complicated by what appeared to be several trophic loops amongst the benthos groups.

Cape Verde can be considered similar to other tropical areas in terms of trophic functioning and community structure. Demersal and reef fish fauna in Cape Verde were found to be similar to other tropical areas, but there appear to be some essential differences in that corals and seaweed are of minor importance and that benthic primary productivity depends mainly on calcareous algae (van der Land 1993). The similarities observed in terms of dominant species in Cape Verde, Jamaica (Munro 1983), and the Virgin Islands (Opitz 1993), at the genus or even species level, supports the use of parameters estimated for other tropical areas when local information is lacking. However, we must stress that the resulting model is specific for Cape Verde, for higher trophic levels in particular, which were based on

Groups such as seabirds, small mammals, and rays had little effect on the system, very much a result of their small biomasses. On the other hand, the small effects of jacks and small tuna, which are important groups in the system, appear to be related to their feeding at lower trophic levels. Lower trophic level groups were not included in Figure 3 in order to simplify the graph, but also because their effects on higher trophic levels were obvious. Phytoplankton had positive effects on zooplankton, which in turn resulted in positive effects on small pelagics and all their predators. The benthic invertebrate

Table 9. Estimated fisheries catch ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$) by group of the Cape Verde coastal ecosystem for the period 1981 to 1985. No discards are assumed for this period from 1981 to 1985. (·) Indicates assumed catches.

Group Name	Industrial	Artisanal Line	Artisanal Nets	Total
Small mammals	·0.001	—	—	—
Sea turtles	—	0.004	—	0.004
<i>Thunnus obesus</i>	—	0.020	—	0.020
<i>Acanthocybium solandri</i>	0.005	0.095	—	0.100
<i>Thunnus albacares</i>	0.150	0.518	—	0.668
<i>Katsuwonus pelamis</i>	0.158	0.011	—	0.169
Small tuna	0.001	0.003	0.018	0.022
<i>Decapterus macarellus</i>	0.092	0.067	0.098	0.257
Small schooling	0.036	0.073	0.040	0.149
Squid	—	—	—	—
Deep zooplankton feeders	0.009	0.024	0.013	0.046
Intermediate predators	0.006	0.107	0.002	0.115
Pelagic sharks	—	·0.001	—	—
Benthic feeders	0.049	0.064	0.009	0.122
Demersal sharks	0.001	—	—	0.001
Herbivorous fish	0.001	0.005	—	0.006
Sea birds	—	—	—	—
Heterotrophic benthos	—	—	—	—
Large crustaceans	—	0.004	—	0.004
Sum	0.508	0.995	0.180	1.683

survey information and the reliable fisheries statistics collection system.

The biomass estimates of the model, as well as the biomass estimates based on survey results, indicate that previous assessments on potential yield (Aubray 1977; Diouf 1992; Moal 1977), which range from 25 000

to 56 000 t, appear to be overly optimistic, especially for demersal species. Total catches shows an increasing trend over the period from 1981 to 2000 with the introduction of more efficient vessels (industrial fleet) and increasing motorization of artisanal vessels, but total catches remains around 10 000 t. These assessments were based on production estimates from other areas, such as Senegal, and adjusted to consider the likely lower productivity in the Cape Verde Archipelago.

Table 10. List of fish species by ecological group defined in the Ecopath model for Cape Verde. Includes estimates of trophic level (TL), L_∞ , W_∞ , Q/B, and the diet references used, as explained in the text. An empty cell indicates that no information was available. Diet references with an asterisk indicate that information referring to a different species, but the same Genus, was used.

Groups	Family	Species	TL	Linf	Winf	Q/B	
Bathydemersal	Berycidae	Beryx decadactylus	4.2	103	15143	2.500	Morato et al. 1998
							Dubochkin and Kotlyar 1989; Morato et al. 1998
Bathydemersal	Berycidae	Beryx splendens	4.2	69	7522	2.900	
Bathydemersal	Polymixiidae	Polymixia nobilis		50	1243	4.200	
Bathydemersal	Scorpaenidae	Neomerinthe folgori		42	725	4.700	
Bathydemersal	Scorpaenidae	Pontinus kuhlii	4.1	54	1575	4.000	
Bathydemersal	Scorpaenidae	Scorpaena scrofa	4.3	52	2303	3.700	Bradaï and Bouain 1990; Harmelin-Vivien et al. 1989
Bathydemersal	Scorpaenidae	Scorpaena sp.	3.9	52	2303	3.700	Randall 1967*
Bathydemersal	Sebastidae	Helicolenus dactylopterus					
Bathydemersal	Trachichthyidae	dactylopterus	4.4	42	1128	5.600	Meyer and Smale 1991; Rountree 1999
Bathydemersal		Gephyroberyx darwini	3.8	62	4235	3.300	
Billfish	Xiphiidae	Xiphias gladius	4.6	213	130000	6.400	
Demersal fish	Balistidae	Balistes carolinensis	3.5	60	4174	4.800	
Demersal fish	Haemulidae	Parapristipoma humile		39	901	7.200	
Demersal fish	Haemulidae	Pomadasys incisus	3.5	52	1716	5.900	Andriamirado and Caverivière 1989
Demersal fish	Mullidae	Pseudupeneus prayensis	3.5	57	3370	5.100	Randall 1967*
Demersal fish	Polynemidae	Galeoides decadactylus	3.6	48	1938	6.200	Andriamirado and Caverivière 1989
Demersal fish	Priacanthidae	Priacanthus arenatus	3.7	42	999	6.500	Randall 1967; Rountree 1999
Demersal fish	Sparidae	Dentex macrophthalmus	3.4	59	4248	5.100	Domanevskaya and Patokina 1984
Demersal fish	Sparidae	Pagellus acarne	3.3	30	581	6.900	Domanevskaya and Patokina 1984; Morato et al. 1998
Demersal fish	Sparidae	Pagellus bellottii bellottii	3.6	40	851	6.400	Andriamirado and Caverivière 1989
Demersal fish	Sparidae	Pagrus pagrus	3.9	65	5420	4.400	Papaconstantinou and Caragitsou 1989
Demersal predators	Congridae	Paraconger notialis		65	2746	3.600	
Demersal predators	Fistulariidae	Fistularia petimba	3.7	203	7309	3.800	Rountree 1999
Demersal predators	Lethrinidae	Lethrinus atlanticus	3.5	52	2292	5.100	
Demersal predators	Lutjanidae	Apsilus fuscus	4.2	64	3869	8.600	
Demersal predators	Lutjanidae	Lutjanus agassizii		78	8737	4.200	Randall 1967*
Demersal predators	Lutjanidae	Lutjanus fulgens	4	62	6643	4.100	Randall 1967*
Demersal predators	Serranidae	Cephalopholis taeniops	4	72	6524	3.600	Randall 1967*
Demersal predators	Serranidae	Epinephelus goreensis		143	48000	5.500	
Demersal predators	Serranidae	Epinephelus marginatus	3.9	114	30000	2.700	Derbal and Kara 1996
Demersal predators	Serranidae	Mycteroperca fusca	4.5	103	10864	3.700	Randall 1967*
Demersal predators	Serranidae	Serranus atricauda		37	490	7.100	Morato et al. 2000
Demersal predators	Serranidae	Serranus cabrilla	4.3	42	550	6.900	Labropoulou and Eleftheriou 1997
Demersal predators	Sparidae	Virididentex acromegalus		54	3055	5.500	
Demersal sharks	Carcharhinidae	Rhizoprionodon acutus	4.1	178	45000	2.800	Cortés 1999; Salini et al. 1994
Demersal sharks	Centrophoridae	Centrophorus granulosus	4.1	163	43547	2.800	Cortés 1999
Demersal sharks	Centrophoridae	Centrophorus uyato	4.5	113	14429	3.500	
Demersal sharks	Ginglymostomatidae	Ginglymostoma cirratum	3.8	432	594000	1.400	Cortés 1999
Demersal sharks	Triakidae	Mustelus mustelus	3.8	203	84150	2.500	Andriamirado and Caverivière 1989; Cortés 1999; Smale and Compagno 1997
Flatfish	Bothidae	Bothus podas	3.4	47	1151	5.600	Schirntz et al. 1994
Flatfish	Citharidae	Citharus linguatula	4	26	177	8.200	Belghiyti et al. 1993
Flatfish	Paralichthyidae	Syacium micrurum	3.3	42	725	6.100	Longhurst 1960
Flatfish	Soleidae	Dicologlossa cuneata	3.3	25	123	8.800	Claude 1979
Flyingfish	Exocoetidae	Fodiator acutus	2.9	16	40	14.300	
Herbivores	Acanthuridae	Acanthurus monroviae	2.4	47	2744	15.900	Randall 1967*
Herbivores	Monacanthidae	Aluterus schoepfii	2	63	1742	17.400	Randall 1967
Herbivores	Pomacentridae	Abudefduf saxatilis		24	316	20.500	Randall 1967
Herbivores	Pomacentridae	Chromis sp.		13	21	16.200	Randall 1967*
Herbivores	Scaridae	Scarus hoeftleri		62	2406	16.300	Randall 1967*
Herbivores	Scaridae	Sparus rubripinne	2	51	2498	15.300	Randall 1967

Table 10. continued.

Jacks	Carangidae	<i>Alectis ciliaris</i>	4.2	153	90000	3.300	Andriamirado and Caverivière 1989 Randall 1967; Rountree 1999; Sierra et al. 1994
Jacks	Carangidae	<i>Caranx cryos</i>	4.4	72	6414	9.800	
Jacks	Carangidae	<i>Caranx lugubris</i>	4.5	98	18636	7.900	Randall 1967
Jacks	Carangidae	<i>Lichia amia</i>	4.5	203	93000	5.700	Bennett 1989
Jacks	Carangidae	<i>Selene dorsalis</i>	4	39	823	11.700	
Jacks	Carangidae	<i>Seriola carpenteri</i>	4.5	57	1862	8.600	
Jacks	Carangidae	<i>Seriola dumerili</i>	4.5	158	57000	4.300	Randall 1967; Rountree 1999; Sierra et al. 1994
Jacks	Phycidae	<i>Phycis phycis</i>	4.1	65	2784	4.700	Morato et al. 1998; Papaconstantinou and Caragitsou 1989
Jacks	Sphyraenidae	<i>Sphyraena guachancho</i>	3.9	203	65000	3.500	Sierra et al. 1994
Large tuna	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis</i>	4.4	79	10468	12.500	Roger 1994; Sierra et al. 1994
Large tuna	Scombridae	<i>Thunnus albacares</i>	4.5	207	267000	11.640	Fonteneau and Marcille 1993; Maldeniya 1996; Roger 1994
Large tuna	Scombridae	<i>Thunnus obesus</i>	4.5	236	284000	5.900	Fonteneau and Marcille 1993; Fuentes et al. 1988
Moray eels	Muraenidae	<i>Gymnothorax polygonius</i>		72	1410	5.300	
Moray eels	Muraenidae	<i>Gymnothorax vicinus</i>	4.3	125	6885	3.900	Randall 1967
Moray eels	Muraenidae	<i>Muraena helena</i>	4.2	153	36027	2.800	
O Demersal fish	Caproidae	<i>Antigonia capros</i>	3.6	32	1285	5.300	Rountree 1999
O Demersal fish	Dactylopteridae	<i>Dactylopterus volitans</i>	3.6	93	10674	3.700	Randall 1967
Pelagic predators	Coryphaenidae	<i>Coryphaena hippurus</i>	4.4	234	215000	8.480	Palko et al. 1982
Pelagic predators	Scombridae	<i>Acanthocybium solandri</i>	4.5	158	26168	10.100	Manooch III and Hogarth 1981
Pelagic sharks	Alopiidae	<i>Alopias superciliosus</i>	4.2	472	1767000	1.300	Cortés 1999
Pelagic sharks	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus brevipinna</i>					
Pelagic sharks	Carcharhinidae		4.2	253	122000	2.300	Cortés 1999
Pelagic sharks	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus obscurus</i>	4.2	449	467000	1.700	Cortés 1999; Rountree 1999; Smale 1991
Pelagic sharks	Carcharhinidae	<i>Galeocerdo cuvier</i>	3.8	737	2101000	1.300	Cortés 1999
Pelagic sharks	Carcharhinidae	<i>Prionace glauca</i>					Clarke and Stevens 1974; Cortés 1999; Harvey 1989
Pelagic sharks	Carcharhinidae	<i>Isurus oxyrinchus</i>	4.1	343	1699000	1.300	Cortés 1999; Rountree 1999; Stillwell and Kohler 1982
Pelagic sharks	Lamnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	4.3	373	489000	9.640	Andriamirado and Caverivière 1989; Cortés 1999; Rountree 1999
Pelagic sharks	Sphyrnidae	<i>Sphyrna zygaena</i>	4.1	321	165000	2.100	
Pelagic sharks	Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>	4.2	402	551000	1.700	Cortés 1999; Rountree 1999; Smale 1991
Rays	Dasyatidae	<i>Dasyatis marginalis</i>	3.4	103	10864	3.700	Andriamirado and Caverivière 1989
Rays	Rajidae	<i>Raja miraletus</i>	3.9	62	1495	5.300	Andriamirado and Caverivière 1989
Rays	Rhinobatidae	<i>Rhinobatos rhinobatos</i>	3.6	103	10864	3.700	Andriamirado and Caverivière 1989
Reef feeders	Balistidae	<i>Balistes vetula</i>	3.4	60	5340	4.500	Randall 1967
Reef feeders	Holocentridae	<i>Myripristis jacobus</i>	3.2	26	757	6.100	Randall 1967*
Reef feeders	Holocentridae	<i>Sargocentron hastatus</i>					Randall 1967*
Reef feeders	Labridae	<i>Bodianus crofta</i>					Randall 1967*
Reef feeders	Labridae	<i>Bodianus speciosus</i>					Randall 1967
Small pelagics	Carangidae	<i>Caranx rhonchus</i>	3.6	49	1688	12.200	CECAF 1979
Small pelagics	Carangidae	<i>Decapterus macarellus</i>	3.4	42	1529	11.400	Almada 1997; Randall 1967
Small pelagics	Carangidae	<i>Decapterus punctatus</i>	3.1	32	331	15.500	Hales 1987; Randall 1967; Rountree 1999 Randall 1967; Rountree 1999; Sierra et al. 1994; Yamashita et al. 1987
Small pelagics	Carangidae	<i>Selar crumenophthalmus</i>	3.9	37	1189	11.600	
Small pelagics	Carangidae	<i>Trachurus sp.</i>	3.3	62	2982	8.400	
Small pelagics	Centracanthidae	<i>Spicara melanurus</i>	3	32	335	8.100	Longhurst 1960*; Meyer and Smale 1991*
Small pelagics	Clupeidae	<i>Sardinella maderensis</i>	3.1	30	424	12.600	
Small tuna	Scombridae	<i>Auxis thazard thazard</i>	4.4	52	2718	16.200	Blaber et al. 1990
Small tuna	Scombridae	<i>Euthynnus alletteratus</i>	4.4	115	19771	8.000	Randall 1967
Sparids	Sparidae	<i>Boops boops</i>	3	36	453	16.500	Anato and Ktari 1983
Sparids	Sparidae	<i>Diplodus fasciatus</i>					Randall 1967*
Sparids	Sparidae	<i>Diplodus prayensis</i>	2.7	29	579	18.200	Randall 1967*
Sparids	Sparidae	<i>Diplodus sargus lineatus</i>	2.8	29	660	17.800	Randall 1967*
Sparids	Sparidae	<i>Lithognathus mormyrus</i>	3.4	40	986	16.000	
Sparids	Sparidae	<i>Spondyliosoma cantharus</i>	3.2	52	1399	15.200	Gonçalves and Erzini 1998

A simple calculation based on the model results would be a good way of assessing previous estimates of potential yields. Assuming the model estimate of 124 000 t standing fish stock biomass, a harvest of 25 000 to 56 000 t is equivalent to approximately 20 to 50% of the standing stock biomass. But this simple calculation does not take into account the biomass of species that are of no commercial value. Although an upper limit of 56 000 t of potential yield is too high, a doubling of catches appears to be feasible. However, the ecosystem effects of such an increase has to be studied, considering the effects on each of the ecosystem components and including direct and indirect effects as well as the effects on the more vulnerable groups.

An important next step is to simulate the effects of increasing fishing pressure in the Cape Verde coastal ecosystem. Time series data on catches and fishing effort are essential for such a study covering the period 1981 to 2000 and may help to determine whether the model components have been correctly specified or if adjustments are necessary, in other words a calibration process. Thus, we hope to contribute to the process of introducing the ecosystem approach to fisheries assessment in Cape Verde, which can lead to useful indicators for management purposes.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank Oksana Tariche and Vanda M. Monteiro, INDP, for providing crucial information on diet composition for several species and complementary information on surveys undertaken in Cape Verde; Carlos Monteiro for insight into the statistical collection system in Cape Verde; Daniel Pauly and Villy Christensen for valuable advice. Also, we would like to thank INDP and IPIMAR for supporting this cooperative effort in the framework of the SIAP project.

REFERENCES

- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 1573-1581.
- Almada, E.O. 1993. Dinâmica e estado térmico das águas do arquipélago de Cabo Verde. *Boletim Técnico-Científico* n°. 0: 7-13. INDP, Mindelo.
- Almada, E.O. 1997. Life history of scad mackerel, *Decapterus macarellus* Cuvier 1833, in the waters off the Cape Verde Islands. Masters Diss. Haskoli Islands, Liffraediskor, Reykjavik, Iceland. 67 p.
- Anato, C.B. and Ktari, M.H. 1983. Régime alimentaire de *Boops boops* (Linné 1758) et de *Sarpa salpa* (Linné 1756), poissons teleostéens sparides du golf de Tunis. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* 28(5).
- Andriamirado, G.A.R. and Caverivière, A. 1989. Le régime alimentaire des principales espèces démersale de Côte d'Ivoire (et du Golfe de Guinée). Rapport du groupe de travail ad hoc sur les stocks démersaux de la région du golfe de Guinée.
- Anon. 1997. ACP-EU Fisheries Research Initiative. Proceedings of the Third Dialogue Meeting, Caribbean and Pacific and the European Union. Belize City, Belize, 5-10 December 1996. Brussels, ACP-EU Fish. Res. Rep. (3): 180 p.
- Anon. 1998. Report of the Working Group on Ecosystem Effects of Fishing Activities. 24 November – 2 December 1997, ICES Headquarters, Copenhagen, Denmark. ICES CM 1998/ACFM/ACME: 1. Ref.: E.
- Anon. 1999a (Draft version). Report of the ICCAT SCRS skipjack stock assessment session, June 28 to July 2, 1999, Funchal, Madeira, Portugal. ICCAT SCRS/99/21. 52 p.
- Anon. 1999b. 1999 Bigeye detailed report. Internal Report; ICCAT, Madrid, Spain. 88 p.
- Anon. 2001. Report of the ICCAT SCRS Atlantic yellowfin tuna stock assessment session, 10-15 July 2000, Cumaná, Venezuela. Col. Vol. Sci. Pap. ICCAT, 52. 148 p.
- Araújo, A. 1994. A importância ornitológica da Região da Cufada na Guiné-Bissau. *Estudos de Biologia e Conservação da Natureza*, ICN, 13, 71 p.
- Aubray, R. 1977. The fishery of Cape Verde. A comprehensive review. CILSS/Pêche/77/Inf. 5:27 p.
- Bas, C. 1993. Long-term variability in the food chains, biomass yields, and oceanography of the Canary Current Ecosystem, p. 94-103. In: K.A. Sherman, L.M. Alexander, B.D. Gold (eds.) Large Marine Ecosystems: Stress, Mitigation, and Sustainability. AAAS Press.
- Belghyti, D., Aguesse, P. and Gabrion, C. 1993. Ethologie alimentaire de *Citharus linguatula* et *Dicologoglossa cuneata* sur les côtes Atlantiques du Maroc. *Vie Milieu* 43(2-3):95-108.
- Bennett, B.A. 1989. The diets of fish in three south-western Cape estuarine systems. *S. Afr. J. Zool.* 24(3):163-177.
- Blaber, S.J.M., Milton, D.A., Rawlinson, N. J. F., Tiroba, G. and Nichols, P.V. 1990. Diets of lagoon fishes of the Solomon Islands: Predators of tuna baitfish and trophic effects of baitfishing on the subsistence fishery. *Fish. Res.* 8:263-286.
- Bradai, M.N. and Bouain, A. 1990. Feeding pattern of *Scorpaena porcus* and *S. scrofa* (Teleostei, Scorpaenidae) from Gulf of Gabes, Tunisia. *Cybium* 14(3):207-216.
- Braun, J.G, Real, F. and de Armas, J.D. 1982. Production studies in Canary Island waters. *Rapp. P.-v. Réun. J. Cons. int. Explor. Mer*, 180: 219-220.
- Bravo de Laguna, J. 1985. Plataforma insular e zona económica exclusiva de Cabo Verde. Projeto PNUD-FAO CVI/82/003/REL/TEC/6. Praia; 23 p.
- Bundy, A., G.R. Lilly and Shelton, P.A. 2000. A mass-balance model of the Newfoundland-Labrador Shelf. Canadian Tech. Rep. Fish Aquat. Sci. No. 2310. 157 p.
- Carvalho, E.M. 1994. As potencialidades haliêuticas de Cabo Verde. In: \1st National Meeting on Responsible Fishing, Mindelo, 5-7 January 1994". Publicação Avulsa Nº 0, INDP, Mindelo.
- Carvalho, E.M., Morais, J. and Nascimento, J. 1999. Investigação e gestão haliêuticas em Cabo Verde. Actas da reunião realizada em Mindelo, 10 a 11 de Dezembro de 1996, INDP, Julho de 1999. 252 p.

- Christensen, V. and Pauly, D. 1993. On steady-state modelling of ecosystems, p. 14-19. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic Models of Aquatic Ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. ICLARM, Manila, Philippines.
- Christensen, V., Walters, C.J. and Pauly, D. 2000. Ecopath with Ecosim: A user's guide. October 2000 Edition. Fisheries Center, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia. 130 p.
- CECAF. 1979. Report of the ad hoc working group on west African coastal pelagic fish from Mauritania to Liberia (26°N to 5°N). CECAF/ECAF Ser. 78/10, 161 p. FAO, UNDP, Rome.
- Clarke, M.R. and Stevens, J.D. 1974. Cephalopods, blue sharks and migration. J. mar. biol. Ass. U.K. 54:949-957.
- Claude, S.J. 1979. Rapport sur les Soleides d'Algérie. Régime alimentaire de quelques espèces. Pelagos 2:79-101.
- Coelho, M.L., and Stobberup, K.A. 2000. Towards the Sustainable Exploitation of Fisheries Resources in Cape Verde, p. 82-91. In: R. Sumaila, R. Chuenpangdee and M. Vasconcellos (eds.) Global markets, fisheries and development, workshop held on 22-23 March 1999, Chr. Michelsen Institute, Bergen. ACP-EU Fish. Res. Rep. (7).
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES J. Mar. Sci. 56:707-717.
- Danke, L. and Koch, H. 1987. Demersal fish studies in the waters off Guinea, Guinea-Bissau and the Cape Verde Islands in 1976. Fischerei-Forschung, Rostock 1987 25(1): 29-35.
- Derbal, F. and Kara, M.H. 1996. Alimentation estivale d'*Epinephelus marginatus* d'Est Algérie. Cybium 20(3):295-301.
- Diouf, T. 1992. Étude des Ressources Halieutique et de leur niveau d'Exploitation au Cap Vert. Rapport Final SEPIA International.
- Domanevskaya, M.V. and Patokina, F.A. 1984. Feeding of the large-eyed dogtooth, Dentex macrophthalmus, and Spanish bream, *Pagellus acarne*, from the Central-Eastern Atlantic Ocean. J. Ichthyol. 24(5):107-112.
- Dubochkin, A.S. and Kotlyar, A.N. 1989. On the feeding of Alfoncino (*Beryx splendens*). J. Ichthyol. 29(5):1-8.
- FAO. 2000. The state of world fisheries and aquaculture, 2000. FAO Fisheries Dept., Rome, Italy. 125 p.
- Fonteneau, A. and Marcille, J. 1993. Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the eastern Central Atlantic. FAO Fish. Tech. Pap., Rome, Italy. 354 p.
- Froese, R. and Binohlan, C. 2000. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. J. Fish Biol. 56:758-773.
- Froese, R. and Pauly, D. (Editors). 2000. Fishbase 2000: Concepts, design and data sources. Los Baños, Philippines.
- Fuentes, H., Antonietti, E. and Alano, A. 1988. Espectro alimentario del patudo (*Thunnus obesus*) en la primavera austral de 1986 en el Pacífico sur oriental, p. 295-298. In: H. Salzwedel and A. Landa (eds.) Recursos y Dinámica del Ecosistema de Afloramiento Peruano. Bol. Inst. Mar. del Perú, Volumen Extraordinario.
- Gonçalves, J.M.S. and Erzini, K. 1998. Feeding habits of the two-banded sea bream (*Diplodus vulgaris*) and the black sea bream (*Spondyliosoma cantharus*) (Sparidae) from the south-west coast of Portugal. Cybium 22(3):245-254.
- Guénette, S. and Morato, T. 2001. The Azores Archipelago, 1997, p. 241-270. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses. Fisheries Centre Research Reports 9(4). University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada. [Available online from www.fisheries.ubc.ca].
- Hales, L.S., Jr. 1987. Distribution, abundance, reproduction, food habits, age, and growth of round scad, *Decapterus punctatus*, in the South Atlantic Bight. Fish. Bull. 85(2):251-268.
- Hallier, J.P. 1999. Le potentiel thonier dan les îles du Cap Vert, p. 46-75. In: E.M. Carvalho, J. Morais and J. Nascimento (eds.) Investigação e gestão haliêuticas em Cabo Verde. Actas da reunião realizada em Mindelo, 10 a 11 de Dezembro de 1996, INDP, Julho de 1999.
- Hanek, G., Horemans, B. and Lozac'hmeur, J. 1984. Cap Vert: Pêche Artisanale. Projet pour le renforcement du Secrétariat d'Etat des Pêches du Cap-Vert, FAO/UNDP, CVI/82/003/Rapp/Tech/5.
- Harmelin-Vivien, M.L., R.A. Kaim-Malka, M. Ledoyer and S.S. Jacob-Abraham. 1989. Food partitioning among scorpaenid fishes in Mediterranean seagrass beds. J. Fish Biol. 34:715-734.
- Harvey, J.T. 1989. Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, (*Prionace glauca*), in Monterey Bay, California. Calif., Fish and Game 75(1):33-44.
- ICCAT. 2001. Report of the Standing Committee on Research and Statistics (SCRS). International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Report for the Biennial Period, 2000-2001, Part II (2001), Madrid, Spain. 204 p.
- INDP. 2001. Boletim estatístico Nº 9 - Ano 2000. Dados sobre Pesca artesanal, pesca industrial, conservas e exportações. INDP, Mindelo. 111 p.
- Kitchell, J.F., Boggs, C.H., He, X. and Walters, C. 1999. Keystone predators in the Central Pacific. Ecosystem approaches for fisheries management. Univ. Alaska Sea Grant, Fairbanks. AK-SG-99-01:665-683.
- Koranteng, K., McGlade, J.M. and Samb, B. 1996. Review of the Canary Current and Guinea Current large marine ecosystems, p. 61-84. In: ACP-EU Fisheries Research Initiative. Proceedings of the Second Dialogue Meeting, Western and Central Africa, the Comoros and the European Union. Dakar, Senegal, 22-26 April 1996. Brussels, ACP-EU Fish. Res. Rep. (2).
- Labropoulou, M. and Eleftheriou, A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. J. Fish Biol. 50:324-340.
- Le Grand, G.W. 1986. Ornithological bibliography of Cape Verde Islands (to 1985 inclusive) - Bibliographie ornithologique de l'Archipel du Cap Vert (jusqu'en 1985 inclus). Bol. Mus. Muníc., Funchal. 38: 120-129.
- Longhurst, A.R. 1960. A summary survey of the food of West African demersal fish. Bulletin de l'IFAN T. XXII, sér. A, n°1:277-282.
- Longhurst, A.R. 1998. Ecological geography of the Sea. Academic Press. 398 p.
- Longhurst, A.R., Sathyendranath, S., Platt, T. and Caverhill, C. 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. J. Plankton Res. 17(6):1245-1270.
- Magnússon, J. and J.V.V. Magnússon. 1985. ICEIDA/Cape Verde Islands Fisheries Project: Survey of demersal fish resources in the waters off Cape Verde Islands in May/June 1984. II Report, Icelandic Intern. Develop. Agency, Mar. Res. Inst., Reykjavik.
- Magnússon, J. and J.V.V. Magnússon. 1987a. ICEIDA/Cape Verde Islands Fisheries Project. Survey of demersal fish resources in the waters off Cape Verde Islands. III Report: The survey in June/July 1985, Icelandic Intern. Develop. Agency, Mar. Res. Inst., Reykjavik.
- Magnússon, J. and J.V.V. Magnússon. 1987b. ICEIDA/Cape Verde Islands Fisheries Project. Survey of demersal fish resources in the waters off Cape Verde Islands in May/June 1984. IV Report: Summary of information on species, Icelandic Intern. Develop. Agency, Mar. Res. Inst., Reykjavik.
- Maldeniya, R. 1996. Food consumption of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in Sri Lankan waters. Environ. Biol. Fish. 47:101-107.
- Manooch III, C.S. and W.T. Hogarth. 1981. Stomach contents and giant trematodes from wahoo, (*Acanthocybium solanderi*), collected along the south Atlantic and coasts of the United States. Bull. Mar. Sci. 33(2):227-238.

- Marques, V.M.S. 1999. Análise comparativa das campanhas de avaliação do potencial de demersais de pesca de arrasto nas águas de Cabo Verde, p. 125-136. In: E.M. Carvalho, J. Morais and J. Nascimento (eds.) Investigação e gestão haliúticas em Cabo Verde. Actas da reunião realizada em Mindelo, 10 a 11 de Dezembro de 1996, INDP, Julho de 1999.
- Marques, V., A. Peliz, P. Lopes, E. Moniz, A. Morais, T.L. Rosa and E. Almada. 1997. Campanha de Oceanografia e Avaliação de Pequenos Pelágicos na ZEE de Cabo Verde Julho 1997 - NI 'Capricórnio'. Relat. Cient. Téc. Inst. Invest. Pescas Mar. Série Cooperação nº 4, Lisboa. 69 p.
- Massuti, M. 1965. Los fondos de pesca en la plataforma continental de Marruecos, Sáhara Español, Mauritania, Senegal, República de Guinea, Ensenada de Biafra y Archipiélago de Cabo Verde. Trab. Inst. Esp. Oceanogr. 34.
- Medina, A. and M. Tavares. 1992. Estatísticas das pescas em Cabo Verde; Retrospectivas e perspectivas. INIP, Cabo Verde. (1): 17-20.
- Mendy, A.N. and E.A. Buchary. 2001. Constructing an Icelandic marine ecosystem model for 1997 using a mass-balance approach, p. 182-197. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses. Fisheries Centre Research Reports 9(4).
- Menezes, G.M., O. Tariche, M.R. Pinho, A. Fernandes and P. Duarte. 2001. Cruzeiro de investigação de recursos demersais de profundidade de Cabo Verde: Resultados preliminares. Departamento de Oceanografia e Pescas dos Açores (DOP) da Univ. Dos Açores, Instituto Nacional de Desenvolvimento das Pescas (INDP) Cabo Verde, Centro do IMAR da Univ. Dos Açores, Direcção Regional das Pescas (DRP) Açores.
- Meyer, M. and M.J. Smale. 1991a. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape south and west coasts of South Africa. 1. Pelagic predators. S. Afr. J. mar. Sci. 11:173-191.
- Meyer, M. and M.J. Smale. 1991b. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape south and west coasts of South Africa. 2. Benthic and epibenthic predators. S. Afr. J. mar. Sci. 11:409-442.
- Moal, R.A. 1977. Assistance au développement des pêches maritimes aux îles du Cap Vert (Programme global revisé et individualisé par île) 2^{ème} et 3^{ème} missions SCET International.
- Monteiro, V.M.S., E. Almada and E. Thorsteinsson. 1994. Ground fish survey in the waters off Cape Verde. INDP/ICEIDA.
- Morato, T., E. Sola, M.P. Grós, R. Menezes and M.R. Pinho. 1998. Trophic relationships and feeding habits of demersal fishes from the Azores: importance to multispecies assessment. ICES CM 1998/O:7, 31 p.
- Morato, T., R.S. Santos and J.P. Andrade. 2000. Feeding habits, seasonal and ontogenetic diet shift of blacktail comber, *Serranus atricauda*, from the Azores, north-eastern Atlantic. Fish. Res. 49:51-59.
- Munro, J.L. 1983. The composition and magnitude of line catches in Jamaican waters, p: 26-32. In: J.L. Munro (ed.) Caribbean coral reef resources. ICLARM Studies and Reviews 7. ICLARM, Manila, Philippines.
- Nagy, K.A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. Ecol. Monogr. 57(2): 111-128.
- Oddsson, G. and V.M.S. Monteiro. 1996. The second joint ICEIDA/INDP handline survey of the demersal artisanal resources of the Republic of Cape Verde, August 1996. INDP/ICEIDA, Mindelo. 31 p.
- Oddsson, G. and V.M.S. Monteiro. 1997. The third joint ICEIDA/INDP handline survey of the demersal artisanal resources of the Republic of Cape Verde, July-August 1997. INDP/ICEIDA, Mindelo. 30 p.
- Oddsson, G. and V.M.S. Monteiro. 1998. The demersal small-scale resources of the Republic of Cape Verde, West Africa. Part I: Three handline surveys 1995-1997. INDP/ICEIDA, Mindelo. 23 p.
- Oddsson, G. and V.M.S. Monteiro. 1999. The demersal small-scale resources of the Republic of Cape Verde, West Africa. Part II: Assessment. INDP/ICEIDA, Mindelo. 26 p.
- Oddsson, G., V.M.S. Monteiro and V. Thorsteinsson. 1995. A preliminary handline survey of the artisanal resources of the Republic of Cape Verde, 1995. INDP/ICEIDA, Mindelo. 35 p.
- Opitz, S. 1993. A quantitative model of the trophic interactions. in a Caribbean coral reef ecosystem, p. 259-268. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Palko, B.J., G.L. Beardsley and W. Richards. 1982. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. FAO Fish. Synop. (130), FAO, Rome, Italy.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1998. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Marine and Freshwater Research 49(5): 447-453.
- Palsson, O.K. 1989. Random Stratified Survey of Demersal Fish Stocks in the Waters off Cape Verde. Report of the survey in August 1988, Icelandic Intern. Develop. Agency, Mar. Res. Inst., Reykjavik. 45p
- Papaconstantinou, C. and E. Caragitsou. 1989. Feeding interactions between two sympatric species *Pagrus pagrus* and *Phycis phycis* around Kastellorizo island (Dodecanese, Greece). Fish. Res. 7:329-342.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer 39(2): 175-192.
- Pauly, D. and V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. Nature 374: 255-257.
- Pauly, D., V. Christensen, and M.L. Coelho. Editors. 1999. Oceanic food webs and economic productivity. Proceedings of the EXPO 98 Conference, Lisbon, Portugal 1-3 July 1998. Brussels, ACP-EU Fish. Res. Rep. (5). 87 p.
- Pauly, D., M. Soriano-Bartz and M.L.D. Palomares. 1993. Improved construction, parameterization and interpretation of steady-state ecosystem models, p. 1-13. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Pauly, D., A.W. Trites, E. Capuli and V. Christensen. 1998a. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science 55: 467-481.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese and F. Torres Jr. 1998b. Fishing down marine food webs. Science 279: 860-863.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part 1: The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3: 1-11.
- Randall, J.E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. Stud. Trop. Ocean 5:665-847.
- Reiner, F. 1996. Catálogo dos Peixes do Arquipélago de Cabo Verde. Publ. Avulsas Inst. Port. Invest. Marit. n° 2. Lisboa.
- Reiner, F., Dos Santos, M.E., Wenzel, F.W. 1996. Cetaceans of the Cape Verde Archipelago. Mar. Mamm. Sci. 12(3): 434-443.
- Roger, C. 1994. Relationships among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. Fish. Oceanogr. 3(2):133-141.
- Rountree, R. 1999. Diets of NW Atlantic fish and squid. Food Web Dynamics Program, Northeast Fisheries Science Centre, National Marine Fisheries Service.
- Salini, J.P., S.J. Blaber and D.T. Brewer. 1994. Diets of trawled predatory fish of the Gulf of Carpentaria, Australia, with particular reference to predation on prawns. Aust. J. Mar. Freshwat. Res. 45(3):397-411.
- Schintu, P., M. Passariello, A. Belluscio and G.D. Ardizzone. 1994. Growth and diet of *Bothus podas* (Pisces: Bothidae) in the central Mediterranean Sea. Sci. Mar. 58(4):359-361.

- Scott, W.B. and S.N. Tibbo. 1968. Food and feeding habits of swordfish, *Xiphias gladius*, in the western north Atlantic. *J. Fish. Res. Board Can.* 25(5):903-919.
- Shimura, T. 1980. Étude statistique des pêches réalisée pour la République du Cap-Vert. Projet CVI/77/001. 9 p.
- Sierra, L.M., R. Claro and O.A. Popova. 1994. Alimentacion y relaciones tróficas, p. 263-284. In: R. Claro (ed.) *Ecología de los Peces Marinos de Cuba*. Instituto de Oceanología, Academia de Ciencias de Cuba and Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Mexico.
- Silvestre, G., S. Selvanathan and A.H.M. Salleh. 1993. Preliminary trophic model of the coastal fishery resources of Brunei Darussalam, South China Sea, p. 269-278. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) *Trophic models of aquatic ecosystems*. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Smale, M.J. 1991. Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyraena zygaena*, on the Eastern Cape coast of South Africa. *S. Afr. J. mar. Sci.* 11:31-42.
- Smale, M.J. and L.J.V. Compagno. 1997. Life history and diet of two Southern African smoothhound sharks, *Mustelus mustelus* (Linnaeus, 1758) and *Mustelus palumbes* Smith, 1957 (Pisces: Triakidae). *S. Afr. J. Mar. Sci.* 18:229-248.
- Smale, M.J. and P.D. Cowley. 1992. The feeding ecology of skates (Batoidea: Rajidae) off the Cape South Coast, South Africa. In: A.I.L. Payne, K.H. Brink, K.H. Mann and R. Hilborn (eds.) *Proceedings of the Benguela Trophic Functioning Symposium*, Sept. 1991, Cape Town, South Africa.
- Stillwell, C.E. and N.E. Kohler. 1982. Food, feeding habits, and estimates of daily ration of the shortfin mako (*Isurus oxyrinchus*) in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39(3):407-414.
- Stillwell, C.E. and N.E. Kohler. 1985. Food and ecology of the swordfish *Xiphias gladius* in the western North Atlantic Ocean with estimates of daily ration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22:239-247.
- Stobberup, K.A. and M.L. Coelho. 2000. A preliminary Ecopath model for Cape Verde: Steps towards a better understanding of local ecosystem dynamics. Poster presented at the "Euroconference on Water and Life – Oceanography, Meteorology and Marine Resources", 25-28 May 2000, Vigo, Spain.
- Stobberup, K.A., C. Monteiro and V. Ramos, V. (in prep). A review of the Cape Verde fisheries 1981-2001; a characterization including influencing factors and historical evolution. *Relat. Cient. Téc. Invest. Pescas Mar.*, Série Cooperação, IPIMAR, Lisboa.
- Strømme, T., S. Sundby and A. Saetersdal. 1981. A survey of the fish resources in the coastal waters of the Republic of Cape Verde, November 1981. Reports on surveys with the "Dr. Fridtjof Nansen", Institute of Marine Research, Bergen.
- Tavares, M. 1989. Evolução das Capturas: 1981 a 1988. Instituto Nacional de Investigação das Pescas, INDP, Mindelop. (Unpublished manuscript).
- Torres, S. 1982. Informe de la campaña Cap Vert 8202: Posibilidades de pesca con palangre en el archipiélago de Cabo Verde. Inst. Esp. Oceanogr.
- van der Land, J. 1993. Characteristics of the Cape Verdean benthic and demersal fauna. In: Results of the 5th Symposium: Fauna and flora of the Cape Verde Islands, 4-7 October 1989, Leiden, Netherlands and Forsch. Senckenberg, Frankfurt, Germany.
- Vieira, M.H. 1985. A Investigação dos Recursos Halieuticos: situação actual e perspectivas, p. 139-182. In: Reflexões sobre a Pesca em Cabo Verde. 1º Encontro Nacional sobre as Pescas. Praia (Cape Verde), 5-12 February 1985, Secretaria de Estado das Pescas.
- Walters, C., V. Christensen and D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 7: 139-172.
- Yamashita, Y., N. Piamtipmanus and K. Mochizuki. 1987. Gut content analysis of fishes sampled from the Gulf of Thailand. In: K. Kawaguchi (ed.) *Studies on the Mechanism of Marine Productivity in the Shallow Waters around the South China Sea with Special Reference to the Gulf of Thailand*.
- Zeller, D. And K. Freire. 2001. A Northeast Atlantic ecosystem model for the Faeroe Islands (ICES area VB): Input Data, p. 207-212. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) *Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses*. Fisheries Centre Research Reports 9(4).

DYNAMIQUE DU RÉSEAU TROPHIQUE DE L'ÉCOSYSTÈME SÉNÉGAMBIEN EN 1990¹

Birane Samb

CRODT, BP. 2241 Dakar, Sénégal

Asberr Mendy

Fisheries Department, Banjul, The Gambia

RÉSUMÉ

Le plateau continental Sénégambien (0 – 200 m ; superficie d'environ 27 600 km²) est situé entre les latitudes 17°N et 11°S en Atlantique centre est. Il est saisonnièrement soumis à l'activité d'un upwelling actif de novembre à mai. Ce dernier induit une richesse faunistique importante qui fait l'objet d'une exploitation intensive par des pêcheries artisanales et industrielles. Il est donc important de gérer ce patrimoine et assurer l'exploitation durable de ces ressources. Les approches classiques ont toujours été mises en œuvre pour l'étude de ces pêcheries.

Cette étude se propose d'appliquer un modèle basé sur les relations trophiques qui constituent la base dynamique des flux entre les groupes fonctionnels de l'écosystème Sénégambien. Les données utilisées dans le cadre de cette étude sont issues des publications récentes des années 1990 et des informations disponibles dans les institutions de recherche travaillant dans la sous région. Les résultats de ce modèle Ecopath with Ecosim sont discutés et comparés à ceux obtenus dans d'autres écosystèmes. Les résultats de la simulation à l'aide d'Ecosim indiquent la nécessité de réduire l'effort de pêche, y compris celui de la pêche artisanale.

Un addendum, contribué par Birane Samb, sur l'extension de ce modèle pour les années 1964 à 1981 est fourni à la fin de cet ouvrage.

ABSTRACT

The Senegambian continental shelf (0 – 200 m; surface area = 27 600 km²) lies between latitude 17° N and 11° S in the Eastern Central Atlantic and is located in an area affected from November to May by an active upwelling system. The shelf supports a very rich fauna, which is extensively exploited by both artisanal and industrial fisheries. This, therefore, warrants sustainable exploitation of the resources. Classical research tools were in the past used to study these important resources.

This study proposes the use of a model based on trophic relations between and within functional groups of the Senegambian ecosystem. The data originates from recent publications referring to the 1990s and information available from research institutions working in this region. The results emanating from the Ecopath with Ecosim model are discussed and compared with those obtained from studies conducted in similar ecosystems. The Ecosim simulations from [missing word?] indicate the necessity to reduce fishing effort, including that of artisanal fisheries.

An addendum, contributed by Birane Samb, on the extension of this model for the period from 1964 to 1981 is provided at the end of this contribution.

¹ Cite as: Samb, B., Mendy, A.N. 2004. Dynamique du réseau trophique de l'écosystème sénégambien en 1990, p. 57-70. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

INTRODUCTION

Dans la zone Sénégalo-gambienne, l'activité de pêche représente le premier secteur d'exportation et occupe une place prépondérante dans la fourniture de protéines animales à une population en croissance rapide.

Le domaine de la pêche constitue le centre d'activités pour un grand nombre de personnes. Les activités induites (transformation artisanale et industrielle, mareyage, réparation et entretien de l'équipement de pêche, construction de pirogue, etc.) créent de nombreux emplois à terre. Au total, plus de 600 000 emplois sont liés à la pêche au Sénégal et en Gambie.

En raison du déclin de l'agriculture et de l'élevage, pourvoyeurs traditionnels de protéines végétales et animales, on entend faire de la pêche une composante de taille de la politique d'autosuffisance alimentaire. Ce secteur s'acquitte positivement de cette fonction en couvrant une part relativement importante, plus de 75% des besoins en protéines animales des populations à des prix relativement bas. Au Sénégal et en Gambie, la consommation annuelle de poissons par personne est respectivement de 26 kg et 25 kg, alors que où la moyenne de la consommation africaine est de 8,2 kg·an⁻¹·personne⁻¹.

Les côtes sénégalo-gambiennes, bénéficient entre autres des courants océaniques froids qui descendent le long des côtes d'Afrique du Nord ouest (courant des Canaries) sont pourvues d'une faune marine diversifiée qui fait l'objet d'une exploitation variée tant par la pêche artisanale que industrielle.

L'importance socioéconomique de la pêche et le rôle prédominant occupé par les pêcheries grâce à la forte contribution des captures justifient tout l'intérêt porté à cette étude qui fait suite à un travail préliminaire déjà effectué sur le réseau trophique de l'écosystème Sénégalo-gambien (voir l'addendum par Samb ci-dessous). Ce travail, qui porte sur une approche dynamique de l'écosystème offre entre autres avantages la possibilité de valoriser les données variées acquises sur les différents composants de ce milieu.

CARACTÉRISTIQUES DE L'ÉCOSYSTÈME SÉNÉGALO-GAMBIEN

La topographie du plateau (Domain 1976) se caractérise par une côte nord (entre Dakar et Saint Louis) où le plateau est étroit et présente une forte pente au large; la côte située au sud de Dakar, de pente douce, est beaucoup plus large.

Le déplacement saisonnier de l'anticyclone des Açores, de la dépression saharienne et de la zone intertropicale de convergence déterminent le balancement des alizés et donc la position et l'intensité des upwellings le long de la côte Ouest Africaine (Parrish *et al.* 1983).

La circulation superficielle au dessus du plateau Sénégalais, largement dépendante de ces alizés, est généralement dirigée vers le sud : c'est le courant des Canaries, qui du reste, fait l'unité de cette vaste région. C'est un courant froid permanent venant du nord, bifurquant à l'Ouest au niveau du cap Blanc (Mauritanie) pour former le courant Nord Equatorial. Exceptionnellement en saison chaude au Sénégal, la circulation de surface est inversée.

En dehors des apports terrigènes des cours d'eau, les remontées d'eaux profondes ou upwellings côtiers, induits par les alizés en saison froide, constituent le mécanisme privilégié d'enrichissement des eaux. Ce phénomène de remontée d'eaux froides profondes riches en sels minéraux est conditionné, dans ses fluctuations spatiales et temporelles, par le profil de la côte, la largeur du plateau continental, la direction et l'intensité des vents.

L'upwelling démarre sur le plateau continental Sénégalais avec l'installation des alizés entre novembre à janvier; il s'étend ensuite de la côte nord à la côte sud; son intensité est maximale en mars à avril. Sur la côte nord, l'upwelling s'installe au niveau de Saint-Louis, il est extrêmement côtier et maximal de février à avril.

A l'échelle interannuelle, il existe une succession d'années à upwelling fort (1971 à 1978 et après 1985) et à upwelling faible (1963 à 1970 et 1978 à 1984).

Les fluctuations d'intensité de l'upwelling déterminent pour une large part l'importance de la production primaire et secondaire, conditionnant ainsi le niveau de recrutement des espèces notamment pélagiques côtières.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Dans cette présente étude, l'approche développée par Christensen et Pauly (1992b) sera utilisée. Elle l'a été par différents auteurs dans beaucoup de régions présentant des caractéristiques similaires notamment Mendoza (1993) et Jarre-Teichmann et Pauly (1993).

Il s'agira de modéliser un écosystème utilisant simultanément autant d'équations linéaires qu'il y a de groupes fonctionnels. Un groupe peut être défini comme une ou plusieurs espèces présentant des régimes alimentaires et cycles de vie similaires et ayant des habitats communs. Les groupes sont reliés les uns aux autres par des relations trophiques.

La relation suivante devra être vérifiée pour chaque groupe (i) : Production de groupe $i =$ toute la préation sur groupe $i +$ pertes de biomasses non liées à la préation + captures par pêches du groupe $i +$ autres pertes de biomasses comme l'émigration.

La relation peut être traduite plus généralement par l'équation suivante :

$$B_i \cdot (P/B)_i \cdot EE_i = \sum (B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji}) + EX_i \quad \dots 1)$$

Le paramètre B_i est la biomasse du groupe ou de l'espèce (i). L'expression P_i/B_i est le rapport production (P_i) sur biomasse (B_i) du groupe ou de l'espèce (i) qui, dans certaines conditions, représente la mortalité totale (Z). Le paramètre EE_i est le rendement écotrophique, c.-à-d., la fraction de la production totale d'un compartiment consommé (i) par tous les prédateurs (j) au sein du système. Le paramètre B_j est la biomasse du prédateur (j). L'expression Q_j/B_j est la consommation annuelle relative, c.-à-d., la quantité consommée (Q) par unité de biomasse (B) du prédateur (j). Le paramètre DC_{ji} est la fraction de proies (i ; en poids) dans la moyenne de l'alimentation du prédateur (j). Finalement, le paramètre EX_i est la somme des prises et de l'émigration de (i) vers d'autres écosystèmes. L'expression $B_i \cdot (P/B)_i$ est égale à la production de groupe i. L'expression $(B_j \cdot (Q/B)_j \cdot DC_{ji})$ est égale à toute la préation sur le groupe ou l'espèce (i). L'expression EX_i est égale à toutes autres pertes de biomasses dont pêches et émigration.

Pour chaque groupe fonctionnel, nous devons aussi vérifier que :

$$\text{Consommation} = \text{Production} + \text{Respiration} + \text{Nourriture non assimilée} \quad \dots 2)$$

La consommation représente la quantité totale de nourriture ingérée dont une fraction est assimilable dans des proportions dépendant de la quantité et de la qualité de la nourriture ainsi que de la taille du prédateur. La production peut être assimilée aux pertes de biomasses dues aux prédateurs, à la pêche, à l'émigration et à la contribution à la biomasse des détritus (Christensen et Pauly (1992a)). Nous avons utilisé des routines incorporées dans les logiciels FishBase (www.fishbase.org) et Ecopath (www.ecopath.org) pour estimer certaines valeurs nécessaires à l'équilibre du modèle.

DONNÉES DE BASE DU MODÈLE

Définition de la zone

Les côtes sénégal-gambiennes (Figure 1) se situent en Afrique de l'Ouest et sont délimitées

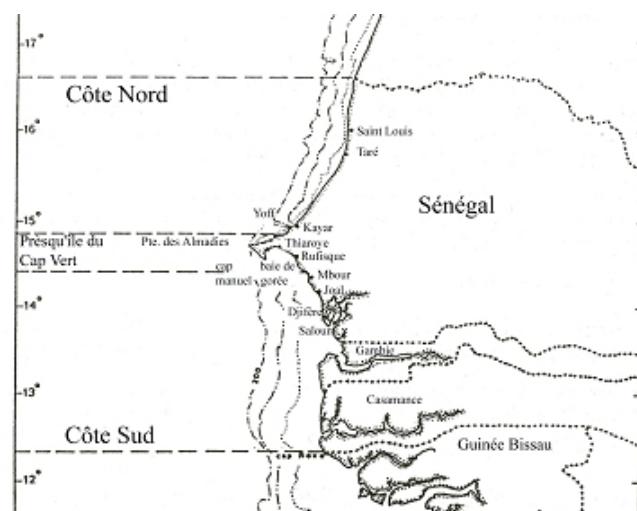


Figure 1. Le plateau continental Sénégalo-gambien.

au nord par la Mauritanie et au Sud par la Guinée Bissau. La zone couverte comprend les plateaux continentaux du Sénégal et de la Gambie. Ainsi, les espèces d'eaux profondes comme les merlus ne sont pas incluses dans le modèle. La superficie totale est de 27 600 km². La superficie du plateau continental Gambien représente 14% de celle de la zone Sénégal-gambienne. Le plateau continental est large de 27 milles au niveau de sa limite nord à Saint Louis, se réduit à 5 milles au niveau de la presqu'île du Cap vert, et s'élargit de nouveau jusqu'à 50 milles vers le sud.

Définition de la période

La saison choisie est celle de l'installation de l'upwelling côtier qui correspond à la période du mois de novembre à juin où les eaux sont froides et salées. Le modèle représente les années 1990.

Définition des différents groupes

Les oiseaux marins : les oiseaux marins dans la zone Nord Ouest Africaine sont des espèces migratrices et sont surtout présents durant la période de novembre à mars. Pour les besoins de ce modèle, les valeurs retenues sont tirées de l'écosystème de la zone sud Benguela (Crawford *et al.* 1991) soit une biomasse de 0,118 t·km⁻² avec une valeur de P/B égale à 0,12 an⁻¹ et de Q/B égale à 118 an⁻¹. La composition alimentaire comprend principalement le zooplancton, les poissons pélagiques et de petits poissons (Jarre-Teichmann *et al.* 1998).

Les mammifères marins (dauphins, baleines, etc.) : plusieurs espèces de dauphins et de baleines sont signalées le long des côtes de la zone Nord ouest africaine, dont *Balaenoptera physalus* et *Balaenoptera edeni* (Northridge 1984).

Leur régime alimentaire est composé essentiellement de céphalopodes, crustacés, poissons et zooplancton (Northridge 1984). Le rapport P/B a été retenu à 0,047 an⁻¹ pour tenir compte des captures accidentnelles.

Les pélagiques du large : les espèces tropicales et subtropicales qui intéressent cette étude sont exploitées saisonnièrement par des pêcheries de surface et accessoirement par les palangriers. Elles sont représentées essentiellement par l'albacore (*Thunnus albacares*), le listao (*Katsuwonus pelamis*), et le patudo (*Thunnus obesus*). Ces espèces sont de grands migrants et font l'objet d'une pêche à long rayon d'action, la plupart du temps en dehors des ZEE des pays producteurs. Les prises totales dans la zone d'étude sont d'environ 40 000 t (CRODT 1997). Les approches classiques de dynamique des populations ont permis d'estimer les biomasses pour tout l'Atlantique (ICCAT 1999a, b). Cependant compte tenu de la distribution des stocks et de la saisonnalité de la production, les biomasses dans la zone peuvent être estimées à 70 000 t.

Les valeurs de la mortalité naturelle (M) estimées pour les thonidés tropicaux sont de 0,6 à 0,8 an⁻¹. La mortalité totale (Z) de l'albacore, espèce représentative du groupe, est estimée à 0,8 an⁻¹ (ICCAT 1999 a et b) soit une valeur de Z d'environ 1,6 an⁻¹ (*Thunnus albacares*).

Les études réalisées sur le comportement alimentaire des thonidés montrent que les proies sont constituées de poissons, de crustacés et mollusques (Cayré *et al.* 1988).

Les thonidés côtiers et espèces voisines sont représentés par une dizaine d'espèces dont les plus importantes sont la thonine (*Euthynnus alletteratus*), la bonite à dos rayé (*Sarda sarda*), le maquereau bonite (*Scomberomorus tritor*) et l'auxide (*Auxis thazard*). Elles sont présentes dans la zone d'étude toute l'année et essentiellement pêchées par les unités artisanales.

Les captures enregistrées ces dernières années toutes espèces confondues atteignent une moyenne annuelle de 25 000 t. Aucune étude portant sur l'estimation de la biomasse de ces espèces n'est entreprise dans la zone. Cependant, ces espèces restent encore sous exploitées dans la zone (ICCAT 1999 a et b). On pourrait donc estimer des biomasses pouvant atteindre 80 000 t compte tenu de l'intérêt que suscitent ces espèces, des prises réalisées dans la région et des conclusions des scientifiques (T. Diouf, CRODT, com. pers.).

Les paramètres de croissance rapportés pour la thonine, *Euthynnus alletteratus*, de Pauly (1978 : $L_{\infty} = 99,5$ cm FL, $K = 0,315$ an $^{-1}$, $\Phi' = 3,49$) et de Diouf (1980 : $L_{\infty} = 112$ cm FL, $K = 0,126$ an $^{-1}$, $\Phi' = 3,20$) ont été utilisés pour calculer une valeur moyenne de $L_{\infty} = 106$ (FL, cm) et la valeur moyenne du coefficient de croissance, $\Phi' = 3,35$. Le paramètre von Bertalanffy, $K = 0,20$ an $^{-1}$, est calculé en utilisant l'équation : $\Phi' = \log K + 2 \cdot \log L_{\infty}$ de Pauly et Munro (1984 ; voir aussi Pauly 1979) avec ces paramètres moyens.

La valeur de mortalité naturelle retenue pour le groupe est celle obtenue pour cette espèce calculée à partir d'une version modifiée d'équation empirique de Pauly (1980), soit $M = 0,34$ an $^{-1}$ avec les paramètres de croissance estimés ci-dessus et une température moyenne du milieu à 22°C (à partir des valeurs rapportées par Gouriou 1993 : 24°C ; et par Samb 1988 : 20°C).

Supposant que la mortalité par pêche (F) est égale au taux d'exploitation, soit 0,5 an $^{-1}$, la valeur de Z (et alors, le rapport P/B), remonte à 0,84 an $^{-1}$. Le rapport Q/B = 9,5 fois le poids vif par année est estimé en utilisant l'équation empirique de Palomares et Pauly (1998) avec $L_{\infty} = 106$ cm = $W_{\infty} = 19\,239$ g et une température moyenne de 22°C pour un carnivore avec une nageoire caudale en forme de croissant, typique pour les thons.

Les études réalisées sur le comportement alimentaire de ces espèces par différents auteurs, dont Postel (1955) montrent que les proies sont constituées de petits pélagiques côtiers, de crustacés et de céphalopodes.

Les requins sont représentés tant par le nombre des espèces que par l'abondance des individus. Ces informations dérivent des campagnes expérimentales effectuées au Sénégal (Seret 1981 ; Caverivière *et al.* 1985).

Dans la zone Sénégalo-gambienne, un nombre d'espèces dominantes dans les débarquements appartiennent à la famille des Carcharhinidae. Les études réalisées par le CRODT indiquent une biomasse estimée à environ 5 600 t. Les captures moyennes annuelles des requins dans notre zone d'étude sont évaluées à 3 500 t de 1985 à 1996 (Dème 2000). Ces valeurs donnent une mortalité par pêche de 0,625 an $^{-1}$.

La biologie des sélaciens a été peu étudiée dans cette zone. Une des espèces, dont les paramètres de croissance ont été établis par Bransletter (1987), est *Carcharhinus limbatus* avec $L_{\infty} = 176$ cm, FL (soit 210 cm, LT) et $K = 0,27$ an $^{-1}$. A partir de l'équation de Pauly (1980), ces paramètres de croissance et une température moyenne de 22°C, une mortalité naturelle de 0,28 an $^{-1}$ a été estimée. Cette mortalité naturelle associée à la mortalité par pêche donnera un rapport P/B de 0,905 an $^{-1}$ qui sera utilisée pour le modèle.

Les raies, du fait de leur localisation sur le fond, ont un comportement alimentaire très différent de celui des requins. La biomasse est d'environ 3 100 t (Dème 2000). Les captures moyennes annuelles s'élèvent à 2 300 t. Ces valeurs donnent alors une mortalité par pêche approximative de 0,7 an $^{-1}$.

L'espèce représentative du groupe sera *Rhinobatos rhinobatos*, pour laquelle seule la longueur totale maximale est connue, $L_{\max} = 100$ cm (Schneider 1990). Cette espèce est assumée comparable à *Raja clavata* pour laquelle nous avons $L_{\infty} = 105$ cm (LT) et $K = 0,22$ an $^{-1}$ (Brander et Palmer 1985). L'équation de Pauly (1980) et une température de 22°C, donnent une mortalité naturelle de 0,3 an $^{-1}$, soit $Z = 1,0$ an $^{-1}$ si on y ajoute la mortalité par pêche. Une valeur moyenne de Q/B = 6 an $^{-1}$ a été estimée basée sur les valeurs extraites de De la Cruz-Aguero (1993), Opitz (1993) Paula e Silva *et al.* (1993). L'alimentation des raies est essentiellement composée de crustacés et autres animaux benthiques (Caverivière et Andriamirado, 1997).

Les céphalopodes : les céphalopodes sont habituellement pêchés au large du Maroc et en Mauritanie. Dans l'Atlantique Centre Est, ce sont les poulpes (*Octopus* spp.) et les seiches (*Sepia* spp.) qui dominent dans les prises de céphalopodes. Dans la zone Sénégambienne le poulpe (*Octopus vulgaris*) a connu une explosion remarquée en 1986; elle s'expliquerait par les effets combinés des facteurs de l'environnement et la baisse de la prédation sur les phases larvaires et juvéniles. Le calmar (*Loligo vulgaris*) est surtout pêché en Mauritanie. Les céphalopodes dans la zone Sénégambienne sont constitués principalement de poulpes et de seiches. Suivant les années, de fortes biomasses de poulpes sont observées dans la zone d'étude. La biomasse moyenne de céphalopode peut être estimée à environ 30 000 t avec des captures moyennes

annuelles de 10 000 t. Le rapport Q/B = 11,7 an⁻¹ est tiré de Opitz (1993). La composition alimentaire comprend essentiellement les poissons et le zooplancton (Diatta *et al.* 2001).

Les demersaux côtiers varient selon le type de fond marin et la profondeur. Ils sont constitués d'une gamme très variée d'espèces qui font l'objet d'une exploitation soutenue. Certains vivent sur les sédiments meubles dans les zones d'estuaires situées en deçà des 30 m. Les espèces constituant ces peuplements sont liées à la présence des eaux chaudes qui sont piégées en saison froide dans des zones côtières en deçà des 20 m et qui, en saison chaude, s'étendent jusqu'au sommet de la thermocline (entre 30 et 40 m). Dans ce milieu à forte productivité biologique et aux caractéristiques physico-chimiques variables, se développent des espèces eurybathes et eurythermes appartenant principalement aux familles des sciaenidés (*Pseudotolithus* spp.), polynémidés (*Galeoides* spp.), carangidés (*Scyris* spp.), et cynoglossidés (*Cynoglossus* spp.).

D'autres vivent sur des sédiments de nature assez diverse, allant de la vase à la roche, les fonds étant situés entre 30 et 100 m. Les espèces représentatives de ces milieux sont inféodées aux eaux froides qu'elles retrouvent en saison chaude, soit sous la thermocline dans les zones où celle-ci est présente, soit par migration vers les latitudes plus septentrionales (Pauly 1997). On rencontre sur les fonds durs des sparidés (*Dentex* spp.), des serranidés (*Epinephelus* spp.) et sur les fonds meubles des sparidés (*Pagellus* spp. et *Sparus* spp.), des mullidés (*Pseudupeneus* spp.).

Les poissons demersaux côtiers varient selon le type de fond et la profondeur. Ils sont constitués d'une gamme variée d'espèces qui font l'objet d'une exploitation soutenue. La plupart de ces espèces sont surexploitées. D'après une synthèse effectuée sur les 8 campagnes de chalutage menées entre 1986 et 1991 (Caverivière et Thiam 1992), on remarque une baisse importante de la biomasse exploitable en saison froide entre 1986 et 1991 ; elle passe de 173 000 t à 81 000 t.

La valeur de biomasse disponible récemment dans la zone est estimée à partir de celle obtenue sur le plateau continental de la Gambie par le N/O *Dr. Fridtjof Nansen* en 1995 (Saetersdal *et al.* 1995) qui est de 21 600 t. Cette valeur extrapolée à l'ensemble de la zone Sénégambienne indique une estimation d'environ 129 600 t, soit 4,7 t·km⁻². Les captures moyennes annuelles se situeraient autour de 90 000 t. Ces valeurs donnent une mortalité par pêche de 0,7 an⁻¹.

Les sparidés peuvent caractériser ce groupe compte tenu de l'importance de ces espèces dans les débarquements. Le pageot peut être considéré comme représentatif pour les sparidés. Franqueville (1983) estime la mortalité du pageot à 0,4 an⁻¹ pour des individus adultes. Cet auteur observe une augmentation de la mortalité avec l'âge du poisson. Pour le modèle, nous utiliserons l'estimation par la méthode de Pauly (1980) avec $L_\infty = 37$ cm (LT) et $K = 0.24$ an⁻¹ en saison froide ou saison d'upwelling soit $M = 0,5$ an⁻¹ pour une température moyenne de 22°C (Dah *et al.* 1991). Alors, le rapport P/B sera de 1,2 an⁻¹. L'équation de Palomares et Pauly (1998) donne une valeur de Q/B = 6,0 an⁻¹.

La composition alimentaire de ces espèces est variable. Les études des contenus stomacaux comprennent des crustacés, du zooplancton, des poissons pélagiques, des céphalopodes, du benthos et des détritus (Franqueville 1983, Fischer *et al.* 1981).

La sardinelle ronde et la sardinelle plate : les poissons pélagiques côtiers constituent, en tonnage débarqué, les ressources marines les plus importantes de la zone d'étude et sont les mieux partagés du fait de la migration. Sur une moyenne de plusieurs années, les pélagiques côtiers peuvent atteindre 70 % des prises déclarées (Samb, 1997).

Les ressources pélagiques côtières exploitées sont constituées principalement par les groupes de clupéidés, de carangidés et de scombridés. Les clupéidés sont principalement les deux espèces de sardinelles (*Sardinella aurita* et *Sardinella maderensis*) et le bonga ou l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*) qui vivent dans les estuaires et les zones côtières. Les sardinelles seront considérées comme espèces représentatives dans cette étude.

La biomasse estimée des sardinelles résulte des résultats des campagnes du N/O *Dr Fridtjof Nansen* qui a eu à effectuer annuellement, durant les mois de novembre de 1995 à 1999 des campagnes de prospections acoustiques dans les ZEE du Sénégal et de la Gambie (Saetersdal *et al.* 1995 ; Toresen 1996 à 1998 ; Toresen et Kolding 1999 ; et Samb et Pauly 2000). La valeur de biomasse moyenne pour la sardinelle

ronde est de 237 000 t et 373 000 t pour la sardinelle plate. Les captures moyennes annuelles des sardinelles rondes et plates s'élèvent respectivement à 139 000 t et à 82 000 t (Saetersdal *et al.* 1995 ; Toresen 1996 à 1998 ; Toresen et Kolding 1999 ; et Samb et Pauly 2000).

L'estimation de la mortalité des sardinelles, de 0,54 à 1,24 an⁻¹, a été réalisée dans cette zone par plusieurs auteurs notamment Camarena-Luhrs (1986), Samb (1986), et Fréon (1988). Pour ce modèle nous retenons une valeur de mortalité naturelle de 0,96 an⁻¹ pour la sardinelle ronde qui, avec une mortalité par pêche de 0,58 an⁻¹, nous permet de retenir une valeur de P/B de 1,54 an⁻¹. Pour la sardinelle plate une mortalité naturelle de 0,5 an⁻¹ a été retenue et avec une mortalité par pêche de 0,22 an⁻¹ on obtient un P/B de 0,72 an⁻¹.

La composition alimentaire des deux espèces comprend essentiellement le zooplancton et le phytoplancton (Nieland 1982 ; Medina-Gaertner 1985).

Les autres pélagiques côtiers : les carangidés exploités dans la zone sont le chinchar noir (*Trachurus trecae*) et le chinchar jaune (*Decapterus rhonchus*). Le maquereau espagnol (*Scomber japonicus*) signalé sur toute la côte Ouest Africaine fait l'objet de captures insignifiantes.

Parmi les espèces capturées secondairement dans les pêcheries pélagiques côtières, on peut citer : le pelon (*Brachydeuterus auritus*), le plat-plat (*Chloroscombrus chrysurus*), la ceinture ou poisson sabre (*Trichiurus lepturus*). Le sompatt (*Pomadasys jubelini*) présente de forte abondance surtout en saison de transition mais reste toute l'année une cible pour les pêcheries.

Les espèces dominantes dans ce groupe sont les chincharts en l'occurrence le chinchar noir ou *Trachurus trecae*. La biomasse moyenne calculée lors des campagnes du N/O *Dr Fridtjof Nansen* durant ces cinq dernières années pour les carangidés et autres espèces associées est de 362 200 t. Les captures moyennes annuelles sont estimées autour de 62 000 t (Saetersdal *et al.* 1995 ; Toresen 1996 à 1998 ; Toresen et Kolding 1999).

La mortalité naturelle du chinchar noir est estimée à 0,5 an⁻¹ d'après Maxim (1995). Le rapport production sur biomasse sera estimé à Z = 1,1 an⁻¹ (mortalité naturelle de 0,5 an⁻¹ et une Z = 0,6 an⁻¹). La composition alimentaire des chincharts en général comprend du zooplancton, du phytoplancton et d'autres pélagiques (Kompowski et Słosarczyk, 1976).

Le zooplancton : les études sur la production secondaire, réalisées uniquement autour de la presqu'île du Cap-Vert, indiquent une forte relation entre l'abondance du zooplancton et l'intensité de l'upwelling. Dans cette zone, les copépodes semblent constituer la majeure partie de la biomasse zooplanctonique assez élevée de janvier à avril. La biomasse du zooplancton sera de 20,6 t·km⁻² (Touré 1983).

Benthos : Le macrobenthos est important pour la nourriture des poissons demersaux mais les connaissances acquises sont assez sommaires. Le rapport P/B de 1,2 an⁻¹ pour le macrobenthos et 4,0 an⁻¹ pour le meiobenthos est tiré d'écosystème à upwelling. Les Q/B de 30 an⁻¹ pour le meiobenthos et de 10 an⁻¹ pour le macrobenthos sont tirés de l'étude de Olivieri *et al.* (1993). Les différents autres paramètres introduits dans le modèle notamment pour les producteurs benthiques sont tirés de l'étude de Jarre-Teichmann *et al.* (1998). La valeur supposée de Q/B sera 50 an⁻¹ pour les producteurs benthiques.

Le phytoplancton : La production primaire a été étudiée dans la zone par plusieurs auteurs (Voiturier et Herblan, 1982). Cette zone de forte production est riche en oxygène et est influencée par le système des courants superficiels. Dans ces zones d'upwelling, la structure thermique remonte alors que la couche homogène pauvre en nitrates disparaît. Le maximum de production primaire se trouve en surface dans cette zone où se trouvent réunis les sels nutritifs et la lumière nécessaire à la production. En février et mars, les valeurs maximales de production sont de 70 à 80 mg·m⁻² le long de la côte Sénégalo-mauritanienne (Voiturier et Herblan, 1982). Pour les besoins de cette présente étude, une biomasse moyenne de 82,0 t·km⁻² sera retenue.

MODÉLISATION ECOSIM

La pêcherie dans la zone comporte un volet artisanal en perpétuel « développement » et une pêche industrielle renfermant une flottille étrangère opérant dans le cadre d'accords de pêche. Face à la raréfaction des ressources, la coexistence de ces types de pêcheries soulève fréquemment des difficultés en matière de gestion.

L'application de la routine Ecosim dans le modèle permet de définir des scénarios en matière de gestion et de visualiser les conséquences dans la pêcherie. Dans le cadre de cette étude les scénarios suivants sont explorés en relation avec les interrogations des parties intéressées :

- Le gel de l'effort de pêche artisanal à son niveau actuel et un accroissement durant six ans de l'effort de pêche industriel jusqu'à ce qu'il atteigne le double de son effort de pêche actuel (scénario 1) ;
- Le gel de l'effort de pêche industriel à son niveau actuel et un accroissement durant six ans de l'effort de pêche artisanal jusqu'à ce qu'il atteigne le double de son effort de pêche actuel (scénario 2) ;
- Une augmentation durant six ans de l'effort des deux pêcheries jusqu'au niveau du double de l'effort total actuel (scénario 3) ;
- Le gel de l'effort de pêche artisanal à son niveau actuel et une diminution durant six ans de l'effort de pêche industriel jusqu'à ce qu'il atteigne la moitié de son effort de pêche actuel (scénario 4) ;
- Le gel de l'effort de pêche industriel à son niveau actuel et une diminution durant six ans de l'effort de pêche artisanal jusqu'à ce qu'il atteigne la moitié de son effort de pêche actuel (scénario 5) ;
- Une diminution durant six ans de l'effort des deux pêcheries jusqu'au niveau de la moitié de l'effort total actuel (scénario 6).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

La mise en oeuvre du modèle donne des résultats dont l'analyse permet de se rendre compte de la situation d'équilibre. En effet, des ajustements sur les données d'entrée (biomasse, mortalité et composition alimentaire) ont été faits jusqu'à l'obtention de valeurs EE (rendement écotrophique de chaque groupe) comprises entre 0 et 1.

Le Tableau 1 présente les estimations de P/B, Q/B, EE et P/Q. Les valeurs du rendement écotrophique EE sont inférieures à 1 et indiquent l'équilibre du modèle. Certains groupes notamment les requins et les pélagiques côtiers ont des valeurs de EE élevées. Dans un écosystème exploité depuis des décennies la plupart de la production est orientée vers la pêche quand elle ne sert pas à l'alimentation d'autres groupes.

La plupart des groupes ont des valeurs du rapport production sur consommation P/Q comprises entre 0,1 et 0,3 et paraissent physiologiquement correctes. Ces valeurs sont encore plus faibles pour les prédateurs actifs comme les oiseaux et mammifères marins. Le Tableau 2 présente la composition alimentaire des différents groupes du modèle. Pour les besoins de l'équilibre du modèle des ajustements ont été faits sur les pourcentages sans affecter la pertinence biologique des comportements alimentaires des différents groupes. L'essentiel de la consommation dans le système de l'upwelling Sénégalais est associé aux petits pélagiques côtiers et au zooplancton. Cette observation est similaire à celle effectuées dans d'autres écosystèmes notamment au Pérou, dans l'écosystème du Benguela et au NE du Venezuela (Jarre-Teichmann 1998 ; Mendoza 1993).

Tableau 1. Valeurs de biomasse, P/B et Q/B utilisées dans le modèle Sénégalo-gambien et les valeurs de EE, et P/Q obtenues par Ecopath (entre parenthèses) en 1990.

Nom de groupe	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B (an ⁻¹)	Q/B (an ⁻¹)	P/Q	EE
Oiseaux marins	3.8	0.118	0.120	118.000	(0.001)	(0.000)
Mammifères marins	3.4	0.039	0.047	17.265	(0.003)	(0.000)
Thonidés du large	3.3	2.540	1.600	4.769	(0.336)	(0.379)
Thonidés côtiers	3.3	2.890	0.800	9.500	(0.084)	(0.389)
Requins	3.5	0.290	0.905	3.516	(0.257)	(0.495)
Raies	2.7	0.112	1.000	6.000	(0.167)	(0.804)
Céphalopodes	3.2	1.087	1.900	11.700	(0.162)	(0.860)
Demersaux côtiers	2.3	4.696	1.200	6.000	(0.200)	(0.703)
Sardinelle ronde	2.8	8.594	1.540	20.200	(0.076)	(0.995)
Sardinelle plate	2.8	13.536	1.200	13.900	(0.086)	(0.941)
Autres pélagiques	2.8	13.116	1.100	10.635	(0.103)	(0.938)
Zooplancton	2.0	20.636	58.356	274.805	(0.212)	(0.355)
Meiobenthos	2.1	19.600	4.000	30.000	(0.133)	(0.959)
Macrobenthos	2.2	93.000	1.200	10.000	(0.120)	(0.903)
Producteurs benthiques	1.0	10.500	15.000	—	—	(0.551)
Phytoplancton	1.0	82.014	138.189	—	—	(0.510)
Rejets	1.0	0.001	—	—	—	(0.000)
Détritus	1.0	10.000	—	—	—	(0.160)

Tableau 2. Composition alimentaire des différents groupes du modèle Sénégalo-gambien en 1990.

Proies \ Prédateurs	Oiseaux marins	Mamm. marins	Thon. du large	Thon. côtiers	Requins	Raies	Céphalo.
Oiseaux marins	—	—	—	—	—	—	—
Mammifères marins	—	—	—	—	—	—	—
Thonidés du large	—	—	—	—	0.100	—	—
Thonidés côtiers	—	—	—	—	—	—	—
Requins	—	—	—	—	—	—	—
Raies	—	—	—	—	—	—	—
Céphalopodes	—	0.10	0.05	0.025	—	—	—
Demersaux côtiers	—	0.05	—	—	0.100	0.140	0.037
Sardinelle ronde	0.3	0.10	0.05	0.100	0.125	—	0.030
Sardinelle plate	0.3	0.20	0.10	0.200	0.150	—	0.060
Autres pélagiques	0.4	0.10	0.15	0.100	0.100	—	0.050
Zooplancton	—	0.45	0.65	0.575	0.425	—	0.573
Meiobenthos	—	—	—	—	—	0.085	—
Macrobenthos	—	—	—	—	—	0.375	0.250
Producteurs benthiques	—	—	—	—	—	0.400	—
Phytoplancton	—	—	—	—	—	—	—
Rejets	—	—	—	—	—	—	—
Détritus	—	—	—	—	—	—	—
Import	—	—	—	—	—	—	—
Somme	1.0	1.00	1.00	1.000	1.000	1.000	1.000

Tableau 2. continuation.

Proies \ Prédateurs	Dem. côtiens	Sard. ronde	Sard. plate	Autres pél.	Zoopl..	Meioben.	Macroben.
Oiseaux marins	—	—	—	—	—	—	—
Mammifères marins	—	—	—	—	—	—	—
Thonidés du large	—	—	—	—	—	—	—
Thonidés côtiers	—	—	—	—	—	—	—
Requins	—	—	—	—	—	—	—
Raies	—	—	—	—	—	—	—
Céphalopodes	0.002	—	—	—	—	—	—
Demersaux côtiers	—	—	—	—	—	—	—
Sardinelle ronde	0.001	—	—	—	—	—	—
Sardinelle plate	0.001	—	—	—	—	—	—
Autres pélagiques	0.005	—	—	—	—	—	—
Zooplancton	0.140	0.8	0.75	0.8	—	—	—
Meiobenthos	0.025	—	—	—	—	—	0.08
Macrobenthos	0.100	—	—	—	—	0.05	0.07
Producteurs benthiques	0.375	—	—	—	—	0.05	0.05
Phytoplancton	0.155	0.2	0.25	0.2	1	—	—
Rejets	0.000	—	—	—	—	—	—
Détritus	0.196	—	—	—	—	0.90	0.80
Import	—	—	—	—	—	—	—
Somme	1.000	1.0	1.00	1.0	1	1.00	1.00

La Figure 2 présente les impacts directs et indirects entre les groupes. Dans la plupart des cas, le groupe a un impact positif sur la plupart des espèces qui s'alimentent à son détriment. C'est le cas du zooplancton avec les pélagiques côtiers. C'est également le cas des pélagiques hauturiers qui se nourrissent entre autres de sardinelles. Les groupes ont généralement des impacts négatifs sur eux mêmes en raison de leur compétition.

La Figure 3 présente le flux de biomasse tel que estime par le modèle. Il présente des fortes similitudes avec celle du Pérou (Jarre-Teichmann 1998). Les groupes phytoplancton et détritus se trouvent au niveau trophique 1, par définition. Au niveau 2,0-2,5 est localisé le zooplancton. Comme dans l'écosystème du Pérou, les pélagiques côtiers occupent le niveau trophique 2,5-3,0. En revanche par rapport au Pérou, seuls les demersaux du large sont au niveau 3,5. Les demersaux côtiers restant au niveau 3,0. Au niveau compris entre 3,5 et 4,0 se situent les grands prédateurs. On y retrouve également les céphalopodes.

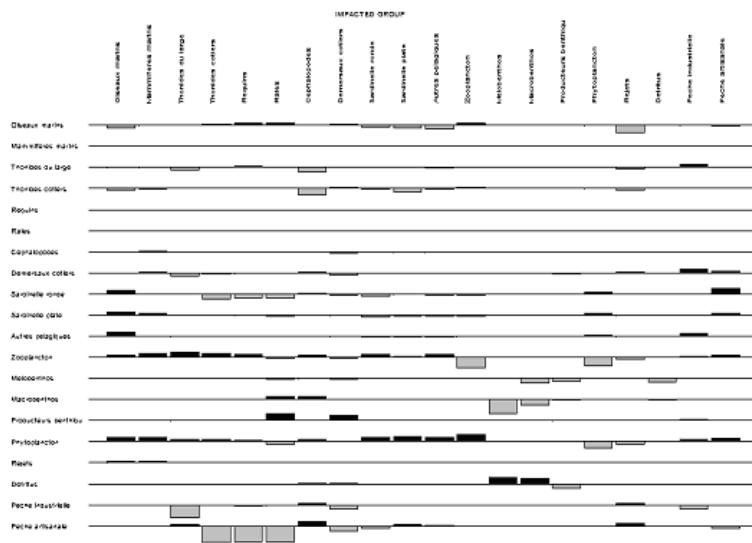


Figure 2. Impacts trophiques entre les groupes du modèle Sénégalogambien.

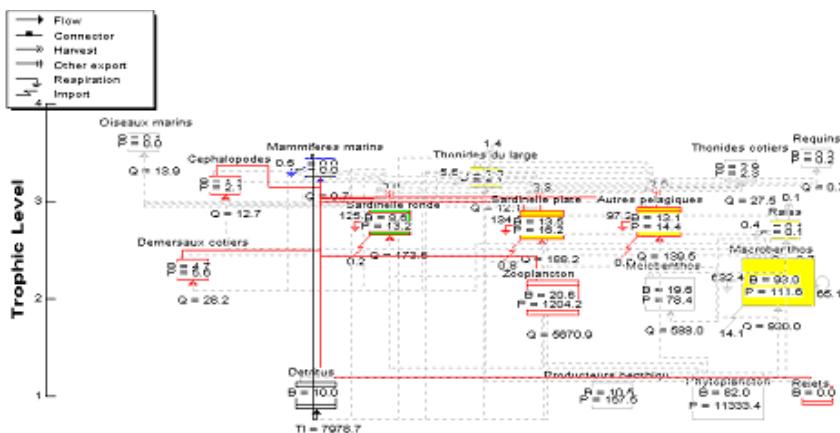


Figure 3. Flux de biomasse du modèle Sénégalo-gambien.

Le niveau trophique moyen des captures estimé par le modèle, 2,87, ce qui est bas par rapport à d'autres écosystèmes comparables.

Comme dans les écosystèmes à upwelling déjà décrits, l'essentiel de la biomasse et de la production se retrouve dans les groupes pélagiques. Les flux les plus importants sont déterminés par les interactions entre le phytoplancton, le zooplancton et les pélagiques côtiers si bien qu'on peut admettre que l'écosystème Sénégalo-gambien est surtout régi par l'existence des sardinelles.

Le Tableau 3 présente un résumé permettant de caractériser l'écosystème Sénégalo-gambien. La biomasse totale excluant les détritus est de 272 t·km⁻² avec comme composante majeure les sardinelles. L'écosystème Sénégalo-gambien présente une forte maturité avec un rapport de la production primaire sur la respiration évaluée à 2,24 et un rapport production primaire sur biomasse estimé à 41,5 an⁻¹. Cette abondance de phytoplancton et de zooplancton constituant l'essentiel de la consommation des sardinelles est à prendre en compte pour expliquer le niveau d'abondance des sardinelles qui, malgré une importante exploitation, reste assez stable depuis de nombreuses années.

Le Tableau 4 présente les résultats de la simulation sur une durée de dix ans avec l'examen des différents scénarios déjà retenus. Il apparaît qu'une hausse (combinée ou non) de l'effort des deux types de pêcherie affecte principalement les demersaux côtiers, les thonidés du large, les raies et les requins. L'abondance des céphalopodes et du groupe autres pélagiques est moins perturbée.

Dans le cas de baisse combinée ou non de l'effort, les captures totales accusent naturellement une baisse, mais la biomasse des différents groupes, notamment les demersaux côtiers et sélaciens, ne présente aucun signe d'effondrement. Une baisse de l'effort de la pêche artisanale mène à une forte abondance des sélaciens.

Il semble en conséquence tout à fait indiqué de préconiser dans le cas de cette pêcherie une réduction de l'effort, ou tout au moins d'éviter toute augmentation de l'effort, en vue de permettre aux différents stocks actuellement menacés d'effondrement de recouvrer un niveau d'abondance acceptable.

En conclusion, la zone d'étude fait partie de l'écosystème NW africain sous influence du courant des canaries. Les travaux de Jarre-Teichmann (1998) sur la modélisation trophique de l'ensemble de la zone ont déjà mis en évidence l'importance et le rôle des poissons pélagiques, principalement la sardine, dans la structure trophique décrite. Toutefois, l'aire de distribution de la sardine ne concerne pas la zone

Tableau 3. Résumé statistique caractérisant le modèle de l'écosystème Sénégalo-gambien.

Paramètre	Valeur	Unité
Somme totale de consommation	7787	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale des exportations	6714	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale des flux respiratoires	4777	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale des flux aux détritus	7979	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme de tous les flux	27256	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale de la production	12941	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Niveau trophique moyen des captures	2,77	—
Rendement brut (capture / p.p. nette)	0,001479	—
Production primaire totale nette calculée	11491	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Production primaire totale/respiration totale	2,41	—
Production du système nette	6714	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Production primaire totale/biomasse totale	42,1	—
Biomasse totale (sans détritus)	273	t·km ⁻²
Captures totales	17,0	t·km ⁻² ·an ⁻¹

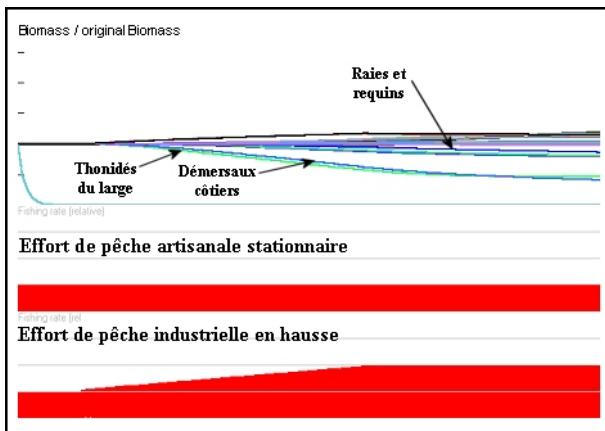


Figure 4. Résultat de la simulation du scénario 1 (seul effort de pêche industrielle en hausse).

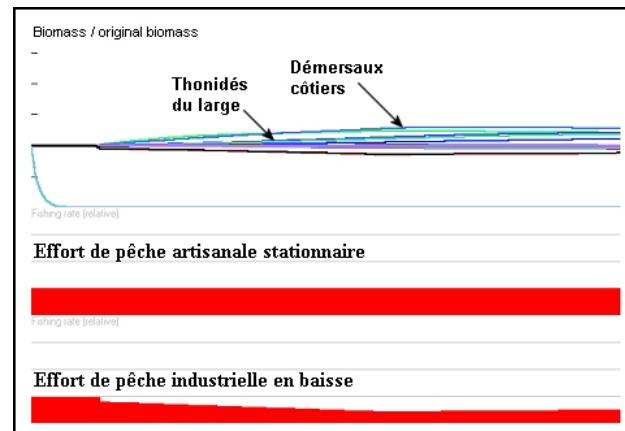


Figure 6. Résultat de la simulation scénario 4 (seul l'effort de pêche industrielle en baisse).

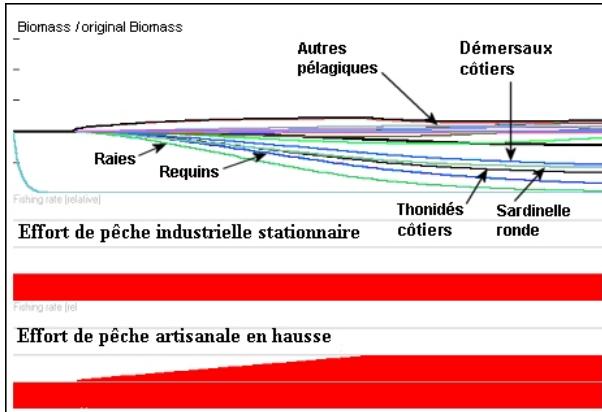


Figure 5. Résultat de la simulation scénario 2 (seul effort de pêche artisanale en hausse).

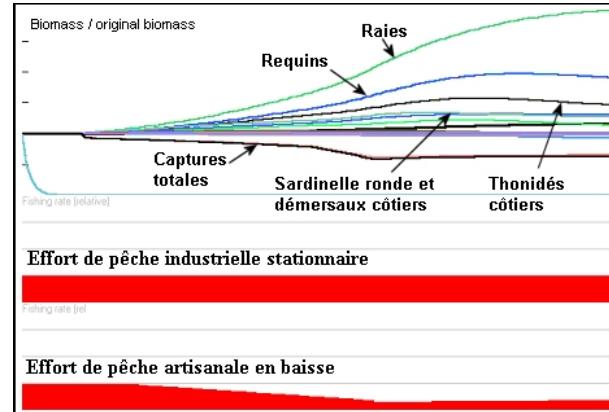


Figure 7. Résultat de la simulation Scénario 5 (seul l'effort de pêche artisanale en baisse).

Tableau 4. Définitions et résultats des différents scénarii.

Scénario	Pêche artisanale	Pêche industrielle	Biomasse et/ou captures en déclin	Biomasse en hausse
1	Status quo	En hausse	Raies, requins, thonidés large, demersaux côtiers	Sardinelle ronde, céphalopodes
2	En hausse	Status quo	Raies, requins, thonidés large, demersaux côtiers, sardinelle ronde, Thonidés côtiers	Céphalopodes, autres pélagiques
3	En hausse	En hausse	Raies, requins, thonidés large, demersaux côtiers, sardinelle ronde, Thonidés côtiers	Céphalopodes, autres pélagiques, sardinelle plate
4	Status quo	En baisse	Captures totales	Demersaux côtiers, thonidés large, requins et raies
5	En baisse	Status quo	Captures totales	Demersaux côtiers, thonidés large, requins, raies, sardinelle ronde
6	En baisse	En baisse	Captures totales	Demersaux côtiers, thonidés large, thonidés côtiers, requins, raies, sardinelle ronde

Sénégal-gambienne où les espèces dominantes sont les deux sardinelles. Aussi, cette étude met en évidence la structure trophique de l'écosystème Sénégal-gambien avec un rôle important occupé par les sardinelles aussi bien comme proies que comme espèces ciblées par les pêcheries. La modélisation fait

apparaître des similitudes avec nombres d'écosystèmes mais un niveau trophique bas des captures en considérant les estimations dans d'autres zones.

Cette zone d'étude connaît une surexploitation de la plupart des espèces demersales côtières et en matière d'aménagement, un report d'effort sur d'autres espèces comme les sardinelles, dont l'abondance et la relative stabilité sont régulièrement mises en évidence par des campagnes de prospection acoustique, doit être mieux analysé eu égard au rôle de ces espèces dans le maintien du réseau trophique. De même il serait judicieux d'assurer un suivi de cet effort en concertation avec les pays partageant cette ressource migratrice.

Les résultats de la simulation (Figures 4-7) indiquent qu'il est indispensable de réduire l'effort de pêche en vue d'éviter l'effondrement voire l'extirpation de certaines espèces comme les demersaux côtiers.

Par ailleurs, il apparaît que ce modèle devrait être réactualisé au fur et à mesure de la disponibilité des données en matière d'évaluation des biomasses des espèces demersales. Des investigations tenant compte, d'une manière explicite, du caractère migratoire de plusieurs espèces devront également être explorées.

REFERENCES

- Brander, K. and D. Palmer. 1985. Growth rate of *Raja clavata* in the north east Irish Sea. J. Cons. int. Explor. Mer 42:125-128.
- Bransletter, S. 1987. Age and growth validation of newborn sharks in laboratory aquaria with comments on the life story of the Atlantic sharpnose shark. Copeia 2: 291-299.
- Camarena-Luhrs, T. 1986. Les principales espèces de pélagiques côtiers au Sénégal : Biologie et évaluation des ressources. Thèse, Université de la Bretagne Occidentale. 188 p.
- Caverivière, A. et al. 1985. Prospection et évaluation des ressources halieutiques profondes au Sénégal. Document scientifique du CRODT. Janvier 1985. 235 p.
- Caverivière, A. and G.A.R. Andriamirado. 1997. Minimal fish predation for the pink shrimp *Penaeus notialis* in Senegal (West Africa). Bull. Mar. Sci. 61(3): 685-695.
- Caverivière, A. and M. Thiam. 1992. Indices d'abondances et niveaux d'exploitation des espèces demersales du plateau continental Sénégalais. Estimations à partir des résultats des campagnes de chalutage stratifié (1986-1991). CRODT. Doc. Sci. n°132.
- Cayré P., J.M. Kothias, M. Stretta and T. Diouf. 1988. La biologie des thonidés de l'Atlantique tropical Est, p 157-264. In: A. Fonteneau and J. Marcille (eds.) Ressources, pêche et biologie des thonidés tropicaux de l'Atlantique tropicale Centre Est. FAO. Doc. Tech. Pêches (292).
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992a. A guide to the Ecopath II software system (version 2.1). ICLARM Software Series No. 6. 72 p.
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992b. The ECOPATH II – software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecol. Modelling 61: 169-185.
- Crawford, R.J.M., P.G. Ryan and A.J. Williams. 1991. Seabird consumption and production in the Benguela and Western Agulhas ecosystems. S. Afr. J. Mar. Sci. 11: 357-375.
- CRODT. 1997. Bulletin statistiques des pêches. Document Centre du Recherches Océanographiques de Dakar Thiaroye.
- Dah, A., M. Girardin and M. Vall. 1991. Les poissons de la communauté à sparidés, p. 99-116. In: P. Chavance and M. Girardin (eds.) L'environnement, les ressources et les pêcheries de la ZEE Mauritanienne. CRNOP, Nouadhibou.
- De la Cruz-Aguero, G. 1993. A preliminary model of Mandinga lagoon, Veracruz, Mexico, p. 193-196. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Dème, M. 2000. Exploitation, gestion et conservation des stocks de requins : état des lieux au Sénégal. Document de la Commission sous régionale des pêches, Dakar Thiaroye.
- Diatta, Y., F. L. Ba, C. Capape, 2001. Rôle trophique du poulpe commun, *Octopus vulgaris*, chez les éasmobranches de la côte du Sénégal (Atlantique oriental tropical) Comparaison avec les espèces des côtes Tunisiennes (Méditerranée centrale). Acta Adriat. 42 (1): 77-88.
- Diouf, T. 1980. Pêche et biologie de trois scombridae exploités au Sénégal: *Euthynnus alletteratus*, *Sarda sarda* et *Scomberomorus tritor*. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, France. 159 p.
- Domain, F. 1976. Les fonds de pêche du plateau continental ouest africain entre 17°N et 12°N. D.S.P. Centre de Recherche océanographique Dakar n° 61.
- Fischer , W., G. Bianchi and W.B. Scott. 1981. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Atlantique centre-est ; zones de pêches 34, 47 (en partie). Canada Fonds de dépôts. Ottawa, Ministère des Pêcheries et Océans, en accord avec la FAO, Vols. 1-7.
- Franqueville, C. 1983. Biologie et dynamique de population des daurades (*Pagellus bellottii*, Steindacher, 1982) le long des côtes Sénégalaises. Thèse Doc. D'Etat. Université d'Aix-Marseille II. 276 p.
- Fréon, P. 1988. Réponses et adaptation des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu ; analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Études et thèses, ORSTOM, Paris.
- Gouriou. 1993. The environment in the Eastern Tropical Atlantic, p. 11-30. In: A. Fonteneau and J. Marcille (eds.) Resources, fishing and biology of the tropical tuna in the Eastern Central Atlantic. FAO Fish. Rech. Pap. 292, FAO, Rome. 354 p.
- ICCAT. 1999a. Rapport de la période biennale 1998-1999. 1^{re} partie (1998)-Vol. 1. Version Française. Madrid, Espagne.
- ICCAT. 1999b. Rapport de la période biennale 1998-1999. 1^{re} partie (1998)-Vol. 2. Version Française. Madrid, Espagne.
- Jarre-Teichmann, A. 1998. The potential role of mass balance models for the management of upwelling ecosystems. Ecological Applications/Supplement 8(1): 93-103.
- Jarre-Teichmann, A. and D. Pauly. 1993. Seasonal changes in the Peruvian upwelling ecosystem, p. 307-314. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Jarre-Teichmann, A., L.J. Shannon, C.L. Moloney and P.A. Wickens,1998. Comparing trophic flows in the Southern Benguela to those in other upwelling ecosystems. S. Afr. J. mar. Sci. 19: 391-414.

- Kompowski, A. and W. Słosarczyk. 1976. Some investigations on horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the ICSEAF area in 1973. Colln. Scient. Pap. int. Comm. SE Atl. Fish. 3: 27-38.
- Maxim, C. 1995. Horse mackerel and false scad stock assessment and catch projections, CECAF Division 34.1.3 and 34.3.1. Sci. Mar. 59(3-4): 611-627.
- Medina-Gaertner, M. 1985. Etude du zooplancton côtier de la Baie de Dakar et de son utilisation par les poissons comme source de nourriture. Thèse, Uni. Bret. Occident. 141 p.
- Mendoza, J.J. 1993. A preliminary biomass budget for the northeastern Venezuela shelf ecosystem, p. 285-297. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. ICLARM, Manila, Philippines.
- Nieland, H. 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast Senegal Rapp. P.-V. Réun. J. Cons. int. Explor. Mer 180: 369-373.
- Northridge, S.P. 1984. World review of interactions between marine mammals and fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 251. Rome. 190 p.
- Olivieri, R.A., A. Cohen and F.P. Chavez. 1993. An ecosystem model of Monterey Bay, California, P. 315-322. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Opitz, S. 1993. A quantitative model of the trophic interactions. in a Caribbean coral reef ecosystem, p. 259-268. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1998. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Marine and Freshwater Research 49(5): 447-453.
- Parrish, R.H., A. Bakun, D.M. Husby and C.S. Nelson. 1983. Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction, p. 751-777. In: G.D. Sharp and J. Csirke (eds.) Proceeding of the experts consultation to examine changes in the abundance and species composition of neritic fish resources. San José, Costa Rica, April 1983. FAO Fish. Rep. 291(3).
- Paula e Silva, R. de, R., M.I. Sousa and A. M. Caramelo. 1993. The Maputo Bay ecosystem (Mozambique), p. 214-223. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. ICLARM, Manila, Philippines.
- Pauly, D., 1978. A preliminary compilation of fish length growth parameters. Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts-Univ. Kiel (55):1-200.
- Pauly, D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts Univ. Kiel 63. 156 p.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer 39(2): 175-192.
- Pauly, D. 1997. Méthodes pour l'évaluation des ressources halieutiques. Cépadués-éditions, Toulouse. 288 p.
- Pauly, D. and J. Munro. 1984. Once more on growth comparison in fish and invertebrates. Fishbyte 2(1):21.
- Postel, E. 1955. Résumé des connaissances acquises sur les Clupéidés de l'Ouest Africain. Rapp. J. Cons. int. Explor. Mer 137: 14-17.
- Saetersdal, G. et al. 1995. Survey of the pelagic fish resources off North West Africa. Senegal-Gambia. 7-16 November 1995. NORAD/FAO/UNDP GLO 82/001. 16 p.
- Samb, B. 1988. Seasonal growth, mortality, recruitment pattern of *Sardinella maderensis* off Senegal, p. 257-271. In: : S.C. Venema, J.M. Christensen and D. Pauly (eds.) Contributions to tropical fisheries biology. FAO/DANIDA Follow-up Training Course on Fish Stock Assessment in the Tropics, Denmark 1986, Philippines, 1987. FAO Fisheries Report n° 389. Rome.
- Samb, B. 1997. Synthèse des évaluations récentes sur l'état des stocks de sardinelles, chinchards et maquereaux dans la zone nord COPACE. Document COPACE/FAO. 11th Session du COPACE/FAO sur l'Evaluation des Stocks.24 au 26 Septembre 1997, Accra, Ghana.
- Samb, B. and D. Pauly. 2000. On 'variability' as a sampling artifact: the case of *Sardinella* in north-western Africa. Fish and Fisheries 1: 206-210.
- Schneider, W. 1990. FAO species identification sheets for fishery purposes. Field guide to the commercial marine resources of the Gulf of Guinea. Prepared and published with the support of the FAO Regional Office for Africa. FAO, Rome. 26 p.
- Seret, B. 1981. Poissons de mer de l'Ouest africain. Initiation et documentation technique n° 49. ORSTOM, Paris.
- Toresen, R. 1996. Survey of the pelagic fish resources off North West Africa. Part 3 Senegal-Gambia. 1-9 November 1996. NORAD/FAO/UNDP GLO 92/013. 13 p.
- Toresen, R. 1997. Survey of the pelagic fish resources off North West Africa. Cruise report N° 11/97. 4 - 12 November 1997. Part I Senegal-Gambia. NORAD/FAO/UNDP GLO 92/013. 14 p.
- Toresen, R. 1998. Survey of the pelagic fish resources off North West Africa. Cruise report N° 11/98. 30 October - 9 November 1998. Part I Senegal-Gambia. NORAD/FAO/UNDP. 14 p.
- Toresen, R. and J. Kolding. 1999. Survey of the pelagic fish resources off North West Africa. Cruise report N° 11/98. 30 October - 9 November 1999. Part I Senegal-Gambia. NORAD/FAO/UNDP. 31 p.
- Touré, D. 1983. Contribution à l'étude de l'upwelling de la baie de Gorée (Dakar Sénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanctonique. Doc. Sci. CRODT n° 93.
- Voituriez, B. and A. Herblant. 1982. Comparaison des systèmes productifs de l'Atlantique Tropical Est : dômes thermiques, upwellings côtiers et upwellings équatoriaux. Rapp. P.-V. Réun. CIEM, 180: 114-30.

ADDENDUM: L'ÉCOSYSTÈME SÉNÉGAMBIEN EN 1964 À 1981¹

Birane Samb

CRODT, BP. 2241 Dakar, Sénégal

INTRODUCTION

Un nouveau modèle a été développé pour les années historiques pour permettre la comparaison entre la situation de l'état des stocks par le passé à celui des années récentes. Ces données historiques concernent seulement les poissons pélagiques côtiers, les requins et raies et les demersaux côtiers.

DONNÉES DE BASE DU MODÈLE

Définition des différents groupes

Pour les groupes **requins, raies et demersaux côtiers**, la biomasse est tirée des résultats de la Guinean Trawling Survey (Williams 1968 ; Palomares *et al.* 2002) Cette campagne a été réalisée en 1964 et couvre différents pays allant du sud de Sénégal jusqu'au Congo. La zone couverte au Sénégal concerne la Casamance, au sud, avec deux radiales et 14 stations. Les résultats obtenus en kgh^{-1} pour les espèces échantillonnées et appartenant à différentes familles ont été traités en utilisant la méthode de l'aire balayée. La biomasse en $\text{t}\cdot\text{km}^{-2}$ a ainsi été estimée.

Pour les **raies et requins**, la mortalité par pêche estimée pour les demersaux côtiers a été utilisée pour estimer les captures (soit B-F) à 157 t pour les requins et 73 t pour les raies. La mortalité par pêche est obtenue pour ces groupes en divisant les captures par les biomasses. Les mortalités naturelles proviennent du travail précédent soit 0,28 an^{-1} pour les requins et 0,30 an^{-1} pour les raies.

Le P/B des **requins** sera 0,29 an^{-1} soit la mortalité naturelle de 0,008 an^{-1} associée à la mortalité naturelle de 0,28 an^{-1} . Le P/B des **raies** sera 0,31 an^{-1} soit la mortalité naturelle de 0,008 an^{-1} associée à la mortalité naturelle de 0,30 an^{-1} .

Pour les **demersaux côtiers**, la biomasse estimée est de 14 166 $\text{t}\cdot\text{km}^2$ avec une mortalité par pêche de 0,008 an^{-1} . Les captures moyennes annuelles de demersaux de 1960 à 1970 sont de l'ordre de 3 500 t avec les dorades (*Pagrus erhenbergii*, *Pagellus coupei*, *Diagramma mediterraneum*) et thiof (*Epinephelus aenurus*) comme principales espèces débarquées (COPACE, 1979b). La mortalité naturelle étant estimée à 0,52 (travail précédent) nous permet d'obtenir un P/B de 0,528 an^{-1} .

Concernant, les poissons pélagiques côtiers trois groupes sont définis : la **sardinelle plate**, la **sardinelle ronde** et les **autres pélagiques**. Les biomasses de ces espèces sont obtenues à partir de résultats des campagnes du N/O Dr. Fridtjof Nansen effectuées en 1981.

Les captures vers la fin des années 1970 sont de 45 000 t pour la sardinelle ronde, 34 000 t pour la sardinelle plate et près de 6 000 t pour le reste des pélagiques (COPACE, 1979a).

Pour la sardinelle plate, la mortalité par pêche est calculée par le rapport entre la capture et la biomasse soit 0,21 an^{-1} . Avec une mortalité naturelle de 0,5 an^{-1} (travail précédent) on obtient un rapport P/B de 0,71 an^{-1} .

¹ Cite as: Samb, B., 2004. Addendum : L'écosystème sénégambien en 1964-1981, p. 71-74. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

Une mortalité par pêche de 0,38 an⁻¹ est estimée par le rapport des captures de sardinelle ronde sur la biomasse. Cette valeur associée à la mortalité naturelle de 0,96 (travail précédent) donne un rapport P/B de 1,34 an⁻¹.

Pour les autres pélagiques, un rapport P/B a été estimé pour les besoins du modèle sur la base d'une faible valeur de la mortalité par pêche.

RÉSULTATS

Les rapports Q/B sont obtenus par estimation pour les trois groupes de pélagiques côtiers en reportant les valeurs de P/Q du modèle précédent. Tableaux 1-2 présentent les données du modèle et la composition alimentaire. Les résultats de la simulation sont présentés dans le Tableau 3, Figures 1-2.

Tableau 1. Valeurs de biomasse, P/B et Q/B utilisées dans le modèle Sénégalo-gambien et les valeurs de EE, et P/Q obtenues par Ecopath (entre parenthèses) en 1964-1981.

Nom de groupe	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B (an ⁻¹)	Q/B (an ⁻¹)	EE	P/Q.
Oiseaux marins	3.6	0.118	0.120	118.000	(0.000)	0.001
Mammifères marins	3.0	0.039	0.047	17.265	(0.000)	0.003
Thonidés du large	3.1	2.540	1.600	4.769	(0.409)	0.336
Thonidés côtiers	3.1	2.890	0.800	9.500	(0.486)	0.084
Requins	3.3	0.635	0.203	3.516	(0.047)	0.058
Raies	2.7	0.296	0.310	6.000	(0.033)	0.052
Céphalopodes	3.1	1.087	1.900	11.700	(0.949)	0.162
Demersaux côtiers	2.3	14.166	0.530	6.000	(0.496)	0.086
Sardinelle ronde	2.8	4.275	1.340	(17.632)	(0.971)	(0.076)
Sardinelle plate	2.8	5.978	0.710	(8.256)	(0.697)	(0.086)
Autres pélagiques	2.8	13.949	1.100	(10.680)	(0.721)	(0.103)
Zooplancton	2.0	20.636	58.356	274.805	(0.225)	0.212
Meiobenthos	2.1	19.600	4.000	30.000	(0.978)	0.133
Macrobenthos	2.2	93.000	1.200	10.000	(0.958)	0.120
Producteurs benthiques	1.0	10.500	15.000	—	(0.689)	—
Phytoplancton	1.0	82.014	138.189	—	(0.507)	—
Rejets	1.0	0.001	—	—	(0.000)	—
Détritus	1.0	10.000	—	—	(0.159)	—

Tableau 2. Composition alimentaire des différents groupes du modèle Sénégalo-gambien en 1964-1981.

Tableau 2. Continuation.

Proies \ Prédateurs	Dem. côtiers	Sardin. ronde	Sardin. plate	Autres pélagiques	Zooplanc.	Meiobenth.	Macrobenth.
Oiseaux marins	—	—	—	—	—	—	—
Mammifères marins	—	—	—	—	—	—	—
Thonidés du large	—	—	—	—	—	—	—
Thonidés côtiers	—	—	—	—	—	—	—
Requins	—	—	—	—	—	—	—
Raies	—	—	—	—	—	—	—
Céphalopodes	0.002	—	—	—	—	—	—
Demersaux côtiers	0.004	—	—	—	—	—	—
Sardinelle ronde	0.001	—	—	—	—	—	—
Sardinelle plate	0.001	—	—	—	—	—	—
Autres pélagiques	0.001	—	—	—	—	—	—
Zooplancton	0.140	0.8	0.75	0.8	—	—	—
Meiobenthos	0.025	—	—	—	—	—	0.08
Macrobenthos	0.100	—	—	—	—	0.05	0.07
Producteurs benthiques	0.375	—	—	—	—	0.05	0.05
Phytoplankton	0.155	0.2	0.25	0.2	1	—	—
Rejets	—	—	—	—	—	—	—
Détritus	0.196	—	—	—	—	0.90	0.80
Import	—	—	—	—	—	—	—
Somme	1.000	1.0	1.00	1.0	1	1.00	1.00

Tableau 3. Résumé statistique caractérisant le modèle Sénégalo-gambien en 1964-1981.

Paramètre	Valeur	Unité
Somme totale de consommation	7618	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale des exportations	6832	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale des flux respiratoires	4659	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale des flux aux détritus	8118	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme de tous les flux	27227	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale de la production	12925	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Niveau trophique moyenne des captures	2.91	—
Rendement brut (capture / p.p. nette)	0.000515	—
Production primaire totale nette calculée	—	—
Production primaire totale/respiration totale	11491	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Somme totale de consommation	—	—
Somme totale des exportations	2.47	—
Production du system nette	6832	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Production primaire totale/biomasse totale	42.3	—
Biomasse totale/ throughput total	0.01	—
Biomasse totale (sans détritus)	272	t·km ⁻²
Captures totales	5.92	t·km ⁻² ·an ⁻¹
Indice de correspondance	0.266	—

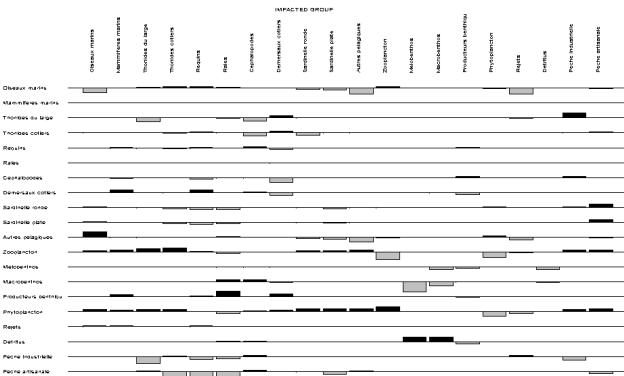


Figure 1. Impacts trophiques des différents groupes dans l'écosystème Sénégalo-gambien en 1964-1981.

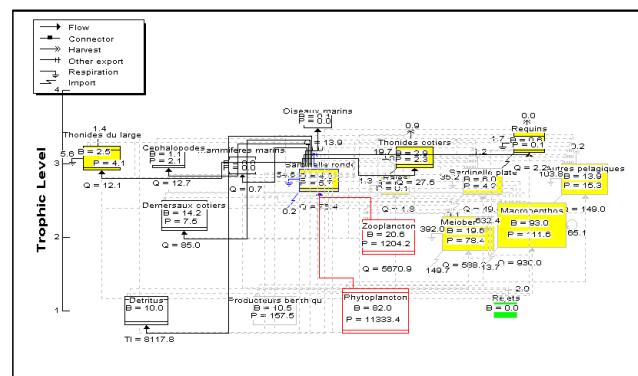


Figure 2. Flux de la biomasse dans le système Sénégalo-gambien en 1964-1981.

REFERENCES

- COPACE, 1979a. Report of the ad hoc working group on West African coastal pelagic fish from Mauritania to Liberia (26 N to 5 N). CECAF/ECAF series 78/10.
- COPACE, 1979b. Report of the ad hoc working group on coastal demersal stocks from Mauritania to Liberia (26 N to 5 N). CECAF/ECAF series 78/8.
- Palomares, M.L.D., D. Zeller, C. Young, S. Booth and D. Pauly, 2002. A CD-ROM on Northwest African marine ecosystems. November 2002. SIAP, SAUP, JRC and CRSP. [Presented at the "International Symposium on Marine Fisheries, Ecosystems and Societies in West Africa: Half a Century of Change", Dakar, Senegal, 24-28 June 2002. Accompanied with a poster presentation and abstract; see <http://fisheries.ubc.ca/Projects/SAUP/Dakar/index.htm>.
- Williams, F. 1968. Report of the Guinean Trawl Survey. Vol I, II, III Publ. Sci. Tech. Res. Comm. Organ. Af. Unity. 159 p.

LONG-TERM TRENDS IN DEMERSAL FISHERY RESOURCES OF GHANA IN RESPONSE TO FISHING PRESSURE¹

K.A. Koranteng

Marine Fisheries Research Division, Tema Ghana

D. Pauly

Fisheries Centre, University of British Columbia,

2259 Lower Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4, Canada; Email: d.pauly@fisheries.ubc.ca

ABSTRACT

A brief review is presented of the structure of the Ghanaian fishing fleet, and of the changes they induced on their resource base since the 1960s. These changes consist of a reduction of the biomass of longer lived fishes, particularly in shallower waters, and in conjunction with environmental fluctuation, the creation of opportunities for invasive species of fish (triggerfish *Balistes carolinensis*) and invertebrates (e.g., scallops) to experience short-lived population outburst. The relative impacts of fishing and environmental changes in generating these outbursts are difficult to disentangle. It is evident, however, that the effort jointly exerted by several Ghanaian fleets onto their supporting fisheries resources is excessive and that the country would benefit from a reduction of that effort.

RÉSUMÉ

La structure des flottilles de pêche du Ghana est présentée, ainsi que les changements que celles-ci ont induit, depuis 1960, dans les ressources dont elles dépendent. Ces changements sont une réduction de la biomasse des poissons de moyenne et grande longévité, et conjointement avec des fluctuations environnementales, des opportunités pour les espèces invasives, telles que le baliste (*Balistes carolinensis*) et des invertébrés (par ex. des peignes), d'envahir des niches vacantes par une explosion de leur population. Bien que l'importance relative des effets de la pêche et de l'environnement soit, dans de tels cas, difficile à évaluer séparément, il est évident que l'effort de pêche du à l'ensemble des flottilles ghanéenne est excessive, et que le Ghana aurait grand avantage à réduire cet effort.

INTRODUCTION

Ghana, located in the western Gulf of Guinea sub-region, between the Côte d'Ivoire and Benin, has, or rather had, very rich fishery resources, and a long tradition of artisanal and distant-water water fishing, the latter a unique feature amongst West African countries (Alder and Sumaila 2004).

As in most other parts of the world (Pauly *et al.* 2002), Ghana's fisheries resources suffer from excessive fisheries pressure resulting in changes in ecosystem structure, reflected in declining catches of targeted species and, in combination with environmental changes, in short-lived outbursts of normally uncommon species (Koranteng 1998; 2002).

The most important changes recorded since 1950 are the strong fluctuations of round sardinella *Sardinella aurita* (Pezennec 1995), the proliferation and subsequent decline of triggerfish *Balistes carolinensis* (Ansa-Emmim 1979, Koranteng 1984, Caverivière 1991), increase in abundance of cuttlefish *Sepia officinalis* and globefish *Lagocephalus laevigatus* (Martos *et al.* 1990, Koranteng 1998) and the

¹ Cite as: Koranteng, K., Pauly, D. 2004. Long-term trends in demersal fishery resources of Ghana in response to fishing pressure, p. 75-80. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver. Also available in Proceedings of the International Symposium on Marine fisheries, ecosystems, and societies in West Africa: half a century of change, Dakar, Senegal, 24 – 28 June 2002.

sudden appearance of the scallops *Chlamys purpuratus* and *Pecten jacobeus* in coastal waters (Mehl *et al.* 1999; Konan *et al.* 1999; Koranteng and Ofori-Adu, *in press*).

This contribution describes these and other fluctuations, with emphasis on the role of the industrial fisheries as the main driver for change, thus complementing the brief account of Alder and Sumaila (2004).

FLEETS OPERATING IN GHANA, AND THEIR CATCHES

Five distinct fisheries operate along the coast of Ghana:

- Artisanal fishing in lagoons and estuaries;
- Artisanal fishing (from canoes);
- Inshore trawling (including shrimping);
- Offshore (industrial) trawling;
- Tuna fishing with poles and lines, and purse seines (not discussed here).

Artisanal fishing in lagoons and estuaries, though locally involving substantial number of fishers and their small scale gear (gill net, throw net, weirs, etc.), has not been the subject of studies comparable in scope to those in neighbouring Côte d'Ivoire (see, e.g., Hem and Avit 1996). Sakumo lagoon, near Tema, studied in some detail in 1971 (Pauly 1975, 1976) has much deteriorated since (Ntiamoa-Baidu 1991; Pauly 1994), and this appears to be representative of other lagoons along the Ghanaian coast (Entsua-Mensah 2002). However, nationwide catch data are lacking which could be used to evaluate how the lagoon fisheries are performing, relative to the other Ghanaian fisheries.

The canoe fleet deploys various fishing gear types, notably beach seines, handlines and bottom set gillnets to catch demersal species, and purse seines to catch small pelagics, foremost *Sardinella aurita*. Consequently, the canoe fishery is much affected by the natural fluctuations of the sardinella. These fluctuation, and their impact on the fisheries are been previously discussed in some details in Pezennec and Koranteng (1998) and hence we abstain here from discussing this fishery further.

The inshore fleet consists of multipurpose vessels using purse seines to catch small pelagics during the upwelling seasons (December-January and July-September). For the rest of the year, these vessels, except those lacking strong engines, are used for bottom trawling. The fleet grew from two vessels in 1948 to over 260 operational units in 1984 (Mensah and Koranteng 1988; Koranteng 1996). However, the fleet has since declined in importance, as most of the vessels are old and barely seaworthy; only 178 inshore vessels operated in 2001.

The first Ghanaian industrial fishing trawlers were acquired about four decades ago principally for fishing in the productive, if distant waters of countries such as Angola and Mauritania (Koranteng, 1996). These vessels were forced to return, and to start operating in Ghanaian waters when, in the mid 1970s, these countries claimed 200 miles Exclusive Economic Zones.

With the exception of the tuna fishing fleet, all the fleets mentioned above thus operate in about the same area, and target similar species. This generates conflict among the fleets, especially between the canoe and the trawler fleets (including the shrimpers), with the latter very often destroying fixed nets set by the former.

Figure 1 shows the changes in the effort of inshore and industrial trawlers from 1972 to 1997. As may be seen, this portrays a persistent rise in industrial trawling effort and a decline of inshore vessels.

Figure 2 shows the annual landings of demersal fishes, molluscs and crustaceans by the inshore and industrial fleets, for the period 1960-1999, as compiled from by the Marine Fisheries Research Division (MFRD), in Tema, Ghana, and supplied to FAO. This shows consistent growth in landings until the mid 1980s, followed by stagnation and decrease in the last decade. [Note that the high landings from 1963 to 1966 probably originated from countries others than Ghana].

Koranteng (2002, Figure 19-8) shows the calculated values, trend and seasonal variation of catch per effort by inshore trawlers for the period 1972-1990, considering only demersal species. Catch per effort increased in the mid-1970s, but declined since, indicating that the resources exploited by these trawlers are being overfished. This is here confirmed by Figure 3, documenting trends in the abundance of demersal resources as a function of depth. The inshore (0-30 m) densities have much declined since the Guinean Trawling Survey of 1963/1964, used here as baseline (Williams 1968 and see below). The densities in deeper waters appear to have changed less, but this is due, at least in part, to the year 2000 trawl survey having used a smaller cod end mesh size (2 cm) than previous surveys (4 cm), and to other changes in rigging and operation, all of which increased catchability and hence apparent density. The other reason why the biomass of deeper waters has declined less than that inshore is because much of the offshore grounds are rocky, and hard for bottom trawlers to exploit.

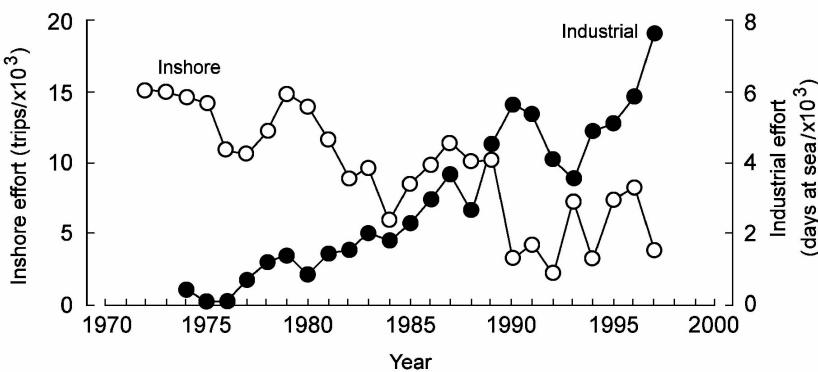


Figure 1 Fishing effort by the 'inshore' and industrial fleets in Ghanaian waters.

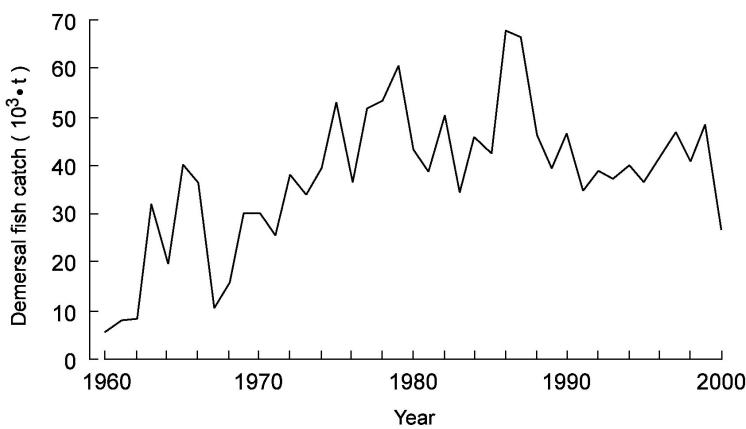


Figure 2 Demersal fish landings by the Ghanaian industrial fleets. The peak from 1962-1967 is due to catches from outside Ghanaian waters (see text).

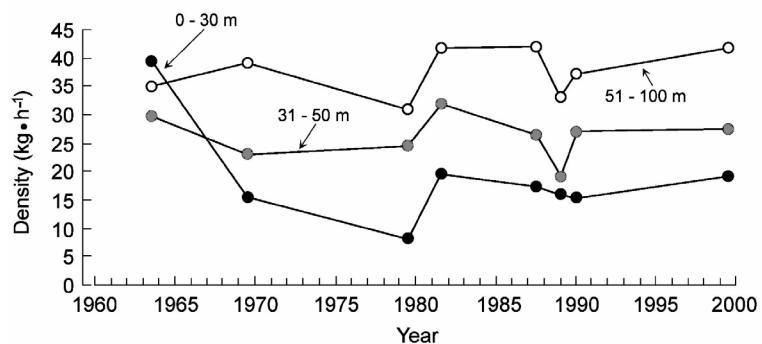


Figure 3 Apparent abundance of demersal resources on the shelf of Ghana, as estimated from successive bottom trawl surveys, 1963-2000. Note that the cod end mesh size in 2000 was half that in earlier survey, resulting in an overestimate of density for that year (see text).

The other reason why the biomass of deeper waters has declined less than that inshore is because much of the offshore grounds are rocky, and hard for bottom trawlers to exploit.

CHANGES IN CATCH COMPOSITION AND RELATIVE ABUNDANCE IN THE ECOSYSTEM

Koranteng (1998) described the trawling surveys conducted in Ghanaian waters from 1956 to 1990. Except for the Guinean Trawling Survey conducted in 1963/64 under the auspices of the Organization of African Unity (Williams 1968) and the *R/V Dr. Fridtjof Nansen* Surveys conducted in 1999/2000 (Mehl *et al.* 1999; Torstensen *et al.* 2000), all surveys considered in this study were conducted by the MFRD.

Table 1 documents the change in species composition that went along with the density changes also estimated from these surveys. As may be seen, triggerfish *Balistes carolinensis*, which was not recorded among the 20 most abundant species in the 1963/64 surveys, increased in abundance to take the ninth position in the species rankings in 1969/70 and then topped the rankings for nearly twenty years.

Table 1. Top 20 taxa in terms of catch per effort in the Guinean Trawling Survey (1963/64; stations with depth <100 m only) and their ranks in subsequent surveys.

Species or genus	1963/64	1969/70	1979/80	1981/82	1987/88	1989	1990	1999/00
<i>Brachydeuterus auritus</i>	1	1	2	2	2	1	1	1
<i>Pagellus bellottii</i>	2	3	3	3	3	2	2	7
<i>Dentex congensis</i>	3	23	11	11	14	11	-	15
<i>Priacanthus arenatus</i>	4	16	9	9	5	10	4	2
<i>Sparus caeruleostictus</i>	5	6	4	5	6	3	6	8
<i>Epinephelus aeneus</i>	6	10	7	7	11	4	11	22
<i>Pseudupeneus prayensis</i>	7	8	5	4	4	4	3	16
<i>Dentex angolensis</i>	8	-	10	19	18	27	-	28
<i>Galeoides decadactylus</i>	9	11	13	30	26	-	26	33
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	10	-	18	-	-	-	-	39
<i>Loligo</i> sp.	11	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paracubiceps ledanoi</i>	12	29	-	22	25	-	-	40
<i>Dentex canariensis</i>	13	4	6	6	7	6	8	9
<i>Boops boops</i>	14	13	22	14	31	19	20	4
<i>Raja miraletus</i>	15	-	-	29	21	24	17	-
<i>Sphyraena</i> sp.	16	12	21	28	32	22	-	-
<i>Dactylopterus volitans</i>	17	7	-	26	8	9	13	21
<i>Drepane africana</i>	18	-	-	-	-	-	33	-
<i>Dentex gibbosus</i>	19	26	16	13	23	-	33	-
<i>Pseudotolithus brachygnathus</i>	20	-	-	-	-	-	-	-
<i>Balistes carolinensis</i>	-	9	1	1	1	17	-	-

Overall, there was a reduction in density of snappers, groupers, seabreams and Atlantic bigeye (*Priacanthus arenatus*) between 1963/64 and the early 1980s. The decline of taxa such as groupers and snappers is not surprising, given the propensity of exploited high trophic level fishes to decline faster than low trophic level fishes and invertebrates (Pauly *et al.* 1998). We examine below the special cases represented by some fish and invertebrates that managed to withstand, and even to increase in the face of increasing fishing pressure.

SPECIAL CASES

Between 1969 and 1975, a shrimp fishery operated in and near the Volta estuary, yielding an average of 720 t, mainly *Penaeus notialis* and *Parapeneopsis atlantica*. In 1970, the fleet in question had grown to 18 shrimp vessels. The fishery collapsed, presumably due to excess effort and impact of the Volta dam at Akosombo, which modified the water flow into the Anyanui estuary and the adjacent Keta lagoon.

In 1986, commercial shrimping was resumed, with two vessels. By 1995, 17 industrial vessels were back in operation, and the shrimp catch (mainly *P. notialis*) had increased from about 5.4 t in 1986 to 317 t in 1995. Perhaps unsurprisingly, the fishery collapsed again (Koranteng 1998).

Triggerfish

From about 1973 and following a decline of the sardinella fishery in the western Gulf of Guinea, there was a dramatic increase in the abundance and landings of triggerfish (*Balistes carolinensis*) in the Ghanaian demersal fishery. In 1979-80, the demersal component of triggerfish assessed in bottom trawl surveys was put at 99,000 t (or 57.2 kg·ha⁻¹), or 62 percent of the total demersal fish biomass in Ghanaian coastal waters at the time.

Indeed, triggerfish dominated the Gulf of Guinea ecosystem, especially the waters from Ghana to Sierra Leone, for nearly twenty years, displacing *Brachydeuterus auritus* as the most abundant species off Ghana

For reasons still not understood, triggerfish declined in abundance from about 1988, and only a few specimens were caught in surveys conducted in the 1990s. Bakun (1996) described the proliferation of triggerfish in the Gulf of Guinea and its total domination of the ecosystem as “one of the most phenomenal episodes in the history of fish population dynamics.”

Cuttlefish and Globefish

Cuttlefish *Sepia officinalis* and globefish *Lagocephalus laevigatus* were increasing at about the same time that the decline of triggerfish was observed. The increase in globefish abundance was short-lived, however, and fishing may not have anything to do with their subsequent decline, as this species was not targeted by any particular fleet. Cuttlefish has a wide depth distribution in Ghanaian waters. In a survey conducted in 1990, large concentrations of cuttlefish were encountered in deep waters (i.e. >50 m). However, the vessels that target cuttlefish operate mainly in shallower waters.

Scallops

Huge catches of up to 624 kg per h of trawling of the scallops *Chlamys purpuratus* and *Pecten jacobeus* were caught in three recent surveys (February 1999 - September 2000) along the coast of Ghana (Konan *et. al.* 1999; Mehl *et al.* 1999; Torstensen *et al.* 2000). Larger quantities of these two species were encountered in 2000 compared to 1999 and over wider area, in what appear to be the first occurrence of scallops in Ghanaian coastal waters (Koranteng and Ofori-Adu *in press*). However, a survey conducted in 2002 showed the distribution range and abundance of these scallops to have strongly declined, in the absence of any targeted fishing.

DISCUSSION

Koranteng (1998) showed that the changes of the biological and physical components of the Gulf of Guinea marine ecosystem and in nearshore forcing factors also effected demersal species aggregations in the sub-region. Moreover, the variation of these species assemblages were associated with boom and bust of populations of some fish and invertebrates species (Koranteng 1998, 2001).

Six demersal species assemblages have been identified in Ghanaian waters: sciaenid, lutjanid, sparid (shallow part), sparid (deep part), deep shelf and upper slope (Longhurst 1969; Koranteng 1998). The sciaenid and lutjanid assemblages are found in waters shallower than 40 m. The two sparid assemblages start at about 40 m and reach into deeper waters; the deep shelf and upper slope assemblages lie below the 100 m depth. Koranteng (1998) also showed that the dynamics of the assemblages are influenced by the physico-chemical features of their overlying water masses, especially temperature, salinity and dissolved oxygen, themselves impacted by the seasonal coastal upwelling off Ghana. Koranteng (1998) showed significant shifts in relative importance of three fish families (Sciaenidae, Lutjanidae and Sparidae) representing the three species assemblages on the continental shelf, and of *Balistes carolinensis*, between different marine ‘climatic periods.’ During the period when triggerfish dominated in the study area, which also corresponded to the period of low temperature and high salinity in the Gulf of Guinea, the total density of sciaenids declined. As well, some lutjanids (mainly snappers) were displaced by the expanding triggerfish with the latter occupying the niche of the former.

Studies of fish communities have shown that both natural and anthropogenic factors, both singly or jointly, can induce changes in the structure of species assemblages, threaten fish biodiversity, and impact the state of fishery resources (Brown *et al.* 1976, Overholtz and Tyler 1985, Greenstreet and Hall 1996). The observed changes also affected assemblage structure and have been attributed to increased industrial trawling, the proliferation of triggerfish and changes in the marine climate (Koranteng 2001).

However, while it remains difficult to disentangle fisheries and environmental effects when attempting to explain species outburst, we do know how excess fishing effort impacts on exploited stocks, and hence the need, in Ghana as elsewhere to reduce fishing effort to a level that allow for sustainable fisheries (Pauly *et al.* 2002). In Ghana, this implies a strong reduction of fishing effort, notably by the industrial fleet.

REFERENCES

- Ansa-Emmim, M. 1979. Occurrence of the triggerfish, *Balistes capriscus* (Gmel), on the continental shelf of Ghana, p. 20-27. In: Report of the special working group on the evaluation of demersal stocks of the Ivory Coast - Zaire sector, CECAF/ECAF SERIES/79/14(En), FAO, Rome.
- Alder, J. and U.R. Sumaila. 2004. Western Africa: a fish basket of Europe past and present. *Journal of Environment and Development* 13(2):156-178
- Bakun, A. 1996. Patterns in the Ocean: Ocean Processes and Marine Population Dynamics. University of California Sea Grant, San Diego, California, USA/Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico, 323 p.
- Brown, B.E., J.A. Brennan, M.D. Grosslein, E.G. Heyerdahl, and R.C. Hennemuth. 1976. The effect of fishing on the marine finfish biomass in the Northwest Atlantic from the Gulf of Maine to Cape Hatteras. *International Commission for Northwest Atlantic Fisheries Research Bulletin* 12: 49-68.
- Caverivière, A. 1991. L'explosion démographique du baliste (*Balistes carolinensis*) en Afrique de l'ouest et son évolution en relation avec les tendances climatiques, p. 354-367. In: P. Cury and C. Roy (eds). Variabilité, instabilité et changement dans les pêcheries ouest africaines. Editions ORSTOM, Paris.
- Entsua-Mensah, M. 2002. The contribution of coastal lagoons to the continental shelf ecosystem of Ghana, p 161-169. In: J.M. McGlade, P. Cury, K.A. Koranteng and N.J. Hardman-Mountford (eds.); The Gulf of Guinea Large Marine Ecosystem: Environmental Forcing and Sustainable Development of Marine Resources. Elsevier.
- Greenstreet S.P.R. and S.J. Hall. 1996. Fishing and the groundfish assemblage structure in the north-western North Sea: an analysis of long-term spatial trends. *Journal of Animal Ecology*. 65: 577-598.
- Hem, S. and J.L.B. Avit. 1996. Acadjas-enclos used in Côte d'Ivoire as an extensive aquaculture system, p. 46-53. In: R.S.V. Pullin, J. Lazard, M. Legendre, J.B. Amon Kothis and D. Pauly (eds.) Proceedings of the Third International Conference on Tilapia in Aquaculture, 11-16 November 1991, Abidjan, Côte d'Ivoire. ICLARM Conference Proceedings 41.
- Konan, J., C. Isebor, K.A. Koranteng, N.Y. N'Goran, P. Amienghemé. 1999. A preliminary report on the trawl survey of demersal fishery resources in the Gulf of Guinea Large Marine Ecosystem (Côte d'Ivoire-Bénin), 25 February-25 March, 1999. UNIDO/GEF Gulf of Guinea Large Marine Ecosystem Project, Abidjan, Côte d'Ivoire (*in press*).
- Koranteng, K.A. 1984. A trawling Survey off Ghana, CECAF/TECH/84/63. Dakar, Senegal: CECAF Project (FAO). 72 p.
- Koranteng, K.A. 1996. The marine artisanal fishery in Ghana: Recent developments and implications for resource evaluation, p. 498-509. In: R.M. Meyer, C. Zhang, M.L. Windsor, B.J. McCay, L.J. Hushak and R.M. Muth (eds). Fisheries Resource Utilization and Policy. Proceedings of the World Fisheries Congress, Theme 2, Edited by. New Delhi: Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd.
- Koranteng, K.A. 1998. The impacts of environmental forcing on the dynamics of demersal fishery resources of Ghana. PhD Thesis, University of Warwick (U.K.). 376 p.
- Koranteng, K.A. 2001. Structure and dynamics of demersal assemblages on the continental shelf and upper slope off Ghana, West Africa. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220: 1-12.
- Koranteng, K.A. 2002. Status of demersal fishery on the inner continental shelf of Ghana, p. 261-274. In: McGlade, J.M., P.Cury, K.A. Koranteng and N.J. Hardman-Mountford (eds.); The Gulf of Guinea Large Marine Ecosystem: Environmental Forcing and Sustainable Development of Marine Resources. Elsevier Sc. 392 p.
- Koranteng, K.A and J.M. McGlade 2001. Climatic Trends in Continental Shelf Waters off Ghana and in the Gulf of Guinea (West Africa), 1963 - 1992, *Oceanologica Acta* 24: 187-198.
- Koranteng, K.A and D.W. Ofori-Adu. (*in press*). First Record of Significant Occurrence of Live Scallop Species of the Family Pectenidae in Ghanaian Coastal Waters. Presented at the 22nd Biennial Conference of the Ghana Science Association, Cape Coast, 5-9 August, 2001.
- Longhurst, A.R. 1969. Species assemblages in tropical demersal fisheries, p. 147-168. In: Proceedings of the Symposium on the Oceanography and Fisheries Resources of the Tropical Atlantic. Results of the ECITA and GTS, Abidjan, Ivory Coast, 20-28 October 1966. UNESCO, Paris.
- Martos, A.R., I.S. Yraola, L.F. Peralta and J.F.G. Jimenez. 1990. Informe de la Campana Guinea 90, Instituto Español de Oceanografía, Malaga, Spain.
- Mehl, S., O. Alvheim, K.A. Koranteng and M. Tandstad. 1999. Surveys of the fish resources of the western Gulf of Guinea (Benin-Côte d'Ivoire), 19 April – 6 May, 1999. IMR (Norway) and MFRD (Ghana). 69 p.
- Mensah M.A. and K.A. Koranteng. 1988. A review of the oceanography and fisheries resources in the coastal waters of Ghana. *Marine Fisheries Research Report No. 8*, Fisheries Research & Utilization Branch, Tema, Ghana, 35 p.
- Ntiamo-Baidu, Y., 1991. Conservation of coastal lagoons in Ghana: the traditional approach. *Landscape Urban Ecol.* 20:41-46.
- Overholts W.J. and A.V. Tyler. 1985. Long-term Response of the Demersal Fish Assemblages of Georges Bank. *Fishery Bulletin* 83(4):507-520.
- Pauly, D. 1975. On the ecology of a small West African lagoon. *Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung* 24(1): 46-62.
- Pauly, D. 1976. The biology, fishery and potential for aquaculture of *Tilapia melanotheron* in a small West African lagoon. *Aquaculture* 7(1): 33-49.
- Pauly, D. 1994. On reason, mythologies and natural resource conservation. *Essay* 14, p. 118-122. In: D. Pauly. On the sex of fish and the gender of scientists: essays in fisheries science. Chapman & Hall, London.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese and F.C. Torres Jr. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279:860-863.
- Pauly, D., Christensen, V., Guénette, S., Pitcher, T.J., Sumaila, U.R., Walters, C.J., Watson, R. and Zeller, D. 2002. Toward sustainability in world fisheries. *Nature* 418:689-695.
- Pezennec O. 1995. Ecological importance of the Ivorian and Ghanaian minor upwelling season, p. 324-345. In: F.X. Bard and K.A. Koranteng.(eds) Dynamics and Use of *Sardinella* Resources from Upwelling off Ghana and Ivory Coast. Editions ORSTOM, Paris.
- Pezenne, C. and K.A. Koranteng. 1998. Changes in the dynamics and biology of small pelagic fisheries off Côte d'Ivoire and Ghana, p. 329-343. In: M.H. Durand, P. Cury, R. Mendelssohn, A. Bakun, C. Roy and D. Pauly (eds.) Global versus global change in upwelling areas. Séries Colloques et Séminaires. ORSTOM, Paris.
- Torstensen, E. O. Alvheim, K.A. Koranteng and M. Tandstad. 2000. Surveys of the fish resources of the western Gulf of Guinea (Benin, Togo, Ghana, Côte d'Ivoire), 29 August – 17 September, 2000. Preliminary cruise report, IMR (Norway)/MFRD (Ghana).
- Williams F. 1968. Report on the Guinean Trawling Survey. Vols. I (828 p.), II (529 p) and III (551 p). Organisation of African Unity Scientific and Technical Research Commission (99). Lagos, Nigeria.

A TROPHIC MODEL OF THE GAMBIAN CONTINENTAL SHELF SYSTEM IN 1986¹

Asberr Natoumbi Mendy

*Fisheries Department, Department of State for Fisheries, Natural Resources and the Environment, 6
Muammar Ghaddafi Avenue, Banjul, The Gambia; Tel: +220 202355/228727; Fax: +220 224154;
Email : gamfish@gamtel.gm*

ABSTRACT

This model for the Gambian continental shelf ecosystem, from the shore to 200 m depth contour, was constructed as part of the Fisheries Information and Analysis System (FIAS/SIAP) project. The model describes the marine fisheries waters within the continental shelf of The Gambia. It is the first time an analysis of the fisheries of The Gambia taking trophic interactions into account was carried out. The model that was constructed includes 23 functional groups, including discards. The two fisheries (artisanal and industrial) systems operating in The Gambia were treated as different entities with their own landing as inputs.

Parameterisation of the model was based mainly on published information and data on taxonomically similar species with consideration of similarities within the ecosystem. The model was structured around commercially important fish groups and crustaceans including shrimps.

RÉSUMÉ

Ce modèle d'écosystème du plateau continental de la Gambie, de la côte à 200 m de profondeur, a été construit comme contribution au projet Système d'Information et d'Analyse de Pêche (SIAP). Le modèle représente les eaux marines exploitées par les pêcheries de plateau continental de la Gambie, et présente la première analyse des pêcheries gambiennes tenant compte des interactions trophique. Le modèle construit inclus 23 groupes fonctionnels, y compris les rejets de la pêche. Deux pêcheries (artisanale et industrielle) opèrent en Gambie et elles ont été traitées comme les entités différentes avec leurs propres données de captures.

Le construction du modèle a été principalement basée sur des informations publiées et des données sur des espèces taxinomiquement similaires en tenant compte des similarités des groupes à l'intérieur de l'écosystème. Le modèle a été structuré autour des espèces de poissons et de crustacés (y compris les crevettes) commercialement exploitées.

INTRODUCTION

The Gambia, one of the smallest countries in the world, covers an area of about 11 000 km². The country is split into two similar parts by The Gambia River (Figure 1). By virtue of its size and position, The Gambia has a continental shelf of about 4 000 km², while the EEZ, extending to 200 nm, covers a total area of 10 500 km². Except for the Atlantic on the west, the



Figure 1. Map of Gambia (from www.cia.gov/cia/publications/factbook/geos/a.html).

¹ Cite as: Mendy, A.N. 2004. A trophic model of the Gambian continental shelf in 1986, p. 81-88. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

country has borders only with the Republic of Senegal.

The waters of The Gambia are very rich in terms of fish abundance and diversity. The productivity of these waters is enhanced by the flow of nutrient from the Gambia River which forms a large and productive estuary. The effect of the upwelling system observed in the Northwest African region has significant influence on fish abundance, spatio-temporal distribution and recruitment. The upwelling starts at the northern plateau of Senegal in November, and then moves south, attaining maximum effect on the Senegambian plateau in March/April.

The fisheries sector of The Gambia is divided into two sub-sectors (industrial and artisanal fisheries), distinguished by their mode of operation. The industrial fisheries are characterised by high capital investments and are mainly concentrated in the Greater Banjul Area, while the artisanal fisheries are dispersed.

Following droughts and a subsequent decline in agriculture and animal husbandry, fishing has become an important economic activity in the country, ranking second after the main cash crop (groundnuts). Fishery is the main supplier of animal protein consumed in Gambia. Estimated national consumption of fish is about 25 kg per person compared to about 8 kg for Africa as a whole. Fisheries provide direct and indirect employment and associated benefits to about 200 000 people of the rapidly growing population (4% per year). Although the sector is overwhelmingly dominated by foreigners both in the artisanal and the industrial fisheries, their contribution to the GDP is estimated at 12%. The major foreign players in the industrial fisheries are Greeks, Senegalese, Spanish, Koreans and Italians. For the artisanal fisheries, Senegalese are the key players.

As The Gambia does not have the resources required to carry out surveys of its marine and river fish resources, it looks up to international bodies/institutions for assistance. The most comprehensive demersal survey ever done was by the Spanish Institute of Oceanography in 1986, which estimated the biomass of various fish stocks. For the pelagics, The Gambia relies on information emanating from hydro-acoustic survey of waters off the northwest coast of Africa, notably by R/V *Dr. Fridtjof Nansen*. The last trawl survey done in waters of The Gambia by R/V *Dr. Fridtjof Nansen* was in November 1995, but it cannot be used for the estimation of demersal biomass.

With the realisation of the economic potential of fisheries, this sector has witnessed a heavy influx of new entrants with new fish capture technologies in recent years, increasing the need for scientific knowledge required for the sustainable management of the fish stocks. It was because of this that a preliminary model on the Senegambian upwelling system was constructed (Samb and Mendy this vol.). The present additional model is limited to the area of the continental shelf within the jurisdiction of The Gambia, and covers the economically important functional demersal and pelagic species/groups.

METHOD AND MATERIALS

The approach used for modelling the continental shelf ecosystem of The Gambia relied on the Ecopath with Ecosim (EwE) software, which is based on an approach first proposed by Polovina (1984; further developed by Christensen and Pauly 1992a, 1992b). The model uses simultaneous linear equations (one for each defined species or group of species). It is assumed therein that the production of each defined compartment corresponds to the consumption by all predators plus all exports, as expressed by the basic equation of the Ecopath model:

$$B_i \cdot (P_i/B_i) - \sum_j B_j \cdot (Q_j/B_j) \cdot DC_{ji} - (P_i/B_i) \cdot (1-EE_i) - EX_i - B_{acc} = 0 \quad ... 1)$$

where: P_i = total production ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$) of group (i) over a time period considered; B_i = biomass ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$) of groups (i); P_i/B_i = production/biomass ratio ($year^{-1}$) of group (i), which, under steady-state conditions, is equal to instantaneous coefficient of total mortality Z (Allen 1971); EE_i = ecotrophic efficiency is the fraction of production that goes to predation, catches and exports to other systems; B_j = biomass of predator (j); Q_j/B_j = consumption/biomass ratio ($year^{-1}$) of predator (j); DC_{ji} = is the fraction of prey group (i) by weight in the average diet of predator (j); EX_i = is the sum of fisheries catches of group (i) plus emigration to adjacent waters ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$); and B_{acc} = Biomass accumulation, if any.

The model requires at least three out of four key parameters (B, P/B, Q/B and EE) to be known for each compartment, plus the catches if any. One of the most important features of the model is that it is based on a series of simultaneous equations linked through the predator-prey matrix.

Ecopath provides only a static picture of the ecosystem's trophic structure. However, Ecosim, a recently added module to the Ecopath with Ecosim software, uses results of assessments done by Ecopath to construct dynamic ecosystem models. Ecosim uses a system of coupled differential equations for dynamic simulation and analysis of changing states. This module enables users to conduct fisheries policy analyses that explicitly account for ecosystem trophic interactions, without requiring them to engage in programming or information gathering beyond that required for Ecopath (Walters *et al.* 1997). According to Walters *et al.* (1997), Ecosim simulations will at least indicate likely directions of biomass change in various trophic groups. The results can be used to test experimental policies aimed at improving overall ecosystem management.

The input biomass data of most model groups were taken from the survey reports by Lopez-Abellan and Serna (1986). The biomass estimates of fish stocks and crustaceans found within the defined ecosystem, i.e., from the 0–200 m depth contour as shown in Figure 1, were used in this model. The production/biomass (P/B) ratios for groups with data were estimated using the empirical (regression) models incorporated in the Ecopath with Ecosim (EwE) software (www.ecopath.org), from FishBase (www.fishbase.org) or taken from other models. The consumption/biomass (Q/B) ratios for some groups were taken from other models, while the others were calculated using the empirical formula of Palomares and Pauly (1998).

Catch data were obtained from the official records of catch collected by a sample-based system for the artisanal fisheries and landings from the observer programme for the industrial fisheries. Catch and landing data for 1986 were used. The source for catch and landings for the affected groups was the 1986 statistics collected by the Fisheries Department (Mendy 1994).

Key system components

The zone of interest is the continental shelf of The Gambia, which lies between 13°N and 13°40'N. The country is located within FAO Region 34, i.e., the Eastern Central Atlantic Ocean. It has a relatively small continental shelf area of about 4 000 km², a small fraction of the shelf shared with Senegal. Consequently, the two nations share most of the marine fisheries stocks within their jurisdictions.

The period covered by the model is the year 1986, for which surveys of demersal fish stocks were available, and which thus can be used as baseline for future assessments. Sea water temperatures range from 23 to 27°C.

The biota of the study area were categorised in 23 key species groups defined from the available data on biomass and commercial importance. The economically most important groups are species of demersal fishes and crustaceans, such as groupers (Serranidae), croakers (Sciaenidae), flatfish (Pleuronectidae), etc.

Cetaceans. This group comprises of dolphins, whales, and other marine mammals. Northridge (1984) noted the presence of several species of whales and dolphin in the northwest coast of Africa. *Balaenopterus* spp., feature prominently in this region, with an estimated biomass and P/B ratio of 0.039 t·km⁻² and 0.040 year⁻¹, respectively, adapted from the Senegambian upwelling system model of Samb and Mendy (this vol.). Food items for this group range from benthic invertebrates and large zooplankton to finfish (Pauly *et al.* 1998).

Seabirds. Quite a number of seabirds are observed hovering and feeding around our seas and beaches. For the construction of this model, the biomass value of 7.0 km⁻² was taken from a study of seabirds in the shelf edge bordering the Banc d'Arguin, Mauritania, conducted in May 1993 by Leopold (1993). Leopold noted that Stormpetrels were numerically the most important group. The total mortality (Z = P/B) was adapted from Samb and Mendy (this vol.). These seabirds feed on small pelagic fishes and discards from the fishery.

Sharks are diverse and abundant off The Gambia (Seret 1981; Caverivière *et al.* 1985), with requiem sharks (Family Carcharhinidae) dominating the catch.

The P/B estimate for sharks was taken as an average from a number of values reported by Pauly and Christensen (1993). The consumption per unit biomass (Q/B) was left to be estimated with EE set at 0.95. The diet composition value of this group was set equivalent to those of carnivores and piscivorous species (see below).

Sardinellas. The sardinella group comprises the round and flat sardinellas, *Sardinella aurita* and *Sardinella maderensis*, respectively. These clupeids are, however, not target species of Gambian fisheries. The targeted clupeids is *Ethmalosa fimbriata*, an estuarine species. During the mid 1980s to the very early 1990s, a Ghanaian fishing company targeted small pelagics including round and flat sardinellas. The annual landings of these sardinellas during that period were estimated at 4 000 to 5 000 t. A pelagic survey by R/V *Dr. Fridtjof Nansen* conducted in 1986 provided an estimated biomass of these species of 38 000 t (Saetersdal *et al.* 1999).

A total mortality Z or P/B of 1.6 year⁻¹ was taken after considering estimates by authors such as Camarena-Luhrs (1986), Samb (1988), Fréon (1988) and Browder (1993). Consumption per unit biomass was calculated using the empirical model of Palomares and Pauly (1998). The diet of these two species of sardinella is composed mainly of zooplankton and phytoplankton (Nieland 1982).

Other small pelagics. This group consists of the carangids *Trachurus trachurus*, *T. trecae* and *Caranx rhonchus*. This grouping was based on the biomass estimates of 18 500 t from the 1986 survey of R/V *Dr. Fridtjof Nansen* mentioned above, and their commercial importance.

Total mortality was a weighted average of 0.6 year⁻¹ and consumption was at 6.0 year⁻¹ averaged from Mendoza (1993) and Mendy and Buchary (2001). Generally, this group feeds on zooplankton and phytoplankton (Kompowski and Słosarczyk 1976).

Large pelagics. This group includes various species of tuna migrating periodically across The Gambian EEZ. Catches in the Atlantic reached an overall total of 70 000 t while in Gambia, an annual catch of 31 630 t was reported by Hallier *et al.* (1996). Estimates of P/B and Q/B values were adapted from Samb and Mendy. (this vol.).

Miscellaneous fish group. The miscellaneous fish group is comprised of groupers of the genus *Epinephelus* spp.; *Pseudopeneus prayensis* (Mullidae); species of the family Sciaenidae, Pomadasysidae, Sparidae, Scorpaenidae; flatfishes; and other benthic/demersal species. Except for biomass estimates, all other information used in this model and relative to the above groups were extracted from FishBase (2000; Froese and Pauly 2000; see also www.fishbase.org); some details follow.

According to Lopez-Abellan and de la Serna (1986), the deepest dwelling serranid species, *Mycteroperca interstitialis* (reported as, *Epinephelus guaza*) is sampled at depths of 300 to 400 m. This report also indicated that only *E. aenius*, *E. caninus* and *E. alexandrinus* had high catch rates, though based on low numbers of large individuals. Considering the nature of the habitat of these species, trawl surveys are considered inadequate for biomass estimation for the group. The density estimate for these groupers, 0.114 t·km⁻², calculated from the biomass estimates in the 1986 report was too low to balance the model; 0.374 t·km⁻² was estimated by Ecopath.

The most important species of the Pomadasytidae family were *Brachydeuterus auritus* and *Plectorhinchus mediterraneus*. According to Lopez-Abellan and de la Serna (1986), they were found at depths between 25 and 50 m, with catch rates of over 1 t·hour⁻¹.

Lopez-Abellan and de la Serna (1986) also noted that eight species of Sciaenidae were caught in the area. Of these, the meagre, *Argyrosoma regius* had the highest catch rates, at depths less than 50 m. The biomass estimate given in Lopez-Abellan and de la Serna (1986) was not used to balance the model, as it was considered too low for the group.

In the same survey report, it was stated that eight species of Sparidae (of the genera *Boops*, *Dentex*, *Pagellus*, *Sparus* and *Diplodus*) were caught at depths down to 200 m. *Dentex angolensis* dominated catches in this family with catch rates up to 4 t·hour⁻¹.

The Scorpaenidae found during the survey consisted of species of the genera *Scorpaena*, *Helicolenus* and *Pontinus*. Only species caught down to 200 m depth were included in the model, as some of them have distributions ranging deeper than the shelf limit.

Flatfishes include the species of the families Bothidae, Soleidae and Cynoglossidae. Members of these families are widely distributed in terms of depths. Catch rates were rather low, the highest values, for *Solea vulgaris*, being 109 kg·hour⁻¹.

Other fish not included in the above component/groups, but which are found within the study area, were lumped into the 'Other demersals' group. Most fish in this group are assumed to be of low commercial value.

Cephalopods. The cephalopod species considered in the model are *Octopus vulgaris* and *Sepia officinalis*. These two species are of great commercial importance and therefore highly sought by fishers in The Gambia. Octopus catches peaked in 1986 and in 1999, and their variability is yet to be fully understood. The common octopus and the cuttlefish dominate landings of both the artisanal and industrial fisheries. The biomass estimates of Lopez-Abellán and de la Serna (1986) were not used, thus allowing Ecopath to generate biomass estimates for this group (see Table 1). The Q/B values for *Octopus vulgaris* and *Sepia officinalis* were adopted from Arreguin-Sánchez *et al.* (1993) while P/B of 0.6 year⁻¹ and 0.8 year⁻¹ respectively were arrived while balancing the model.

Table 1. Basic parameter inputs and estimates (in parenthesis) of the trophic model of the Gambian continental shelf system for 1986 using Ecopath with Ecosim.

Group name	TL	Biomass (t·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q	Unassim. Fraction
Cetaceans	3.6	0.039	0.04	30	(0.641)	(0.001)	0.2
Seabirds	3.6	0.007	0.1	100	(0.000)	(0.001)	0.2
Sharks	4.2	0.650	0.3	(3)	(0.897)	0.100	0.2
Sardinellas	2.5	9.380	1.6	9	(0.910)	(0.178)	0.3
Large pelagics	3.9	0.600	0.3	8	(0.564)	(0.038)	0.2
Other small pelagics	3.2	4.620	0.6	6	(0.969)	(0.100)	0.2
<i>Epinephelus</i> spp.	3.9	(0.375)	0.3	4	0.950	(0.075)	0.2
Pomadasysidae	3.1	2.883	0.3	6	(0.879)	(0.050)	0.2
Sciaenidae	3.4	(1.828)	0.5	4	0.950	(0.125)	0.2
<i>Pseudopenaeus prayensis</i>	3.1	0.404	0.3	5	(0.804)	(0.060)	0.2
Sparidae	3.3	4.334	0.6	8	(0.676)	(0.075)	0.2
Scorpaenidae	3.5	0.593	0.6	8	(0.797)	(0.075)	0.2
Other demersals	3.6	3.000	0.7	6	(0.897)	(0.117)	0.2
Flatfishes	3.3	1.072	1.0	5	(0.399)	(0.200)	0.2
<i>Octopus vulgaris</i>	3.2	(1.863)	0.6	3	0.950	(0.200)	0.2
<i>Sepia officinalis</i>	2.9	(0.904)	0.8	3	0.950	(0.267)	0.2
Shrimps	2.5	(0.886)	3.0	22	0.950	(0.136)	0.2
Lobsters	2.4	(0.647)	2.0	8	0.950	(0.250)	0.2
Benthos	2.4	(8.917)	5.0	20	0.950	(0.250)	0.4
Zooplankton	2.0	20.638	30.0	120	(0.295)	(0.250)	0.4
Phytoplankton	1.0	82.014	150.0	—	(0.209)	—	—
Discards	1.0	—	—	—	(0.463)	—	—
Detritus	1.0	10.000	—	—	(0.009)	—	—

Shrimps. Shrimps are represented here only by *Penaeus notialis*, which support the most important shrimp fisheries in The Gambia. The input biomass was extracted from Arreguin-Sánchez *et al.* (1993), while Z (P/B) and Q/B estimates were based on values reported by Arreguin-Sánchez *et al.* (1993), De la Cruz-Aguero (1993), Abarca-Arenas and Valero-Pacheco (1993; see Table 1 for details). However, the biomass value extracted from the report cited above was too low to balance the model; thus Ecopath was allowed to estimate a biomass of 0.886 km⁻².

Lobsters. Lobsters are highly priced seafood. The Government of The Gambia has placed strict regulations for their exploitation. For example, fishers are not allowed to land juveniles and berried females. In view of this, fishers tend not to report lobster landings in the presence of Fisheries Department

field staff, which leads to the underestimation of catches. Thus, no reliable biomass estimate could be extracted for this group. However, an average value of Q/B was taken from estimates reported by Pauly *et al.* (1993) and Arreguin-Sánchez *et al.* (1993). Total mortality was set at 2 year⁻¹, based on values for this group in other Ecopath models.

Benthos. The term 'benthos' refers here to both macro- and meiobenthos. Values of P/B and Q/B were extracted from Abarca-Arenas and Valero-Pacheco (1993), and slightly modified to fit the requirements of this ecosystem, viz.: P/B = 5.0 year⁻¹ and Q/B = 20 year⁻¹. This group was considered unexploited, i.e., catches were set at zero.

Zooplankton. Little information could be found on work or studies done on this group in The Gambia. For the purpose of this model, parameter estimates were extracted from Samb and Mendy (this vol.). A biomass value of 20.6 t·km⁻² was used together with assumed values of P/B = 30 year⁻¹ and Q/B = 120 year⁻¹, respectively.

Phytoplankton. Information on this group was culled from Samb and Mendy (this vol.).

Discards. That part of the catch that is not kept by the fishery constitutes discards. Industrial fisheries operating off The Gambian coast generate up to 20 % discards, though this is probably higher for the shrimp fisheries. The 20 % of total landings by the industrial sector was assumed and distributed among the model groups. Those catches that are not landed, such as sharks, are considered here as discards. For the artisanal fisheries, everything is landed and sorted. Fishes of little or no commercial value are given to relatives and friends for their personal consumption or for transformation into dried or smoked products.

Detritus. The default value of 0.2 for the unassimilated fraction of ingested food was assumed for all carnivores, while a value of 0.3 was used for those animals that are partly herbivores and partly carnivores. A value of 0.4 was used for herbivores. This unassimilated portion of the ingested food generated a large fraction of the detritus.

RESULTS AND DISCUSSION

The basic parameters and diet matrix of the model constructed here are presented as Tables 1, 2 and 3, respectively. Despite a scarcity of local data, this model does appear to present a coherent picture of The Gambian shelf ecosystem. As well, data gaps became apparent, notably concerning discards.

We look forward to improving/validating this very preliminary model, then using it as basis for simulating fisheries-induced changes in The Gambia shelf ecosystem.

Table 2. Catches and discards of Gambian marine fisheries by functional group for 1986 (t·km⁻²).

Model Groups	Industrial Landings	Industrial Discards	Artisanal Catch	Total
Cetaceans	–	0.001	–	0.001
Sharks	–	0.100	0.075	0.175
Sardinellas	1.244	0.002	–	1.246
Large pelagics	0.102	–	–	0.102
Other small pelagics	0.092	0.002	0.038	0.132
<i>Epinephelus</i> spp.	0.007	–	0.002	0.009
Pomadasytidae	0.295	–	0.031	0.326
Sciaenidae	0.439	–	0.140	0.579
<i>Pseudopeneus prayensis</i>	–	–	–	–
Sparidae	0.440	–	–	0.440
Scorpaenidae	0.000	–	–	–
Other demersals	0.106	0.005	0.257	0.368
Flatfishes	0.422	–	0.006	0.428
<i>Octopus vulgaris</i>	0.300	–	–	0.300
<i>Sepia officinalis</i>	0.472	–	–	0.472
Shrimps	0.423	–	–	0.423
Lobsters	–	–	0.005	0.005

Table 3. Diet composition matrix of the trophic model of the Gambian continental shelf system for 1986 using Ecopath with Ecosim. Groups 1-10.

Prey \ Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Cetaceans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Seabirds	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sardinellas	0.200	0.572	0.101	—	0.30	0.150	—	—	0.163	—
Large pelagics	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Other small pelagics	0.200	0.358	0.150	—	0.37	—	—	—	—	—
<i>Epinephelus</i> spp.	—	—	0.050	—	—	—	—	—	—	—
Pomadasytidae	—	—	0.100	—	0.05	—	—	—	—	—
Sciaenidae	—	—	0.050	—	0.04	—	—	—	—	—
<i>P. prayensis</i>	—	—	0.050	—	—	—	—	—	—	—
Sparidae	—	—	0.100	—	—	—	0.150	—	—	—
Scorpaenidae	—	—	0.050	—	0.02	—	—	—	—	—
Other demersals	0.050	—	0.025	—	—	—	0.050	0.005	0.025	—
Flatfishes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Octopus vulgaris</i>	0.075	—	—	—	—	—	0.150	—	—	—
<i>Sepia officinalis</i>	0.075	—	—	—	—	—	0.025	—	—	—
Shrimps	—	—	—	—	—	—	0.010	0.010	0.010	—
Lobsters	—	—	—	—	—	—	—	—	0.010	—
Benthos	—	—	0.273	—	0.17	0.125	0.430	0.195	0.416	0.2
Zooplankton	0.400	—	—	0.5	0.05	0.725	0.185	0.695	0.376	0.8
Phytoplankton	—	—	—	0.5	—	—	—	—	—	—
Discards	—	0.070	0.001	—	—	—	—	—	—	—
Detritus	—	—	0.050	—	—	—	—	0.095	—	—
Import	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sum	1.000	1.000	1.000	1.0	1.00	1.000	1.000	1.000	1.000	1.0

Table 3. Continued. Groups 11-20.

Prey \ Predator	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Cetaceans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Seabirds	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sardinellas	0.138	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Large pelagics	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Other small pelagics	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Epinephelus</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pomadasytidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sciaenidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. prayensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sparidae	—	—	0.050	—	—	—	—	—	—	—
Scorpaenidae	—	—	0.005	—	—	—	—	—	—	—
Other demersals	0.020	0.050	—	0.025	—	—	—	—	—	—
Flatfishes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Octopus vulgaris</i>	—	—	0.025	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sepia officinalis</i>	—	—	0.005	—	—	—	—	—	—	—
Shrimps	0.010	0.010	0.070	0.010	0.01	0.010	—	0.010	—	—
Lobsters	0.001	0.100	—	—	0.11	0.010	—	—	—	—
Benthos	0.315	0.596	0.490	0.691	0.35	0.443	0.024	—	0.001	—
Zooplankton	0.516	0.244	0.355	0.090	0.53	0.310	0.437	0.378	0.352	—
Phytoplankton	—	—	—	—	—	—	0.135	0.306	0.236	1.0
Discards	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Detritus	—	—	—	0.184	—	0.227	0.404	0.306	0.411	—
Import	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sum	1.000	1.000	1.000	1.000	1.00	1.000	1.000	1.000	1.000	1.0

REFERENCES

- Abarca-Arenas, L.G. and E. Valero-Pacheco. 1993. Towards a trophic model of Tasmiahua, a coastal lagoon in Mexico, p. 181-185. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1573-1581.
- Arreguín-Sánchez, J.C. Seijo and E. Valero-Pacheco. 1993. An Application of Ecopath II to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, Mexico, p. 269-278. In: V. Christensen and Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Browder, J. A. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico continental shelf, p. 279-284. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Camarena-Luhrs, T. 1986. Les principales espèces de pélagiques côtiers au Sénégal : Biologie et évaluation des ressources. Thèse, Université de la Bretagne Occidentale. 188 p.
- Caverivière, A. et al. 1985. Prospection et évaluation des ressources halieutiques profondes au Sénégal. Document scientifique du CRODT. Janvier 1985. 235 pages.
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992a. A guide to the Ecopath II software system (version 2.1). ICLARM Software Series No. 6. 72 p.
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992b. The ECOPATH II – software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecol. Modelling 61: 169-185.
- De la Cruz-Aguero, G. 1993. A preliminary model of Mandinga lagoon, Veracruz, Mexico, p. 193-196. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Fréon, P. 1988. Réponses et adaptation des stocks de clupéidés d'Afrique de l'Ouest à la variabilité du milieu ; analyse et réflexion à partir de l'exemple du Sénégal. Études et thèses, ORSTOM, Paris.
- Froese, R., and D. Pauly (Editors). 2000. Fishbase 2000: Concepts, design and data sources. Los Baños, Philippines. 344 p.
- Hallier, J.P., T. Diouf, M. Mbareck et E. Foucher. 1996. La pêcherie de canneurs de Dakar : un exemple de pêche responsable. Documents du Symposium sur les thons de l'ICCAT ; Ponta Delgada, Açores, Portugal.
- Kompowski, A. and W. Słosarczyk. 1976. Some investigations on horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the ICSEAF area in 1973. Colln. Scient. Pap. int. Commn. SE Atl. Fish. 3: 27-38.
- Leopold, M.F. 1993. Seabirds in the shelf edge waters bordering the Banc d'Arguin, Mauritania, in May. Hydrologia 258:197-210
- Lopez-Abellan, L.J. and de la Serna, J.M. 1986. Exploratory Fishing Cruise for Demersal Stocks in Waters of the Republic of The Gambia, November, 1986. CECAF/TECH/87/87.
- Mendoza, J.J. 1993. A preliminary biomass budget for the northeastern Venezuela shelf ecosystem, p. 285-297. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. ICLARM, Manila, Philippines.
- Mandy, A.R. 1994. Yearbook of Fisheries Statistics. Department of State for Fisheries, Natural Resources and the Environment, Gambia.
- Mandy, A.N. and E.A. Buchary. 2001. Constructing an Icelandic marine ecosystem model for 1997 using a mass-balance approach, p. 182-197. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses. Fisheries Centre Research Reports 9(4).
- Nieland, H. 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast Senegal Rapp. P.-V, Réun. J. Cons. int. Explor. Mer 180: 369-373.
- Northridge, S.P. 1984. World review of interactions between marine mammals and fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 251. Rome. 190 p.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1998. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Marine and Freshwater Research 49(5): 447-453.
- Pauly, D. and Christensen, V. 1993. Graphical representation of steady-state trophic ecosystem models, p. 20-28. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Pauly, D., M. Soriano-Bartz and M.L.D. Palomares. 1993. Improved construction, parameterization and interpretation of steady-state ecosystem models, p. 1-13. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Pauly, D., A.W. Trites, E. Capuli and V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science 55: 467-481.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part 1: The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3: 1-11.
- Saetersdal, G., G. Bianchi and T. Strømme. 1999. The Dr. Fridtjof Nansen Programme 1975-1993. Investigations of fishery resources in developing regions. History of the programme and review of results. FAO Fish. Tech. Pap. No. 391, FAO, Rome. 434 p.
- Samb, B. 1988. Seasonal growth, mortality, recruitment pattern of *Sardinella maderensis* off Senegal, p. 257-271. In: : S.C. Venema, J.M. Christensen and D. Pauly (eds.) Contributions to tropical fisheries biology. FAO/DANIDA Follow-up Training Course on Fish Stock Assessment in the Tropics, Denmark 1986, Philippines, 1987. FAO Fisheries Report n° 389. Rome.
- Seret, B. 1981. Poissons de mer de l'Ouest africain. Initiation et documentation technique n° 49. ORSTOM, Paris.
- Walters, C., V. Christensen and D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7: 139-172.

ADDENDUM: THE GAMBIAN CONTINENTAL SHELF ECOSYSTEM IN 1992 AND 1995¹

Asberr Natoumbi Mandy

*Fisheries Department, Department of State for Fisheries,
Natural Resources and the Environment; 6, Muammar Ghaddafi Avenue, Banjul,
The Gambia; Tel: +220 202355/228727; Fax: +220 224154;
Email: gamfish@gamtel.gm, and anmandy@yahoo.com*

INTRODUCTION

Following the construction of an Ecopath model on The Gambian continental shelf ecosystem for the period 1986 (see Mandy, this vol.) and based on the report of the exploratory fishing cruise for demersal stocks in waters of the Republic of The Gambia in 1986 by the Spanish Institute of Oceanography (IEO), two additional models on the same system were constructed for 1992 and 1995. The 23 functional group structure of the 1986 model was used with parameter inputs from surveys conducted in marine waters of The Gambia by the Norwegian fisheries research vessel, R/V *Dr. Fridtjof Nansen* and other recently published data.

As the methodology remains unchanged, only the parameterisation of the model's functional groups will be described here. Catches of the two fisheries operating in The Gambia for 1992 and 1995 used in these models included estimates of discards from the industrial fisheries for species of low commercial value.

MATERIALS AND METHODS

Biomass estimates

The R/V *Dr. Fridtjof Nansen* survey covered 30 stations in 1992 and 16 in 1995. Biomass estimates obtained in both surveys were consistent with the fact that the demersal fish stocks are being subjected to heavy fishing pressure and that the biomass of these fishes has taken a downward trend. A decrease of about 30 % in biomass was observed for the period 1992 and of about 50 % in 1995, compared to that in 1986 (see Figure 1).

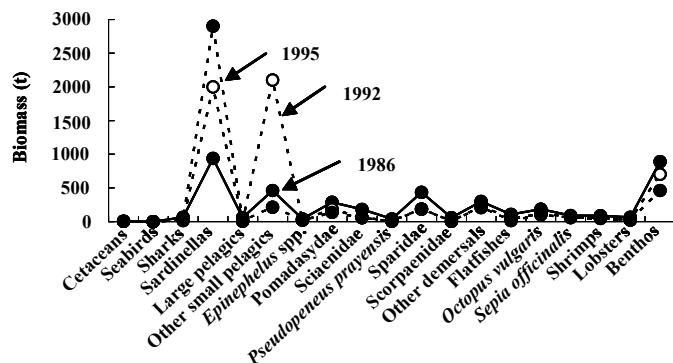


Figure 1. Biomass estimates of the different functional groups for the periods 1986, 1992 and 1995.

Input biomass calculated from the reports of surveys by the RV *Dr. Fridtjof Nansen* for some of the functional groups were found to be inadequate to balance the models and thus Ecopath was used to generate estimates for those groups. Examples of these groups could be found in Tables 1 and 2. For cetaceans, seabirds, zooplankton and phytoplankton groups values entered in the 1986 models were maintained.

Total mortality (Z) and production/biomass ratio (P/B)

The total mortality Z inputs for the functional groups for 1992 model were unchanged with regards the reference period as no new knowledge on the mortality rates were at hand. However, those for the groups *Epinephelus* spp. and *Sciaenidae* were increased from 0.3 year⁻¹ to 0.6 year⁻¹ and 0.5 year⁻¹ to 0.6 year⁻¹, respectively, in order to obtain reasonable biomass estimates for these groups.

¹ Cite as: Mandy, A.N. 2004. Addendum: the Gambian continental shelf in 1992 and 1995, p. 89-94. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

Table 1. Input and estimated (in brackets) parameters of the Gambian continental shelf system for 1992.

Nr.	Group name	TL	Biomass (t·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q	Unassim. Fraction
1	Cetaceans	3.5	0.039	0.04	30	(0.000)	(0.001)	0.2
2	Seabirds	3.6	0.007	0.10	100	(0.000)	(0.001)	0.2
3	Sharks	3.7	(0.172)	0.30	3	0.950	0.100	0.2
4	Sardinellas	2.5	20.000	1.60	9	(0.692)	(0.178)	0.3
5	Large pelagics	3.8	0.040	0.30	8	(0.833)	(0.038)	0.2
6	Other small pelagics	3.1	21.011	0.60	6	(0.060)	(0.100)	0.2
7	<i>Epinephelus</i> spp	3.6	(0.220)	0.30	4	0.950	(0.075)	0.2
8	Pomadasysidae	3.0	1.870	0.30	6	(0.525)	(0.050)	0.2
9	Sciaenidae	3.3	(0.608)	0.50	4	0.950	(0.125)	0.2
10	<i>Pseudopeneus prayensis</i>	3.1	0.030	0.30	5	(0.287)	(0.060)	0.2
11	Sparidae	3.2	1.850	0.60	8	(0.753)	(0.075)	0.2
12	Scorpaenidae	3.3	0.020	0.60	8	(0.748)	(0.075)	0.2
13	Other demersals	3.3	(2.077)	0.70	6	0.950	(0.117)	0.2
14	Flatfishes	3.1	(0.169)	1.00	5	0.950	(0.200)	0.2
15	<i>Octopus vulgaris</i>	3.2	(1.008)	0.60	3	0.950	(0.200)	0.2
16	<i>Sepia officinalis</i>	2.9	(0.583)	0.80	3	0.950	(0.267)	0.2
17	Shrimps	2.5	(0.454)	3.00	22	0.950	(0.136)	0.2
18	Lobsters	2.4	(0.218)	2.00	8	0.950	(0.250)	0.2
19	Benthos	2.4	(7.018)	5.00	20	0.950	(0.250)	0.4
20	Zooplankton	2.0	20.638	30.00	120	(0.419)	(0.250)	0.4
21	Phytoplankton	1.0	82.014	150.00	—	(0.211)	—	—
22	Discards	1.0	—	—	—	(0.442)	—	—
23	Detritus	1.0	10.000	—	(0.006)	—	—	—

Table 2. Input and estimated (in brackets) parameters of the Gambian continental shelf system for 1995.

Nr.	Group name	TL	Biomass (t·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q	Unassim. Fraction
1	Cetaceans	3.5	0.039	0.04	30	(0.000)	(0.001)	0.2
2	Seabirds	3.6	0.007	0.10	100	(0.000)	(0.001)	0.2
3	Sharks	3.6	(0.435)	0.30	3	0.950	0.100	0.2
4	Sardinellas	2.5	29.000	1.60	9	0.117	(0.178)	0.3
5	Large pelagics	3.7	(0.133)	0.30	8	0.950	(0.038)	0.2
6	Other small pelagics	3.1	(2.132)	0.60	6	0.950	(0.100)	0.2
7	<i>Epinephelus</i> spp	3.6	(0.210)	0.60	4	0.950	(0.150)	0.2
8	Pomadasysidae	3.0	1.380	0.30	6	(0.939)	(0.050)	0.2
9	Sciaenidae	3.3	(0.580)	0.60	4	0.950	(0.150)	0.2
10	<i>Pseudopeneus prayensis</i>	3.1	0.110	0.30	5	(0.198)	(0.060)	0.2
11	Sparidae	3.2	1.870	0.60	8	(0.345)	(0.075)	0.2
12	Scorpaenidae	3.3	0.030	0.60	8	(0.363)	(0.075)	0.2
13	Other demersals	3.3	(2.244)	0.70	6	0.950	(0.117)	0.2
14	Flatfishes	3.1	(0.436)	1.00	5	0.950	(0.200)	0.2
15	<i>Octopus vulgaris</i>	3.2	(1.143)	0.60	3	0.950	(0.200)	0.2
16	<i>Sepia officinalis</i>	2.9	(0.734)	0.80	3	0.950	(0.267)	0.2
17	Shrimps	2.5	(0.535)	3.00	22	0.950	(0.136)	0.2
18	Lobsters	2.4	(0.249)	2.00	8	0.950	(0.250)	0.2
19	Benthos	2.4	(4.593)	5.00	20	0.950	(0.250)	0.4
20	Zooplankton	2.0	20.638	30.00	120	(0.325)	(0.250)	0.4
21	Phytoplankton	1.0	82.014	150.00	—	(0.214)	—	—
22	Discards	1.0	—	—	—	(0.671)	—	—
23	Detritus	1.0	10.000	—	(0.005)	—	—	—

Consumption/biomass ratio (Q/B)

The Q/B input parameter for the functional groups for the reference model 1986, were adopted for the 1992 and 1995 models, given the lack of additional knowledge on the consumption of the various species groups.

Ecotrophic efficiency (EE)

Ecopath requires that at least three of the following input parameters B, P/B, Q/B and EE are entered for the model to balance (Christensen and Pauly, 1993). The model, upon attaining a balanced state, estimated EE values. A value of 0.95 was used for groups for which one or two of these B, P/B, and Q/B parameters were unknown (Christensen and Pauly, 1993; and see Tables 1 and 2).

Diet compositions (DC)

This is the average composition of the food of each consumer animal in an Ecopath model on weight basis. It is a necessary input parameter for balancing an Ecopath model. For the models presented here, limited alterations in diets composition of predators were made. The assumption was that food composition of these groups had changed little over the years (Tables 3 and 4).

Table 3. Diet composition matrix of the trophic model of the Gambian continental shelf system for 1992. Groups 1-10.

Table 3. Continued. Groups 11-20.

Table 4. Diet composition matrix of the trophic model of the Gambian continental shelf system for 1986. Groups 1-10.

Table 4. Continued. Groups 11-20.

Prey/Predator	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1 Cetaceans	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 Sea birds	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 Sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 Sardinellas	0.138	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 Large pelagics	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6 Other small pelagics	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7 <i>Epinephelus</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8 Pomadasytidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 Sciaenidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10 <i>P. prayensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11 Sparidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12 Scorpaenidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13 Other demersals	0.020	0.050	—	0.025	—	—	—	—	—	—
14 Flatfishes	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15 <i>Octopus vulgaris</i>	—	—	0.025	—	—	—	—	—	—	—
16 <i>Sepia officinalis</i>	—	—	0.005	—	—	—	—	—	—	—
17 Shrimps	0.010	0.010	0.070	0.010	0.01	0.010	—	0.010	—	—
18 Lobsters	0.001	0.100	—	—	0.11	0.010	—	—	—	—
19 Benthos	0.315	0.596	0.540	0.691	0.35	0.443	0.024	—	0.001	—
20 Zooplankton	0.516	0.244	0.355	0.090	0.53	0.310	0.437	0.378	0.352	—
21 Phytoplankton	—	—	—	—	—	—	0.135	0.308	0.236	1.0
22 Discards	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
23 Detritus	—	—	—	0.184	—	0.227	0.404	0.306	0.411	—
24 Import	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

RESULTS AND DISCUSSIONS

The two models were constructed in response to the need to document the changes that have taken place in the Gambian continental shelf ecosystem since 1986 as well as the corresponding fisheries landings and discards (Tables 5 and 6). Surveys carried out in 1992 and 1995 by the Norwegian research vessel, R/V *Dr. Fridtjof Nansen*, had shown a downward trend in biomass in the area, from the shore to 200 nmile contour. In 1986, the total biomass estimate of the demersal fish for this area was estimated at 43 600 t, by Spanish scientists, while the estimates for 1992 and 1995 by the Norwegian Institute of Marine Research stood at 30 000 and 22 000, respectively. Analyses by functional groups have revealed the same trend for most species groups, thus confirming the fear expressed about the health of the demersal fish (Figure 1). Interestingly, the biomass of small pelagic fish, especially the sardinellas had gone up over the years, while other small pelagic fish such as the *Trachurus* spp, etc. had gone down in 1995. It could have been that these happened to have moved within the area at the time of the survey, considering the high migratory nature of these species.

It appears that the only concluding comment one can make is that a precautionary fisheries management approach for the demersal fisheries should be encouraged, pending an exhaustive evaluation of the demersal stocks while promoting, perhaps, the pelagic fisheries.

Table 5. Catches and discards of Gambian marine fisheries by functional groups for 1992 (in t·km⁻²).

Groups	Industrial landings	Industrial discards	Artisanal catch	Total
Cetaceans	—	—	—	—
Sharks	—	—	0.049	0.049
Sardinellas	0.022	0.004	0.001	0.027
Large pelagics	0.004	—	0.006	0.010
Other small pelagics	0.049	0.009	0.023	0.081
<i>Epinephelus</i> spp	0.029	—	0.008	0.037
Pomadasytidae	0.206	—	0.021	0.227
Sciaenidae	0.112	—	0.138	0.250
<i>Pseudopeneus prayensis</i>	—	—	—	—
Sparidae	0.029	—	—	0.029
Scorpaenidae	—	—	—	—
Other demersals	0.495	0.099	0.230	0.824
Flatfishes	0.137	—	0.024	0.161
<i>Octopus vulgaris</i>	0.043	—	—	0.043
<i>Sepia officinalis</i>	0.271	—	—	0.271
Shrimps	0.053	—	—	0.053
Lobsters	0.004	—	0.005	0.009

Table 6. Catches and discards of Gambian marine fisheries by functional groups for 1995 (in t·km⁻²).

Groups	Industrial landings	Industrial discards	Artisanal catch	Total
Cetaceans	—	—	—	—
Sharks	—	—	0.124	0.124
Sardinellas	0.002	—	—	0.002
Large pelagics	0.008	—	0.030	0.038
Other small pelagics	0.047	0.009	0.084	0.140
<i>Epinephelus</i> spp	0.057	—	0.029	0.086
Pomadasytidae	0.300	—	0.077	0.377
Sciaenidae	0.124	—	0.200	0.489
<i>Pseudopeneus prayensis</i>	—	—	—	—
Sparidae	0.032	—	0.031	0.063
Scorpaenidae	—	—	—	—
Other demersals	0.328	0.066	0.530	0.924
Flatfishes	0.224	—	0.190	0.439
<i>Octopus vulgaris</i>	0.101	—	—	0.101
<i>Sepia officinalis</i>	0.301	—	0.081	0.381
Shrimps	0.125	—	0.092	0.217
Lobsters	0.006	—	0.006	0.012

REFERENCES

- Christensen, V. and D. Pauly. 1993. On steady-state modelling of ecosystems, p. 14-19. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic Models of Aquatic Ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.

PRELIMINARY ECOPATH MODEL OF THE GUINEA-BISSAU CONTINENTAL SHELF ECOSYSTEM (NW-AFRICA)¹

Patrícia Amorim

*Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR),
Av. Brasília 1449 Lisboa, Portugal; Email: pamorim2000@net.sapo.pt*

Gregório Duarte

*Centro de Investigação Pesqueira Aplicada (CIPA),
Avenida Amílcar Cabral, 12 CP:102, Bissau, Guiné-Bissau ;
Email : gregorioduarte@yahoo.com; cipacr@hotmail.com*

Miriam Guerra

*Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR),
Av. Brasília 1449 Lisboa, Portugal; Email: mguerra@ipimar.pt*

Telmo Morato

*Fisheries Centre, University of British Columbia,
2259 Lower Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4 Canada; Email: t.morato@fisheries.ubc.ca*

Kim A. Stobberup

*Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR),
Av. Brasília 1449 Lisboa, Portugal; Email: karaugo@ipimar.pt*

ABSTRACT

An ecosystem model for the Guinea-Bissau continental shelf is presented with the goal of providing a tool for the understanding of ecosystem dynamics in a multi-species context. The model refers to the period between 1990 and 1992 and covers an area of 40816 km² located between 11° and 12°30'N. A total of 32 ecological groups were included in the model, focusing on the exploited part of the ecosystem. The groups consist of marine mammals, seabirds, turtles, 15 fish groups, 10 invertebrates groups, 2 primary producers, discards and detritus.

A considerable effort went into the process of assembling basic growth parameters and consumption and mortality rates for 166 fish species, accounting for 96% of the demersal fish biomass estimated by trawl surveys.

The preliminary biomass estimates by the model are in agreement with values given in the literature. Future developments of the Guinea-Bissau model should consider improving the estimation of catches and discards, un-reported shark catches, the creation of separate groups for commercially important species, and compilation of more information, mainly on top predators and benthos groups.

¹ Cite as: Amorim, P., Duarte, G., Guerra, M. Morato, T., Stobberup, K.A. 2004. Preliminary Ecopath model of the Guinea-Bissau continental shelf ecosystem (NW Africa), p. 95-112. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

RÉSUMÉ

Un modèle de l'écosystème du plateau continental de Guinée-Bissau fournira un important outil pour la compréhension de la dynamique d'un système multisécifique. Nous présentons ici un modèle pour la période entre 1990 et 1992 dans la zone localisée entre 11° et 12°30'N en Guinée-Bissau. Un total de 32 groupes écologiques a été inclus dans ce modèle, provenant notamment de la partie exploitée de cet écosystème. Les groupes incluent les mammifères et oiseaux marins, les tortues, 15 groupes de poissons, 10 groupes d'invertébrés, 2 producteurs primaires, des rejets et le détritus.

Un effort considérable a été consacré à l'estimation des paramètres de croissance ainsi qu'aux taux de consommation et de mortalité pour 166 espèces de poissons représentant 96% de la biomasse demersale (estimée par chalutages).

Les estimations préliminaires de la biomasse par ce modèle sont similaires aux valeurs données dans la littérature. Les futurs développements du modèle de Guinée-Bissau devraient considérer une amélioration des estimations des prises et des rejets ainsi que les prises de requins non rapportées, la création de groupes distincts pour les espèces commercialement importantes, et la compilation de plus d'information, principalement sur les prédateurs de haut niveau et le benthos.

INTRODUCTION

Human pressure on the marine environment has never been so intense, and the continental shelf of Guinea-Bissau is no exception. The last two decades have progressively indicated fish stock depletion, habitat degradation and an urgent need for management policies that can integrate rational exploitation of fishery resources and nature conservation. There is an emerging consensus among fisheries scientists and managers that, in order to improve on the management of aquatic resources, traditional single-species approaches should be replaced by an ecosystem management perspective which explicitly accounts for ecological interactions, especially those of trophic nature (Walters *et al.* 1997).

In Guinea-Bissau, numerous studies have been undertaken on different topics ranging from primary production to fisheries, but none have integrated these different elements into an ecosystem perspective. The objective of the present study was to create an ecosystem model for the Guinea-Bissau continental shelf and adjacent areas and thereby to provide a tool for understanding the dynamics of the ecosystem within which the marine fisheries of Guinea Bissau are embedded. This study was developed in a collaborative effort between the Centro de Investigação Pesqueira Aplicada (CIPA, Guinea-Bissau) and the Instituto de Investigação das Pescas e do Mar (IPIMAR, Portugal).

GUINEA-BISSAU

The marine environment of Guinea-Bissau is characterized by one of the largest continental shelves in the region, approximately 11 900 nm² or 40 186 km² (Strømme 1984), consisting of large shallow areas, large river run-off and extensive mangrove forests lining the mainland coastline and that of the Bijagós Archipelago. These areas are a complex of fishing grounds with highly diverse bottom characteristics and shifting sediments. Furthermore, the coastal areas are characterized by strong currents and occasional strong winds.

The Guinea-Bissau ecosystem, located at the southern limit of the Canary Current System and the western limit of the Gulf of Guinea System, is characterized by strong seasonal variations of oceanographic conditions (Berri and Rebert 1977). From January to February the continental shelf is marked by upwelling events. Characteristically warm and salty tropical waters dominate from May to June. With the progression of the rainy season (2 500 mm·year⁻¹), the intrusion of warm, low salinity inner waters tends to dominate. As a result of upwelling events and the input of organic matter from river run-off, primary productivity is relatively high in the area, estimated at approximately 240 t·C·km⁻²·year⁻¹ (Berri and Rebert 1977).

Several studies have demonstrated the seasonal variability of the ecosystem, including the higher productivity during the dry season (Longhurst 1983; Domain 1982). The biota have adopted strategies compatible with this variability, as reflected, e.g., in feeding migrations of fish along the coast (Domain 1979; Boely and Fréon 1979) and the reproductive migration of shrimp into estuaries (Garcia and Lhomme 1979) following the cycle of wet and dry seasons. This area is considered an important nursery ground for

several species of fish, turtles, marine mammals and birds (Lafrance 1994a; Fréon 1981; Lopes and Afonso 1993) and is therefore crucial for the maintenance of their populations.

Fisheries in Guinea-Bissau can be divided into three major categories: Industrial, Artisanal and Tuna. The industrial fishery is undertaken exclusively by foreign vessels on a seasonal basis, operating with trawl nets or, to a lesser extent, with purse seines. In general, the catches of the industrial fisheries are dominated by members of the sciaenid community, i.e., *Arius* sp. *Galeoides decadactylus*, *Polydactylus quadrifilis*, *Argyrosoma regius*, *Pseudotolithus* sp. and *Pomadasys* sp. (Fager and Longhurst 1968; Domain *et al.* 1999), followed by small pelagics, i.e., *Sardinella* sp., *Ethmalosa fimbriata* and *Decapterus* sp. and to a lesser extent by cephalopods and shrimps, with an estimated total landings of 39 121 t in 1995 (CIPA 1996).

The artisanal fishery operates mainly in coastal areas and the Bissagós Archipelago, with gillnets, longline, handline and beach seine. The catches are dominated by species such as mullets (*Mugil* sp. and *Liza* sp.), sharks and rays (*Carcharhinus* spp., *Sphyrna* sp. and *Rhinobatus* sp.), bonga shad (*Ethmalosa fimbriata*), ilisha (*Ilisha africana*), sardinellas, scads, grunts (*Pomadasys jubelini*), guitarfishes (*Rhinobatus* sp.) and barracudas (*Sphyraena* sp.) (Lafrance 1994c).

The tuna fishery operates differently, involving foreign vessels using longlines, pole and line with live bait, and purse seines (Gregorio Duarte, Centro de Investigaçao Pesqueira Aplicada, Guinea-Bissau, pers. comm.).

MATERIAL AND METHODS

Approach and model definition

The modeling approach used in this study relied on the Ecopath with Ecosim software (Christensen *et al.* 2000), which is based on an approach originally developed by Polovina (1984) and subsequently modified by Christensen and Pauly (1992a, b) Christensen *et al.* 1996).

The area covered by the model extends along the Guinea-Bissau shoreline, including the Bissagós Archipelago and the continental shelf, i.e., down to 200 m (Figure 1). Inland waters, such as the Geba River, were not considered. The total area of this ecosystem is 40 816 km², located between 11° and 12°30'N. The reference period covered was 1990 to 1992, considering the availability of biomass estimates from trawl and acoustic surveys (INIP and LBM 1992; INIP and CIPA 1993; Saetersdal *et al.* 1999) and fisheries statistics (CIPA 1996; Lafrance 1994b, c).

Ecological Grouping

A total of 32 ecological groups were included in the Guinea-Bissau model, with emphasis on the exploited part of the ecosystem. The groups consist of marine mammals, seabirds, turtles, 15 fish groups, 10 invertebrate groups, 2 primary producers, discards and detritus.

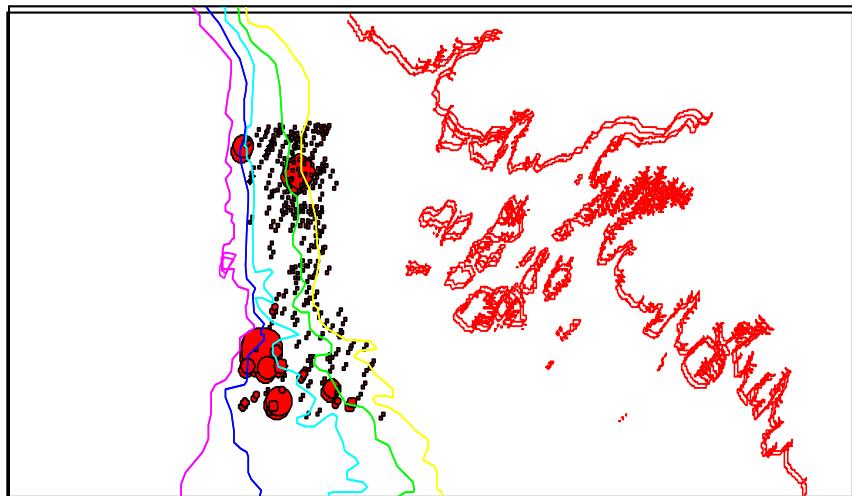


Figure 1. Area covered by the model of the Guinea-Bissau continental shelf ecosystem, including the Bissagós Archipelago and the continental shelf to 200 m depth. Grey circles represent the fish catches obtained and the extent of the surveyed area of the INIP/LBM trawl surveys (1990 and 1991). The bathymetric lines indicate the 50, 100, 200, 500, and 1000 m isobaths, respectively.

Fish groups

A list of 166 fish species considered in the Guinea-Bissau model was assembled from INIP (Instituto Nacional de Investigação das Pescas, Portugal) / LBM (Laboratorio de Biologia Marinha, Guiné-Bissau) trawl surveys (INIP/LBM 1992; INIP/CIPA 1993; CIPA 1996), fisheries statistics (CIPA 1996), reports (Lafrance 1994a,c; Bucal 1994), and other published data. The aggregation of species was based primarily on common habitat, diet composition, and consistent estimates of trophic level. The characteristic species in terms of biomass and importance to the fishery are given by group in Table 1.

Table 1. Representative fish species, in terms of biomass and fisheries catch, of the functional (trophic) group of the Guinea-Bissau model, including the total number of species in each group.

N	Groups	Family	Representative species	No. of spp.
4	Billfish and marlins	Istiophoridae	<i>Istiophorus albicans</i>	4
5	Tuna	Scombridae	<i>Katsuwonus pelamis, Thunnus albacares</i>	4
6	Pelagic sharks	Carcharhinidae	<i>Carcharhinus signatus, C. limbatus, Galeocerdo cuvieri, Prionace glauca</i>	10
7	Pelagic predators	Sphyraenidae Trichiuridae Zeidae Sphaeridae Scombridae Carangidae Elopidae	<i>Sphyraena mokarran</i> <i>Trichiurus lepturus</i> <i>Zeus faber</i> <i>Sphyraena afra</i> <i>Scomberomorus tritor</i> <i>Caranx senegallus, Alectis alexandrinus</i> <i>Elops lacerta</i>	— 11 — — — — —
8	Benthic predators	Synodontidae Ophidiidae Aulopidae Sciaenidae Muraenidae	<i>Saurida brasiliensis, Trachinocephalus myops</i> <i>Brotula barbata</i> <i>Aulopus cadenati</i> <i>Argyrosomus regius</i> <i>Muraena helena</i>	13 — — — —
9	Demersal sharks	Triakidae Squalidae Carcharhinidae	<i>Mustelus mustelus</i> <i>Squalus blainville, S. megalops</i> <i>Rhizoprionodon acutus</i>	9 — —
10	Groupers/snappers	Ginglymostomatidae Serranidae	<i>Ginglymostoma cirratum</i> <i>Epinephelus aeneus, Mycteroperca rubra, Cephalopholis spp.</i> <i>Lutjanus goreensis</i>	5 — —
11	Rays	Lutjanidae Rajidae Rhinobatidae	<i>Raja spp.</i> <i>Rhinobatos rhinobatos</i>	10 —
12	Benthos/fish feeders	Dasyatidae Acropomatidae Haemulidae Polynemidae Gerreidae	<i>Dasyatis margarita</i> <i>Synagrops microlepis</i> <i>Brachydeuterus auritus, Pomadasys perotaei</i> <i>Galeoides decadactylus, Polydactylus quadrifilis</i> <i>Eucinostomis melanopterus</i>	29 — — —
13	Sparids	Sparidae	<i>Dentex spp., Pagellus bellottii, Pagrus caeruleostictus</i>	8
14	Flatfish	Paralichthyidae Bothidae Soleidae	<i>Syacium micrurum</i> <i>Bothus podas</i> <i>Dicologlossa cuneata, Microchirus boscanion</i>	11 — —
15	Benthic feeders	Chlorophthalmidae Ariommataidae Triglidae Haemulidae Drepaneidae	<i>Chlorophthalmus agassizi</i> <i>Ariomma bondi, A. melanum</i> <i>Lepidotrigla cadmani</i> <i>Pomadasys jubelini</i> <i>Drepane africana</i>	17 — — — —
16	Small pelagics	Clupeidae Carangidae	<i>Sardinella aurita, S. maderensis</i> <i>Caranx rhonchus, Trachurus trecae</i>	12 —
18	Phytoplanktivores	Clupeidae Cichlidae	<i>Ethmalosa fimbriata</i> <i>Sarotherodon melanotheron</i>	2 —

The biomass of demersal fish species were estimated using stratified means from the stratified INIP/LBM trawl surveys and the swept-area method (Gallucci *et al.* 1996; Sparre and Venema 1992). Biomass estimates for 1990 and 1991 were averaged. Small pelagic and pelagic predator (carangids) biomass estimates were obtained from cruise reports of R/V *Dr. Fridtjof Nansen* for the years 1975-1993 (Saetersdal *et al.* 1999), using 1992 as reference year. Estimates of phytoplanktivorous fish (*Ethmalosa fimbriata* primarily) and mullets were taken from Longhurst (1983), as these species are poorly sampled by trawl surveys.

There are numerous studies concerning fish species in the region, which have dealt with a number of subjects such as species assemblages, abundance, migration, growth, reproduction, habitat and diet composition (e.g., Caverivière 1989, 1993; Domain 1972, 1979; Domain *et al.* 1999; Fager and Longhurst 1968; Lima Dias 1994; Longhurst 1957, 1960; Longhurst and Pauly 1987; Marchal and Boëly 1977; Troadec and Garcia 1979). We will therefore not go into detail concerning fish species and the reader should refer to this literature for more detailed information.

Table 2. Basic input parameters for the Guinea-Bissau model for the period 1990 to 1992, before and after balancing the model. The values estimated by the model are in parenthesis.

N	Groups	TL	Biomass (t·km ⁻²) Before	Biomass (t·km ⁻²) After	P/B (year ⁻¹) Before	P/B (year ⁻¹) After	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q
1	Marine mammals	4.0	—	(0.073)	0.100a	0.100	41.070a	0.500	(0.002)
2	Seabirds	3.3	—	(0.002)	5.400b	5.400	80.000b	0.500	(0.068)
3	Turtles	2.9	—	(0.033)	0.200b	0.200	3.500 b	0.800	(0.057)
4	Billfish and marlins	4.2	—	(0.024)	—	(0.626)	6.265	0.800	0.100
5	Tuna	3.5	—	(1.059)	—	(0.956)	9.563	0.850	0.100
6	Pelagic sharks	4.6	—	(0.076)	—	(0.210)	2.103	0.500	0.100
7	Pelagic predators	3.5	0.735c	0.735	0.616	0.616	4.440	(0.895)	(0.139)
8	Benthic predators	4.3	0.269	0.269	1.243	1.243	4.959	(0.951)	(0.251)
9	Demersal sharks	4.4	0.238	0.238	0.506	0.506	3.256	(0.716)	(0.155)
10	Groupers/Snappers	3.9	0.039	0.039	0.770	0.770	4.272	(0.909)	(0.180)
11	Rays	3.6	0.095	0.095	0.920	0.920	3.912	(0.663)	(0.235)
12	Benthos/Fish feeders	3.7	1.262	1.262	0.812	0.812	6.282	(0.918)	(0.129)
13	Sparids	3.3	0.731	0.731	0.570	0.570	5.328	(0.950)	(0.107)
14	Flatfish	3.3	0.354	0.354	1.165	1.165	8.004	(0.953)	(0.146)
15	Benthic feeders	3.4	3.190	3.190	0.942	0.942	6.300	(0.893)	(0.150)
16	Small pelagics	2.6	13.230c	13.230	1.149	1.149	9.286	(0.941)	(0.124)
17	Squid	3.0	—	(1.523)	3.100d	3.100	16.640d	0.950	(0.186)
18	Phytoplanktivores	2.1	5.369e	5.369	—	(0.981)	19.103	0.950	(0.051)
19	Mullets	2.3	0.150e	0.150	—	(1.769)	17.694	(0.914)	0.100
20	Octopus/Sepia	3.4	0.158	(2.984)	1.100f	1.100	3.500f	0.950	(0.314)
21	Gastropods/Bivalves	2.4	—	(5.708)	2.500f	2.500	8.200f	0.950	(0.305)
22	Shrimps	2.9	0.018	(0.875)	5.380f	5.380	19.200f	0.950	(0.280)
23	Crabs	2.8	0.203	(2.682)	2.800f	2.800	8.500f	0.950	(0.329)
24	Small crustaceans	2.3	—	(3.623)	7.010f	7.010	27.140f	0.950	(0.258)
25	Annelids	2.2	—	(6.932)	4.600f	4.600	15.900f	0.950	(0.289)
26	Equinoderms	2.3	—	(4.888)	1.200b	1.200	4.000b	0.950	(0.300)
27	Meiobenthos	2.0	—	(0.387)	100.000b	100.000	215.000b	0.950	(0.465)
28	Zooplankton	2.0	1.857e	1.857	159.356e	(71.547)	165.000b	0.950	(0.434)
29	Phytoplankton	1.0	12.146e	12.146	199.723eg	199.723	—	(0.168)	—
30	Benthic algae	1.0	—	(8.446)	13.250b	13.250	—	0.800	—
31	Discards	1.0	—	—	—	—	—	(0.995)	—
32	Detritus	1.0	42.351c	42.351	—	—	—	(0.104)	—

^a Browder (1993); ^b Opitz (1993); ^c Fridtjof Nansen; Saetersdal *et al.* (1999); ^d Aliño *et al.* (1993); ^e Longhurst (1983); ^f Arreguin-Sánchez *et al.* (1993); ^g Berrit and Rebert (1977); ^h Estimated using empirical equation given in Pauly *et al.* (1993).

Non-fish groups

Published data regarding non-fish groups for the region are scarce, particularly in relation to biomass and production. Most studies consider characteristic species and are generally descriptive in nature. However, information on species composition and biomass estimates for demersal cephalopods, shrimps, and crabs

were available from trawl surveys. In the following, the non-fish groups are characterized and an indication of available parameter estimates are given (see also Table 2, which gives the source of parameter estimates).

Marine mammals: Some studies concerning marine mammals in Guinea-Bissau and adjacent areas have been undertaken in recent years. The main focus of these studies were the distribution and conservation status of some of the most important coastal marine mammals species (Sequeira and Reiner 1992; Schuhmann 1995; van Waerebeek *et al.* 2000; Silva and Araújo 2001). However, none of the mentioned studies presented biomass estimates or diet composition for the species occurring in the area. Following Jefferson *et al.* (1997), the predominant species are bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), Atlantic spotted dolphin (*Stenella frontalis*), common dolphin (*Delphinus delphis*), short-finned pilot whales (*Globicephala macrorhynchus*), and the Atlantic hump-back dolphin (*Sousa teutzii*). Diet composition was estimated from Pauly *et al.* (1998) by simple averaging across species. According to Maigret (1994) and van Waerebeek *et al.* (2000), no regular by-catch or direct catches of marine mammals have been reported in Guinea-Bissau. However, more recently Silva and Araújo (2001) reported the death of several manatees (*Trichechus senegalensis*) entangled in fishing nets or killed by hunters.

Seabirds: Seabirds of Guinea-Bissau has been studied within the framework of establishing protected areas and their management plans. This is mainly true for inland waters and lagoons, such as Cufada (Araújo 1994), Cacheu or Rio Grande de Buba, but also for the Bissagós Archipelago and coastal mangrove areas (Altenburg and Van Spanje 1989). We can assume that the most common species in the Bissagós Archipelago are Palearctic waders, Curlew sandpiper (*Calidris ferruginea*), Bartaile godwit (*Limosa lapponica*), Whimbrel (*Numenius phaeopus*), Grey plover (*Pluvialis squatarola*), Pink backed pelicans (*Pelecanus rufescens*), and Greater flamingo (*Phoenicopterus ruber*) (Dodman *et al.* 1999). In coastal mangrove areas, the most common fish, crab and benthos eaters are pied kingfisher (*Ceryle rudis*), blue-breasted kingfisher (*Halcyon malimbica*), and common sandpiper (*Actitis hypoleucos*) (Altenburg and Van Spanje 1989). No estimations of biomass or diet composition were found in the literature for the region.

Turtles: There are at least four species of turtles occurring in Guinea-Bissau waters. The most abundant are considered to be *Chelonia mydas* and *Lepidochelys olivacea*, while *Eretmochelys imbricata* and *Dermochelys coriacea* are rarer (Barbosa *et al.* 1998; Fortes *et al.* 1998). The Guinea-Bissau area, the Bissagós Archipelago in particular, is a very important nursery area for the first two species. Juveniles are preyed upon by the monitor lizard, ghost crabs, and plum-nut vulture, while adults are captured by local people for consumption. Also, there are some preliminary estimates of by-catch from the industrial trawl fishery (Broderick and Catry 1998).

Octopus/Sepia: Demersal cephalopods are an important part of the diet of many predators. This group has been the subject of some studies in Guinea-Bissau as well as in adjacent areas (Lamboeuf 1997; Pereira 1993). During the trawl surveys (INIP and LBM 1992; INIP and CIPA 1993), some of the most important species were identified, such as *Octopus* sp., *Sepia* sp., *Eledone caparti*, and the biomass of the demersal species was estimated.

Shrimps: This group was separated from the other crustacean groups, because it is a target species of the industrial fishery and is of economic importance (Table 3). The more abundant species are *Parapenaeus longirostris*, *Penaeus* sp., *Parapenaeopsis atlantica* (INIP and LBM 1992; INIP and CIPA 1993; CIPA 1996). However, the distributions of these species are not homogeneous. They are found in higher densities in specific areas such as off Cacheu (in the North) and south of Bissagós, which appears to be related to sediment type.

Crabs: This group comprises the crab and other reptant decapod species of Guinea-Bissau, and is subject to a certain level of exploitation (CIPA 1996). They can be considered by-catch of the shrimp- and fish-trawl fisheries. They play an important ecological role in the ecosystem as they are preyed upon by several groups (Table 4). The most abundant species, determined by trawl surveys appear to be *Aristeus* sp., *Calappa rubroguttata*, and *Palinurus mauritanicus*.

Benthic macrofaunal groups in general: These groups included a wide variety of organisms ranging from benthic polychaets to bivalves, gastropods and echinoderms. Some studies have been undertaken such as those of Dexter (1992) and Teixeira and Morato-Gomes (1997) on the macrozoobenthos

characteristic of sandy beaches in the Bissagós Archipelago as well as Fernandes (1989), Alva and Vadon (1989), and van Cose (1993), which described mainly the bivalves and ophiuroids of the coastal areas.

In the Bissagós Archipelago, the bivalves of the family Cardiidae, locally known as 'Combés', are exploited as part of a subsistence fishery and an estimate of catch was included in the model (Table 3). A huge amount of shells of these bivalves can be found around local houses, serving as exterior pavement.

Table 3. Average landings ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$) for the different fisheries considered in the Guinea-Bissau region for the period 1990 to 1992 (groups 24-32 in the previous table have zero catches).

N	Groups	Artisanal	Shrimp net	Cephalopod net	Fish net	Purse seine	Tuna	Total
1	Marine mammals	0.001	—	—	—	—	0.001	0.002
2	Seabirds	0.000	—	—	—	—	0.000	0.000
3	Turtles	0.001	—	—	—	—	—	0.001
4	Billfish and marlins	—	—	—	—	—	0.004	0.004
5	Tuna	—	—	—	—	—	0.115	0.115
6	Pelagic sharks	0.002	0.003	—	0.001	—	—	0.006
7	Pelagic predators	0.073	0.008	—	0.008	0.001	—	0.090
8	Benthic predators	0.001	0.078	0.003	0.052	0.001	—	0.135
9	Demersal sharks	0.023	0.025	0.001	—	—	—	0.049
10	Groupers/snappers	0.006	0.003	0.001	—	—	—	0.010
11	Rays	0.037	0.011	0.001	—	—	—	0.049
12	Benthos/fish feeders	0.049	0.101	0.001	0.073	—	—	0.224
13	Sparids	0.007	0.005	0.003	0.001	—	—	0.016
14	Flattfish	0.000	0.086	0.010	0.023	—	—	0.119
15	Benthic feeders	0.007	0.054	0.003	0.020	0.001	—	0.085
16	Small pelagics	0.009	0.019	0.003	0.028	0.246	—	0.305
17	Squid	—	0.001	—	—	0.000	—	0.001
18	Phytoplanktivores	0.054	—	—	—	—	—	0.054
19	Mullets	0.148	—	—	—	—	—	0.148
20	Octopus/Sepia	—	0.087	0.035	0.001	—	—	0.123
21	Gastropods/bivalves	0.001	—	—	—	—	—	0.001
22	Shrimps	—	0.090	—	0.001	—	—	0.091
23	Crabs	—	0.009	—	0.002	—	—	0.011
	Sum	0.419	0.580	0.061	0.210	0.249	0.120	1.639

Samples taken during the INIP/LBM trawl surveys for the period 1989 to 1991 indicate that the dominant groups are Annelida, Mollusca, Arthropoda, and Echinodermata, in decreasing order of importance (INIP and LBM 1989, 1990, 1992, 1993; see also Le-Loeuff 1999).

We assumed that the numerical relationship between teleosts and shark/rays in trawl surveys was equal to that observed in the industrial landings, since both gear and area were similar. Thus, the proportion of sharks and rays to total fish catch (trawl surveys) was estimated as 5.2%, giving an estimated elasmobranch catch of 2 251 t. The species composition observed in trawl surveys was used to estimate catch by shark and ray species and gear (Table 5). These groups were incorporated to the model as Annelids, Gastropods/Bivalves, Small (benthic) crustaceans, and Echinoderms, respectively. The reason for differentiating these groups is that one of the co-authors is in the process of determining weights by species or group, which will later make it possible to incorporate biomass estimates in a future iterations of the model.

The primary sources of information on diet of non-fish groups are the published models of Arreguin-Sánchez *et al.* (1993) and Opitz (1993), as these adopted a similar division of functional groups.

Zooplankton: A description of the major zooplankton taxa for the Bissagós Archipelago can be found in Esteves and Morato-Gomes' (1997) work. Zooplankton is a very heterogeneous group, including small herbivorous groups such as copepods and ostracods as well as larger omnivorous and carnivorous groups such as chaetognaths, decapod larvae, mysids, euphausiids and salps. In the absence of reliable

information on the composition and production of various components of this group, they were aggregated and their biomass was assumed to be similar to that off Sierra Leone (Longhurst 1983).

Phytoplankton: The coastal phytoplankton of Guinea-Bissau has been briefly described by Aníbal and Chicharo (1997) for the Bissagós Archipelago and by Costa (1993) for the mainland coast. The biomass of phytoplankton was assumed to be similar as that estimated by Longhurst (1983) for Sierra Leone. We used a weighted average of $1.215 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ considering the proportion of continental shelf (80%) and estuarine (20%) in the area as well as dry (7 months) and wet (5 months) seasons. The primary productivity (P/B) of phytoplankton was estimated based on biomass from Longhurst (1983) and a primary production of $0.665 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ (Berrit and Rebert 1977), yielding a value of 200 year^{-1} .

Two other groups were included, considering available information on diet composition. These are pelagic squid and benthic algae, the first being an important prey item of large pelagics and the second being the main food of the mullets.

Table 4. Average discards ($\text{t} \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$) estimated for the different fisheries considered in Guinea-Bissau region for the period 1990 to 1992 (groups 5, 27-32 and purse seines are omitted as they are not known to contribute to discards).

N	Groups	Artisanal	Shrimp net	Ceph net	Fish net	Total
1	Marine mammals	—	—	—	—	—
2	Seabirds	—	—	—	—	—
3	Turtles	—	0.001	—	—	0.001
4	Billfish and marlins	—	—	—	—	—
5	Tuna	—	—	—	—	—
6	Pelagic sharks	—	0.001	—	0.001	0.002
7	Pelagic predators	—	—	—	—	—
8	Benthic predators	—	—	—	—	—
9	Demersal sharks	0.001	—	0.001	—	0.002
10	Groupers/snappers	—	—	—	—	—
11	Rays	0.001	0.001	0.001	0.001	0.004
12	Benthos/fish feeders	—	—	—	—	—
13	Sparids	—	—	—	—	—
14	Flatfish	—	0.001	0.001	0.001	0.003
15	Benthic feeders	—	0.001	0.001	0.001	0.003
16	Small pelagics	—	—	—	—	—
17	Squid	—	—	—	—	—
18	Phytoplanktivores	—	—	—	—	—
19	Mullets	—	—	—	—	—
20	Octopus/Sepia	—	—	—	—	—
21	Gastropods/bivalves	—	0.001	0.001	0.001	0.003
22	Shrimps	—	—	—	—	—
23	Crabs	—	0.001	—	0.001	0.002
24	Small crustaceans	—	—	—	—	—
25	Annelids	—	—	—	—	—
26	Equinoderms	—	0.001	0.001	0.001	0.003
	Sum	0.002	0.008	0.006	0.007	0.023

Diet Matrix

We were not able to find any relevant information on the diet of fish species in Guinea-Bissau. The most important studies undertaken in neighboring areas are from Sierra Leone (Longhurst 1957, 1960) or more general descriptions on a regional basis (Caverivière 1989). The problem with this information is that most results are presented in a qualitative form or in terms of relative abundance and it is problematic to transform this to weight.

Considering the general lack of information given in weight proportions, we attempted to estimate conversion factors from frequency occurrence to weight or numeric frequency to weight; using studies from the Azores where both types of results were given. Using Linear Models, a surprising 50 to 60 % of the variance was explained when considering different predator and prey types including interaction,

depending on the conversion attempted (Table 6). Although these are preliminary results and further work is needed, these conversion factors (Table 7) were applied in order to obtain a starting point concerning the diet matrix (Table 8). In this way, estimates of diet composition, expressed as weight proportions, were obtained for a considerable number of species.

Table 5. Abundance of macrozoobenthos ($A = g \cdot 0.1 m^{-2}$ and in %) determined from samples taken with a Smith-McIntyre grab during the INIP/LBM trawl surveys.

Groups	1989		1990		1991		1989-1991	
	A	%	A	%	A	%	A	%
Cnidaria	3	0.17	3	0.08	15	0.22	21	0.17
Plathelminthes	—	—	—	—	1	0.01	1	0.01
Nemertinea	5	0.28	10	0.25	13	0.19	28	0.22
Annelida								
Polychaeta	803	45.63	1076	27.17	1959	29.07	3838	30.81
Sipuncula	4	0.23	—	—	14	0.21	18	0.14
Mollusca								
Gastropoda	31	1.76	110	2.78	1257	18.66	1398	11.22
Polyplacophora	1	0.06	1	0.03	—	—	2	0.02
Bivalvia	414	23.52	1413	35.68	803	11.92	2630	21.11
Scaphopoda	1	0.06	6	0.15	1	0.01	8	0.06
Arthropoda								
Ostracoda	—	—	6	0.15	34	0.50	40	0.32
Copepoda	8	0.45	5	0.13	9	0.13	22	0.18
Cirripedia	5	0.28	—	—	1	0.01	6	0.05
Nebaliacea	—	—	1	0.03	3	0.04	4	0.03
Stomatopoda	3	0.17	—	—	1	0.01	4	0.03
Mysidacea	—	—	16	0.40	—	—	16	0.13
Cumacea	44	2.5	50	1.26	80	1.19	174	1.4
Tanaidacea	26	1.48	57	1.44	48	0.71	131	1.05
Isopoda	34	1.93	30	0.76	32	0.47	96	0.77
Amphipoda	318	18.07	1008	25.45	2216	32.89	3542	28.43
Natantia	14	0.80	38	0.96	51	0.76	103	0.83
Macrura	4	0.23	24	0.61	33	0.49	61	0.49
Brachyura	12	0.68	73	1.84	117	1.74	202	1.62
Pycnogonida	—	—	—	—	1	0.01	1	0.01
Echinodermata								
Asteroidea	—	—	1	0.03	—	—	1	0.01
Ophiuroidea	24	1.36	25	0.63	34	0.50	83	0.67
Holothuroidea	5	0.28	5	0.13	11	0.16	21	0.17
Echinoidea	1	0.06	2	0.05	4	0.06	7	0.06
Total	1760	100	3960	100	6738	100	12458	100

Table 6. Two-factor analysis of variance considering the effects of predator groups and prey groups as well as interaction between these two factors. The resulting model, which is significant, was used to convert diet composition given in frequency of occurrence to weight proportions. Linear model: $\log\%weight \sim \log\%occurrence + prey\ group + predator\ group + prey\ group \cdot predator\ group$.

	df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Log-occurrence	1	69.706	69.706	279.4457	< 2.2e-16 ...
Prey group	3	2.420	0.807	3.2342	0.02248 ·
Predator group	5	13.878	2.776	11.1273	6.038e-10 ...
Prey group : Predator group	15	14.631	0.975	3.9102	1.695e-06 ...
Residuals	341	85.061	0.249	—	—

Significance codes: · = 0.05, .. = 0.01, ... = 0.001. Residual standard error: 0.4994 on 341 degrees of freedom. Multiple R-Squared: 0.5419, adjusted R-squared: 0.5097. F-statistic: 16.81 on 24 and 341 degrees of freedom, p-value: 0.

When species diet compositions were not available for the region, data from other areas were used; if no diet composition data were found for a given species, we looked for closely related species of the same

genus. This search for information on diet data involved bibliographic searches and FishBase 2000 (Froese and Pauly 2000). Unidentified categories in the diet were re-expressed out of 100% to exclude these categories. However, there still remained a considerable amount of subjectivity in estimating diet, for example the re-distribution of diet component 'fish', which is a very common result in diet studies.

Table 7. Several conversion factors were used during the estimation of parameters, mainly for the transformation of g Carbon (C) to g Wet Weight (WW) of different taxonomic groups.

Species group	Conversion	Reference
Fishes	g Wet weight = 7.52·gC	Longhurst (1983)
Benthos	g Wet weight = 10.00·gC	Longhurst (1983)
Zooplankton	g Wet weight = 19.23·gC	Longhurst (1983)
Phytoplankton	g Wet weight ≈ 10.00 gC	D. Pauly (pers comm.)
All	ml displacement volume = g Wet weight	Longhurst (1983)

Table 8. Diet matrix for the balanced Guinea-Bissau ecosystem model, given in weight proportions. Groups 1-11.

Prey\Predator	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 Marine mammals	—	—	—	—	—	0.010	—	—	—	—	—
2 Seabirds	—	—	—	—	—	0.030	—	—	—	—	—
3 Turtles	—	—	—	—	—	0.020	—	—	—	—	—
4 Billfish and marlins	—	—	—	—	—	0.050	—	—	—	—	—
5 Tuna	0.222	—	—	0.36	—	0.150	—	—	—	—	—
6 Pelagic sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.040	—
7 Pelagic predators	0.080	0.019	—	0.17	—	0.043	0.01	—	0.232	0.010	—
8 Benthic predators	—	—	—	—	—	0.010	—	—	—	—	—
9 Demersal sharks	—	—	—	—	—	0.220	—	—	0.001	0.001	—
10 Groupers/snappers	—	—	—	—	—	0.010	—	0.005	0.001	—	—
11 Rays	—	—	—	—	—	0.026	—	—	0.289	0.100	0.040
12 Benthos/fish feeders	—	0.052	—	—	—	0.150	0.02	0.207	0.020	0.011	—
13 Sparids	—	—	—	—	—	0.010	0.01	0.043	0.023	0.010	0.060
14 Flatfish	—	0.052	—	—	—	0.010	—	0.020	0.070	0.201	0.220
15 Benthic feeders	—	—	—	—	—	0.010	—	0.460	—	0.100	—
16 Small pelagics	0.550	0.190	—	0.27	0.733	0.150	0.50	—	—	—	—
17 Squid	0.137	0.094	—	0.20	0.080	0.100	0.16	—	—	0.030	—
18 Phytoplanktivores	—	0.076	—	—	0.143	—	0.30	0.020	—	0.070	—
19 Mullets	—	0.095	—	—	—	—	—	0.040	—	0.002	—
20 Cephalopods	—	—	0.022	—	—	—	—	0.121	0.024	—	0.180
21 Gastropods/bivalves	—	—	0.400	—	—	—	—	—	—	0.063	0.030
22 Shrimps	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.218	0.150
23 Crabs	—	0.105	0.125	—	—	—	—	0.084	0.199	0.029	—
24 Small crustaceans	—	0.105	—	—	—	—	—	—	—	—	0.036
25 Annelids	—	—	0.023	—	—	—	—	—	—	0.015	0.120
26 Echinoderms	—	—	0.040	—	—	—	—	—	0.100	—	0.044
27 Meiobenthos	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.100	—
28 Zooplankton	0.011	0.210	0.150	—	0.044	—	—	—	—	—	—
29 Phytoplankton	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30 Benthic algae	—	—	0.240	—	—	—	—	—	—	—	—
31 Discards	—	0.001	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32 Detritus	—	—	—	—	—	—	—	—	0.041	—	0.120

Estimation of Fisheries Catch

Several studies focusing different aspects of the Guinea-Bissau fisheries are available. These include the fisheries economic, political and legislative aspects (e.g., Rackowe and Pinho 1989), fish stock assessment (e.g., dos Santos 1994; CECAF 1992; Cadima and Caramelo 1984) and fisheries technology and its development (e.g., Baage *et al.* 1989; Kaczynski 1989; Anon. 1988a, b, c, d; Epler 1984). Official landings

of the industrial fisheries in Guinea-Bissau were taken from CIPA (1996). At present, we have only some indications on discards and the values were assigned using our best judgment.

Table 8. Continued. Groups 12-22.

Prey\Predator	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1 Marine mammals	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 Seabirds	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 Turtles	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 Billfish and marlins	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 Tuna	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6 Pelagic sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7 Pelagic predators	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8 Benthic predators	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 Demersal sharks	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10 Groupers/snappers	0.001	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11 Rays	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12 Benthos/fish feeders	0.011	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
13 Sparids	0.031	—	0.010	—	—	—	—	—	—	—	—
14 Flatfish	0.020	—	0.010	—	—	—	—	—	—	—	—
15 Benthic feeders	0.204	0.050	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16 Small pelagics	—	0.005	—	—	—	0.125	—	—	—	—	—
17 Squid	0.029	—	—	—	0.020	—	—	—	—	—	—
18 Phytoplanktivores	0.043	—	0.010	—	—	0.083	—	—	—	—	—
19 Mullets	0.002	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20 Cephalopods	0.012	0.026	—	0.130	—	—	—	—	—	—	—
21 Gastropods/bivalves	0.126	0.107	0.080	0.250	—	—	—	—	0.28	—	0.05
22 Shrimps	0.155	0.050	0.050	0.079	—	—	—	—	0.05	—	—
23 Crabs	0.122	0.120	0.116	0.060	0.017	—	—	—	0.16	—	—
24 Small crustaceans	—	0.140	0.296	0.084	0.036	—	—	0.05	0.05	0.05	0.20
25 Annelids	0.163	0.192	0.194	0.200	—	—	—	0.10	0.15	0.05	0.05
26 Echinoderms	0.051	0.100	0.057	0.030	—	—	—	—	0.11	—	—
27 Meiobenthos	—	—	0.140	—	—	—	—	0.05	—	0.15	0.25
28 Zooplankton	0.015	0.070	0.030	0.052	0.501	0.728	0.05	0.10	0.20	0.10	0.03
29 Phytoplankton	—	—	—	—	0.426	0.064	0.85	0.25	—	0.030	0.10
30 Benthic algae	—	0.120	—	0.001	—	—	0.05	0.25	—	0.15	0.10
31 Discards	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
32 Detritus	0.014	0.020	0.007	0.114	—	—	0.05	0.20	—	0.20	0.22

Considering the lack of reliable statistics for the artisanal fisheries, these were estimated assuming: (1) an average number (considering both wet and dry seasons) of 7 775 fishers that operates in the region (Luísa Ferreira, pers. comm. to Jardim and Esteves 1997); and (2) an annual estimated catch by fishers in Guinea-Bissau of 2 148 kg·year⁻¹. This value resulted from the average between the Bissagós Archipelago (2 061 kg·year⁻¹) and coastal area of Cacheu (2 234 kg·year⁻¹) (CIPA reports). The total artisanal catches where estimated as 16 697 t. The species composition of artisanal catches was based on Lafrance (1994b and c).

The estimated catches of tuna in 1991 are available from ICCAT (www.iccat.es), given as catch by species by 5° degrees square. As the EEZ of Guinea Bissau extends into two of these 5° squares, a correction factor was calculated based on the proportion of the Guinea Bissau EEZ to the total area of the two 5° squares. The resulting correction factor is 0.244 (24.4 % of the tuna catches), which is used to obtain estimates of tuna and sailfish catches.

The reported landings of sharks and rays were not consistent with observed catches during the trawl surveys. This is probably due to the occurrence of shark finning in the area, which means that dead or dying animals are returned to the sea without reporting. Another possible reason is the unreported export of considerable amounts of dried sharks to neighboring countries, such us Senegal and Gambia (Abobarin *et al.* 1999).

We assumed that the proportion between teleosts and shark/rays in trawl surveys was equal to those observed in the industrial landings, since both gear and area were similar. In this way, the proportion of sharks and rays to total fish catch (trawl surveys) was estimated as 5.2%, giving an estimated elasmobranch catch of 2 251 t. The species composition observed in trawl surveys was used to estimate catch by shark and ray species and gear.

In relation to artisanal fisheries, the estimated catches of sharks and rays were based on the study by Bucal (1994). This study provided information on species composition, CPUE, and average weights, which were extrapolated. Extrapolation considered 2 000 boats fishing 60 days per year with one set a day and that 51% operate with gears that catch sharks and rays. This yielded an estimate of 5 170 t·year⁻¹, but this estimate was abandoned because it yielded a biomass of pelagic sharks that was far too high. Instead, the catch was of pelagic sharks was reduced and the total catch of sharks and rays set to 2 539 t.

Parameter Estimation

Production/Biomass ratios (P/B)

For fish groups it was assumed that under steady state conditions: $P/B = Z$ and $Z = M + F$ (Allen, 1971). Natural mortality (M) was estimated using Pauly (1980) empirical equation:

where L_∞ is in cm, K in years and T in °C and are values from published data for each species or from FishBase (Froese and Pauly 2000). Temperature values were determined from data obtained from INIP and CIPA (1993) cruises stratified by depth range (0-25 m = 27° C; 26-75 m = 21° C; 76-100 m = 19° C; 101-200 m = 15° C; and 201-300 m = 12° C). Fishing mortality (F) of demersal fish species was estimated from catch and biomass via $B = \text{catch} / F$.

Consumption/Biomass Ratios (Q/B)

The consumption ratios for fish groups were estimated using the empirical equation of Palomares and Pauly (1998):

where W_∞ is in g, where the aspect ratio AR for each species was adapted from estimates available in FishBase 2000 (Froese and Pauly 2000) and the dummy variables expressing food type h and d were empirically assigned to each species. T' is an expression of water temperature using $T' = 1000/\text{Kelvin}$.

Assimilation Efficiency

Following Shannon and Jarre-Teichmann (1999), the proportion of unassimilated food consumed was set at 0.20 except for small pelagics, mullets, and benthos groups, for which a value of 0.30 was used. For zooplankton, a value of 0.35 was used.

RESULTS AND DISCUSSION

The final estimated parameters of the model shows consistent results for the well-studied fish groups. The use of empirical relationships to determine basic parameters such as L_∞ and W_∞ of the von Bertalanffy equation as well as Q/B is based on the fact that these refer to conservative properties, which also justifies the use of Q/B estimates from other species or areas with similar ecosystem characteristics.

Considering the lack of information for benthos groups, top predators, cephalopods, and zooplankton, we adopted Q/B and P/B estimates from other areas, based on the fact that these groups are not directly exploited. However, in the case of exploited groups such as tunas and billfish, the model was allowed to estimate biomass and P/B. In such cases, we assume fixed values for the ecotrophic efficiency (EE) and gross conversion efficiency (P/Q). The resulting parameters for these groups need to be validated through independent sources of information on abundance or biomass and catches and discards.

In order to achieve mass-balance, the diet matrix was modified considerably. However, it is important to point out that this involved minor adjustments concerning the demersal fish species. Most of the larger adjustments are in relation to the contributions of benthos groups and in some cases the important pelagic prey groups such as small pelagics and squid.

One problem encountered was that the dominant species in terms of biomass estimated by trawl surveys did not coincide with the dominant species in the fisheries statistics. This is also why the number of fish species considered grew from approximately 80 to 166. A first comparison of fish species composition with the results from other surveys (Domain 1972; Diop 1996) indicates a most likely misidentification of the fish species in the fisheries statistics. The functional groups defined appeared to solve this problem by aggregating biomass and catches. However, a simple averaging of Q/B and P/B values was used as input values instead of a weighted average based on biomass, which would have been the preferred method. This simple averaging may have introduced a bias in the estimates of Q/B and P/B.

Great inter-annual variability was observed in terms of estimated biomass, both in terms of total demersal fish biomass or by species. For example, the total biomass varied from 63 000 t in 1990 to 37 000 t in 1991. However, the total catch rates observed during the INIP/LBM (1989, 1990, 1992 and 1993) surveys suggest a downward trend (Figure 2).

Two species, the bathydemersal *Chlorophthalmus agassizi* and the bathypelagic *Synagrops microlepis*, were responsible for much of the observed variability between 1990 and 1991, accounting for approximately 35 to 40 % of the total biomass. An averaging of biomass estimates of the two years significantly reduces the importance of these two species. However, future developments of the model should differentiate these two new groups, which were concentrated along the continental slope.

If we consider only demersal fish species of the continental shelf, the estimate of total biomass ranged between 24 000 to 37 000 t, which is comparable to the result of the CNROP/CIPA trawl survey in 1995 (30 000 t; Diop 1996) and the Guinean Trawl Survey in 1964 (40 000 t; Williams 1968).

A comparison of global biomass estimates based on the model, including pelagic and demersal species, with values given in literature is difficult, because it is not clear which species are considered. An estimate of 1.4 million t at the 3rd trophic level is given by Berrit and Rebert (1977), which may be comparable to 1 million t in the present study. But it is not clear what is being compared and this should be considered preliminary.

The geographic area surveyed (see Figure 1 above) was restricted to depths greater than 50 m because of difficulties in operating at lower depths. Thus, the surveys were not a good source of estimates on typical coastal species/groups included in the model. Moreover, the extrapolation method used, which did not consider specific habitat characteristics, can bias the estimates.

There is a large amount of uncertainty concerning the benthos groups, the biomass estimates in particular. We decided to include differentiated groups instead of one 'benthos box', because biomass estimates are expected to become available in the near future. It will then be possible to compare and adjust the model parameters directly. The total biomass of the benthos groups estimated by the model, $\approx 25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, is comparable to estimates given by Domain (1982), ranging from $19.9 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ to $49.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ for the rainy and

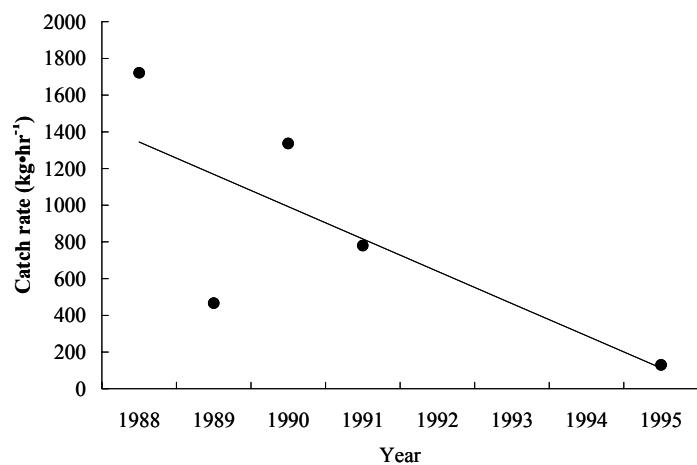


Figure 2. Decreasing trend in total catch (CPUE) rates observed during the INIP/LBM surveys from 1988-1995.

dry season, respectively. This is reassuring, but it can still be expected that the estimates for these groups will change as better data becomes available.

Mixed trophic impacts

Direct and indirect trophic impacts from one ecosystem component on another were assessed by the Ecopath routine called 'mixed trophic impact' (Ulanowicz and Puccia 1990).

The overall analyses of the mixed impact factors (Figure 3) shows that prey species have the highest positive impact on their predators, e.g., the positive impact phytoplankton has on its major consumers:

small pelagics, phytoplanktivores,

gastropods/bivalves and zooplankton. Small

pelagics also have a positive impact on their main predators: marine mammals, tunas and pelagic predators.

Phytoplankton and benthic algae, the primary producers of the ecosystem, have a positive impact on nearly all compartments, except themselves. All

compartments have negative impacts on themselves, which indicates within group competition for resources (Christensen *et al.* 2000).

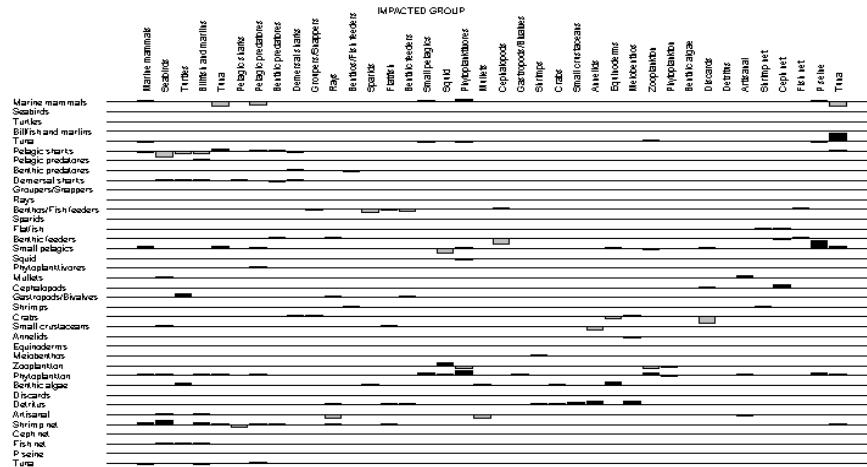


Figure 3. Mixed trophic impacts of model groups in the Guinea-Bissau shelf ecosystem for 1990/1992. Impacted groups are arranged along the horizontal axis and impacting groups down the vertical axis. Positive impacts are show above the zero line for each impacting group and negative impacts below.

The major predators, such as pelagic sharks, marine mammals, demersal sharks and benthos/fish feeders have negative impact on almost all of their prey groups. However, some cases of beneficial predation were observed, indicating that the direct negative impact a predator has on a prey can be outweighed by indirect positive impacts. Marine mammals prey upon small pelagics (55%), but have a positive impact on this group. This is a result of the impact (by predation) of tunas by marine mammals, which also feed on small pelagics (73%). Other example of beneficial predation is the case of pelagic sharks that have a positive impact on some of their preys, such as tuna and pelagic predators.

Some groups have negative impacts on other groups without preying on them. These indirect negative impacts are mainly a result of direct competition for prey species, as in the case of the zooplankton on phytoplanktivorous fish, or a result of an indirect increase of predation, such as when tunas have a positive impact on pelagic sharks that prey upon marine mammals. The result will be an indirect negative impact of tunas on marine mammals.

Some curious cases of low or null impact, as a result of counteracting positive and negative impacts, are also observed. This is, for instance, the case of the null impact that pelagic predators has on their main prey, the small pelagics.

Several groups have negative impacts on fisheries. Tuna and pelagic sharks have a negative impact on the purse-seine fishery, resulting from the competition for small pelagics, which is the major component of that fishery and important prey for those predators. Other examples are the negative impact of marine mammals on tuna fishery and benthic feeders on cephalopod nets fishery.

The fishery has a positive impact in the high trophic level groups, except for those groups targeted by some of the fisheries. The pelagic sharks suffer a negative impact by all fisheries, while tuna and marine

mammals suffer a negative impact by shrimp nets and artisanal fishery, respectively. In general, it appears that the top predators benefit from the removal of their competitors by some of the fisheries.

Several groups have negligible impacts on any other group in the system, probably resulting from their low biomasses. This is the case of seabirds, turtles, billfishes and marlins, groupers/snappers and rays.

Future developments of the Guinea-Bissau model should consider improving the estimation of catches and discards, un-reported shark catches, the creation of separate groups for commercially important species (e.g., *Galeoides*, *Arius*, etc.), and compilation of more information, mainly on top predators and benthos groups. It became apparent during the creation of the model that fisheries catch statistics in Guinea-Bissau are of poor quality, especially in the case of the coastal artisanal fisheries, where no systematic recording is being implemented. Another problem considered important is the underestimation of catches by the international fleet in the EEZ, due to under-reporting and/or illegal fishing activity.

Considering the lack of information on a considerable number of subjects, collaboration with neighboring countries will also bring benefits in terms of access to information, longer time series of abundance and catches. A comparison with the results of other Ecopath models will certainly give indications on ways of improving the preliminary model presented in this study.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to express our gratitude to Merete Tandstad, FAO/Fridtjof Nansen Programme, for the compilation of information on pelagic species. The present study received financial support for the participation of Telmo Morato by the Direcção Regional das Pescas dos Açores (DRP/SRAP/RAA) and the Ministro da República nominated for the Região Autónoma dos Açores.

REFERENCES

- Abobarin, O.; O.K.L. Drammeh and M. Njie. 1999. Improvement of dried shark trade between Brufut in The Gambia and Mankessim in Ghana, p. 463-470. In: S. Vannuccini (ed.) Shark utilization, marketing and trade. FAO Fish. Tech. Pap. No. 389. FAO, Rome.
- Aliño, P.M., L.T. McManus , J.W. McManus, C.L. Nañola, Jr. M.D. Fortes, G.C. Trono, Jr. and G.S. Jacinto. 1993. Initial parameter estimations of a coral reef flat ecosystem in Bolinao, Pangasinan, northwestern Philippines, p. 252-258. In: V. Christensen and Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Allen, K.R. 1971. Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1573-1581.
- Altenburg, W. and V.T. Spanje. 1989. Utilization of mangroves by birds in Guinea-Bissau. Ardea 77: 57-70.
- Alva, V. and C. Vadon. 1989. Ophiuroids from the western coast of Africa (Namibia and Guinea-Bissau). Scientia Marina 53(4): 827-845.
- Aníbal, J. and L. Chicharo. 1997. Fitoplâncton Marinho do Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), p. 15-26. In: CIPA & UCTRA (eds.) Relatório final da Missão ao Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), Maio-Junho de 1995, no âmbito do "Projeto Guiné-Bissau: Arquipélago dos Bijagós. Biologia e Pesca". Documento Científico, CIPA 10. Bissau.
- Anon. 1988a. Study of the long term development of the marine fishing sector in Guinea Bissau. Volume 1. Main report. Reykjavik, Iceland Virkir. 64 p.
- Anon. 1988b. Study of the long term development of the marine fishing sector in Guinea Bissau. Volume 2. Annex 1 and 2. Reykjavik, Iceland Virkir. 135 p.
- Anon. 1988c. Study of the long term development of the marine fishing sector in Guinea Bissau. Volume 3. Annex 3. Reykjavik, Iceland Virkir. 240 p.
- Anon. 1988d. Study of the long term development of the marine fishing sector in Guinea Bissau. Volume 4. Annex 4 and 5. Reykjavik Iceland Virkir. 138 p.
- Arreguín-Sánchez, J.C. Seijo and E. Valero-Pacheco. 1993. An Application of Ecopath II to the North Continental Shelf Ecosystem of Yucatan, Mexico, p. 269-278. In: V. Christensen and Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Baage, H.E.; J.M. Kassimo; K. Steen; T.A. Vaz and I. Tvedten. 1989. O sector da pesca artesanal na Guiné-Bissau. Fisheries Development Service, National Swedish Board of Fisheries 44: 114 p.
- Barbosa, C.; A. Broderick and P. Catry. 1998. Marine Turtles in the Orango National Park (Bijagós Archipelago, Guinea-Bissau). Marine Turtle Newsletter 81: 6-7.
- Berrit, G.R. and J.P. Rebert. 1977. Océanographie physique et productivité primaire, p. 1-60. In: G.R. Berri (ed.) Le milieu marin de la Guinée Bissau et ses ressources vivantes. ORSTOM, Paris.

- Boely, T. and P. Fréon 1979. Les ressources pélagiques côtières. In: J.P. Troadec and S. Garcia (eds.) Les ressources halieutiques de l'Atlantique Centre-Est. Première Partie: les ressources du Golfe de Guinée de l'Angola à la Mauritanie. FAO Fisheries Tech. Pap. (186). FAO, Rome.
- Broderick, A.C. & Catry, P. 1998. A preliminary assessment of the possible impact of industrial fisheries on marine turtles in Guinea-Bissau. IUCN Report, Bissau.
- Browder, J. A. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico continental shelf, p. 279-284. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Bucal, D. 1994. Distribuição espacial dos pescadores dos tubarões e a localização da zona de pesca no Arquipélago dos Bijagós. Documento Científico do Centro de Investigação Pesqueira Aplicada, Bissau 4. 27 p.
- Cadima, E. and A. M. Caramelo. 1984. Relatório da visita a Guiné-Bissau para apreciação das pescas (Estatísticas, Recursos e Pesquisa). Relatório de uma missão no âmbito da cooperação científica-técnica prevista na 4ª Reunião da Comissão Mista Permanente da Cooperação Luso-Guinense, INIP, Lisboa. 26 p. + Tabelas.
- Caverivière, A. 1989. Le régime alimentaire des principales espèces demersales de Côte d'Ivoire (et du Golfe de Guinée), p. 125-144. In: Rapport du groupe de travail ad hoc sur les stocks demersaux de la région du golfe de Guinée Ouest (division statistique 34.3.4). FAO, COPACE/PACE SERIES/89/48.
- Caverivière, A. 1993. Les peuplements ichtyologiques demersaux, écologie et biologie, p. 271-315. In: P. Le Loeuff, E. Marchal, et J.B. Amon Kothias (eds.) Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Tome I. Le Milieu Marin. ORSTOM éditions, Paris.
- CECAF. 1992. Working Group on the Demersal Resources of the Continental Shelf and Slope Areas off Guinea-Bissau, Guinea and Sierra Leone. Copace/Pace Service, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, no. 91/54. 206 p.
- Christensen, V. 1996. Balancing the Alaska Gyre model, p. 32-36. In: D. Pauly and V. Christensen (eds.) Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystems. Fish. Centre Res. Rep. 4(1). Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. [Available online at www.fisheries.ubc.ca].
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992a. A guide to the Ecopath II software system (version 2.1). ICLARM Software Series No. 6. 72 p.
- Christensen, V. and D. Pauly. 1992b. The ECOPATH II – software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. Ecol. Modelling 61: 169-185.
- Christensen, V., C.J. Walters, and D. Pauly. 1996. Ecological modeling for all. Naga, ICLARM Q 19: 25-26.
- Christensen, V., C.J. Walters, and D. Pauly. 2000. Ecopath with Ecosim: A user's guide. October 2000 Edition. Fisheries Center, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia. 130 p.
- CIPA (Centro de Investigação Pesqueira Aplicada). 1996. Anuários de Estatística da Pesca Industrial, 1992. Avaliação de Capturas. Ministério das Pescas, República da Guiné-Bissau. 64 p.
- Costa, A.M. 1993. Contribuição para o conhecimento das comunidades fitoplanctónicas da costa da Guiné-Bissau. Bol. UCA., U. Algarve, UCTRA 1: 202-228.
- Dexter, D.M. 1992. The sandy beach fauna of Praia de Bruce, Bubaque, Guiné-Bissau. Bol. INIP (17): 97-101.
- Diop, M. 1996. Campagne d'évaluation des stocks d'espèces demersales marines de Guinée-Bissau (octobre 1995). ND9510G. Rapport Final. Centre National de Recherches Océanographique et des Pêches, Nouadhibou, CNROP, Bp 22. 124 p.
- Dodman, T, H.Y. Béibro, E. Hubert and E. Williams. Editors. 1999. African Waterbird Census 1998. Wetlands International - AEME publications. Wageningen, Netherlands. 292 p.
- Domain, F. 1972. Poissons demersaux du plateau continental Sénégambien. Cah. ORSTOM, sér. Océanographique. 10(2): 111-123.
- Domain, F. 1979. Les ressources demersales (poissons). In: J.P. Troadec and S. Garcia (eds.). Les resources halieutiques de l'Atlantique Centre-Est. Première Partie: Les Ressources du Golfe de Guinée de l'Angola à la Mauritanie. FAO Fisheries Tech. Pap. (186). FAO, Rome.
- Domain, F. 1982. Répartition de la biomasse globale du benthos sur le plateau continental ouest africain de 17°N à 12°N: densités comparées liées aux différents types de fond. Rapp. P.-v. Reun. J. Cons. int. Explor. Mer 180:335-336.
- Domain, F., M. Kéita and E. Morize. 1999. Typologie générale des ressources demersales du plateau continental, p: 53-86. In: F. Domain, P. Chavance and A. Diallo (eds.) La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. IRD/CNSHB.
- dos Santos, A.J. 1994. Situação da pesca de algumas espécies pelágicas na República da Guiné-Bissau, p. 115-131. In: T. Do Chi. (ed.) Groupe de travail ad hoc sur les sardinelles et autres espèces de petits pélagiques côtiers de la zone nord du COPACE, Dakar Thiarye (Sénégal), 29 Nov.-3 Déc. 1993. FAO Fishery Comm. for the Eastern Central Atlantic Series. 58.
- Epler, B. 1984. Les pêches de la Guiné-Bissau. Food and Agriculture Organization - United Nations Development Program (CECAF/Tech/84/57), Dakar, Senegal. 72 p.
- Esteves, E. and T. Morato-Gomes. 1997. Zooplâncton Marinho do Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), e relações entre os parâmetros oceanográficos estudados, p. 27-37. In: CIPA & UCTRA (eds.) Relatório final da Missão ao Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), Maio-Junho de 1995, no âmbito do "Projecto Guiné-Bissau: Arquipélago dos Bijagós. Biologia e Pesca". Documento Científico, CIPA 10. Bissau.
- Fager, E.W. and A. Longhurst. 1968. Recurrent group analysis of species assemblages of demersal fish in the Gulf of Guinea. J. Fish. Res. Board Can. 25: 1405-1421.

- Fernandes, M.P.C. 1989. Contribuição para o estudo de alguns Bivalves colhidos na Guiné Portuguesa. 1. Família Arcidae. Garcia de Orta, Zoologia, 16(1-2): 97-104.
- Fortes, O. A.J. Pires and C. Bellini. 1998. Green turtle, *Chelonia mydas*, on the island of Poilão, Bolama-Bijagós Archipelago, Guinea-Bissau, West Africa. Marine Turtle Newsletter 80: 8-10.
- Fréon, P. 1981. Note on the coastal ecosystems of South Senegal. The importance and interest of studying the marine coastal zone. The coastal ecosystems of West Africa: coastal lagoons estuaries and mangroves. A workshop report. Dakar, 11-15 June 1979. UNESCO Rep. Mar. Sci. 17. 41 p.
- Froese, R., and D. Pauly (Editors). 2000. Fishbase 2000: Concepts, design and data sources. Los Baños, Philippines.
- Gallucci, F., S.B. Saila, P.J. Gustafson, and B.J. Rothschild 1996. Stock assessment: Quantitative Methods and Applications for Small-scale Fisheries. CRC Press, Inc. Boca Raton.
- Garcia, S. and F. Lhomme. 1979. Les ressources de crevette rose (*Penaeus duorarum notialis*). In: J.P. Troadec and S. Garcia (eds.) Les ressources halieutiques de l'Atlantique Centre-Est. Primiere Partie: Les Ressources du Golfe de Guinée de l'Angola a la Mauritanie. FAO Fisheries Tech. Pap. (186). FAO, Rome.
- INIP (Instituto Nacional de Investigação das Pescas, Portugal) and LBM (Laboratório de Biologia Marinha, República da Guiné-Bissau). 1989. Campanha do NE "Noruega" nas águas da República da Guiné-Bissau, Abril-Maio de 1988. Relatório Técnico Científico, Instituto Nacional de Investigação das Pescas (18). 196 p.
- INIP (Instituto Nacional de Investigação das Pescas, Portugal) and LBM (Laboratório de Biologia Marinha, República da Guiné-Bissau) 1990. Campanha do NE "Noruega" nas águas da República da Guiné-Bissau, Março – Abril 1989. Relatório Técnico Científico, Instituto Nacional de Investigação das Pescas (30). 236 p.
- INIP (Instituto Nacional de Investigação das Pescas, Portugal) and LBM (Laboratório de Biologia Marinha, República da Guiné-Bissau) 1992. III Campanha do NE "Noruega" nas águas da República da Guiné-Bissau de Abril a Junho de 1990. Relatório Técnico Científico, Instituto Nacional de Investigação das Pescas (63). 344 p.
- INIP (Instituto Nacional de Investigação das Pescas, Portugal) and CIPA (Centro de Investigação Pesqueira Aplicada, República da Guiné-Bissau) 1993. IV Campanha do NE "Noruega" nas águas da República da Guiné-Bissau de Maio a Junho de 1991. Relatório Técnico Científico, Instituto Nacional de Investigação das Pescas(70). 381 p.
- Jardim, J.E. and E. Esteves. 1997. Aspectos da Pesca Artesanal no Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), p. 45-59. In: CIPA (Centro de Investigação Pesqueira Aplicada) and UCTRA (Unidade de Ciências e Tecnologias dos Recursos Aquáticos) (eds.) Relatório final da Missão ao Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), Maio-Junho de 1995, no âmbito do "Projecto Guiné-Bissau: Arquipélago dos Bijagós. Biologia e Pesca". Documento Científico, CIPA, Bissau (10). 62 p. + anexos.
- Jefferson, T.A., B.E. Curry, S. Leatherwood and J.A. Powell. 1997. Dolphins and porpoises of West Africa: a review of records (Cetacea: Delphinidae, Phocidae). Mammalia 61:87-108.
- Kaczynski, V.M. 1989. In search of self-reliance: problems of marine technology transfer to the developing countries. The case of West Africa. Ocean development and International Law 20(6):623-636.
- Lafrance, S. 1994a. Archipel des Bijagós. Ichthyofaune et éléments d'Écologie marine. Documento Científico, CIPA, Bissau (3). 67 p.
- Lafrance, S. 1994b. Informations complémentaires pour l'Archipel des Bijagós. Enquête Cadre Nationale (1991). Documento Científico, CIPA, Bissau (1). 26 p.
- Lafrance, S. 1994c. Résultats du suivi des débarquements des pirogues pêchant dans l'Archipel des Bijagós (1992). Documento Científico, CIPA, Bissau (2). 38 p.
- Lamboeuf, M. (Editor). 1997. Groupe de travail *ad hoc* sur les céphalopodes, 19-26 mai 1997, Tenerife, Espagne. FAO COPACE/PACE Séries (63). 103 p.
- Lima Dias, M. 1994. Investigaçāo de populações de crustáceos Penaeidae das Águas da República da Guiné-Bissau. Programa de investigação elaborado para apresentação nas provas de acesso à categoria de Investigador Coordenador do INIP (manuscript)
- Longhurst, A. 1957. The food of the demersal fish of a West African estuary. J. Anim. Ecol. 26:369-387.
- Longhurst, A.1960. A summary survey of the food of West African demersal fish. Bull. Inst. Fr. Afr. Noire, Sér. A 22:267-282.
- Longhurst, A. 1983. Benthic-Pelagic Coupling and Export of Organic Carbon from a Tropical Atlantic Continental Shelf-Sierra Leone. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 17:261-185.
- Longhurst, A. and D. Pauly. 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press Inc. San Diego. 406 p.
- Lopes, P.C. and M.H. Afonso. 1993. Ictioplâncton da costa da Guiné-Bissau. Bol. UCA, U. Algarve, UCTRA 1:250-268.
- Maigret, J. 1994. Marine mammals and fisheries along the West African coast. Rep. Int. Whal. Comm. Spec. Iss. 15:307-316.
- Marchal, E. and T. Boely. 1977. Acoustic evaluation of fish resources of the continental shelf off West Africa from Bijagós Archipelago (11°N) to point Stafford (28° N). Cahiers ORSTOM, Série Océanographique, 15(2):139-162.
- Opitz, S. 1993. A quantitative model of the trophic interactions. in a Caribbean coral reef ecosystem, p. 259-268. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1998. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Marine and Freshwater Research 49(5):447-453.

- Pauly, D., M. Soriano-Bartz and M.L.D. Palomares. 1993. Improved construction, parameterization and interpretation of steady-state ecosystem models, p. 1-13. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Pauly, D., A.W. Trites, E. Capuli and V. Christensen. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science 55:467-481.
- Pereira, J.M.F. 1993. Size selection of *Octopus vulgaris* Cuvier, *Sepia officinalis hierredda* Rang and *Sepiella ornata* Rang in bottom trawls off the coast of Guinea-Bissau. ICES CM 1993/K:39.
- Polovina, J.J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part 1: The Ecopath model and its application to French Frigate Shoals. Coral Reefs 3: 1-11.
- Rackowe, R. and A.T. Pinho. 1989. Guiné-Bissau. Assistência em direito das pescas (Gestão dos recursos e investimento no sector pesqueiro). FAO, Rome, Italy. 202 p.
- Saetersdal, G., G. Bianchi and T. Strømme. 1999. The Dr. Fridtjof Nansen Programme 1975-1993. Investigations of fishery resources in developing regions. History of the programme and review of results. FAO Fish. Tech. Pap. No. 391, FAO, Rome. 434 p.
- Schuhmann, H.J. 1995. Les lamatins, *Trichechus senegalensis*, dans le Rio Geba, Guinée Bissau. Natur und Museum 125. 4 p.
- Sequeira, M. and F. Reiner. 1992. First record of an Atlantic humpback dolphin, *Sousa teuszii* Kükenthal, 1892 (Cetacea; Delphinidae) in Guinea-Bissau. Mammalia 56: 311-313.
- Shannon, L.J. and A. Jarre-Teichmann. 1999. A model of trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. S. Afr. J. Mar. Sci. 21: 349-366.
- Silva, M.A. and A. Araújo. 2001. Distribution and current status of the West African manatee (*Trichechus senegalensis*) in Guinea-Bissau. Marine Mammal Science 17: 418-424.
- Sparre, P. and S.C. Venema. 1992. Introduction to tropical fish stock assessment. FAO Fish. Tech. Pap. 306/1. FAO, Rome.
- Strømme, T. 1984. Final report of the R/V DR. FRIDTJOF NANSEN fish resource surveys off West Africa from Agadir to Ghana, May 1981 - Mar 1982: Report on the R/V DR. FRIDTJOF NANSEN Surveys Off West Africa: Morocco to Ghana, and Cape Verde, May 1981 - March 1982 CECAF/ECAF Series, no. 84/29, p. 1-155.
- Teixeira, T. and T. Morato-Gomes. 1997. Macrofauna bentónica intertidal da praia do Anegue (Ilha do Canogo, Arquipélago dos Bijagós, Guiné-Bissau), p. 39-43. In: CIPA and UCTRA (eds.) Relatório final da Missão ao Arquipélago dos Bijagós (Guiné-Bissau), Maio-Junho de 1995, no âmbito do "Projecto Guiné-Bissau: Arquipélago dos Bijagós. Biologia e Pesca". Documento Científico, CIPA 10. 62 p. + anexos. Bissau.
- Troadec, J.P. and S. Garcia. 1979. Les ressources halieutiques de l'Atlantique Centre-Est. Primiere Partie: Les ressources du Golfe de Guinée de l'Angola à la Mauritanie. FAO Fish. Tech. Pap. No. 186. FAO, Rome.
- Ulanowicz, R.E. and C.J. Puccia. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. Coenoses 5: 7-16.
- van Waerebeek, K., N. Edouard, A. Djiba, D. Mamadou, P. Murphy, J. Alpha, A. Camara, N. Papa and P. Tous. 2000. A survey of the conservation status of cetaceans in Senegal, The Gambia and Guinea-Bissau. UNEP/CMS Secretariat. Bonn, Germany. 80 p.
- Walters, C., V. Christensen and D. Pauly. 1997. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7: 139-172.
- Williams 1968. Report of the Guinean Trawl Survey. Vol I, II, III Publ. Sci. Tech. Res. Comm. Organ. Af. Unity. 159 p.

MODÈLE TROPHIQUE DU SYSTÈME CÔTIER DU PLATEAU CONTINENTAL GUINÉEN¹

Ibrahima Diallo, Ibrahima Cissé et Amadou Bah

*Centre national des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB),
BP-3738, Boussoura, Guinée ;
Email : Ibrahima6@caramail.com; Tel : 00224 13408393*

RÉSUMÉ

Le plateau continental guinéen, de près de 43 000 km², est saisonnièrement soumis à l'activité d'un upwelling qui, très actif au Nord pendant la période janvier-mai, s'affaiblit de juin en novembre. Ce dernier induit une forte productivité marine, qui fait l'objet d'une exploitation intensive par les pêcheries artisanale et industrielle, d'où la nécessité de gérer ces ressources. Pour ce faire plusieurs approches ont été mises en œuvre pour la gestion des pêcheries. L'objet de cette étude est d'appliquer le modèle Ecopath pour la construction de modèles des flux trophiques qui permettent d'inclure tous les éléments de l'écosystème côtier guinéen, notamment les différents liens entre les producteurs primaires, les herbivores et les détritivores qui forment la base de la production des poissons. Nous avons utilisé les données issues des publications récentes et les informations disponibles dans les centres de recherche travaillant dans la sous région. Les résultats obtenus sont discutés et comparés à ceux d'autres écosystèmes. Note aussi que les éléments pour construire un modèle de la ZEE guinéen sont présentés dans l'addendum ci-dessus.

ABSTRACT

The Guinean continental shelf, of 43 000 km², is seasonally impacted by an upwelling system which is very active in the North from January to May, but weakens from June to November. This upwelling leads to a high biotic production, strongly exploited by artisanal and industrial fisheries, and hence the need to manage the resources. This study aimed to use the Ecopath approach and software to construct a model of the trophic fluxes, enabling consideration of all elements of the Guinean coastal ecosystem, notably the fluxes emanating from the primary producers, the herbivores and the detritivores at the base of the food web, and ultimately supporting the fishes. This model relies on the recent information and publications emanating from research centers in the subregion. The results are briefly presented and discussed. Note also that elements for the construction of an ecosystem model of the Guinean EEZ are presented in the addendum below.

INTRODUCTION

Le plateau continental guinéen a une longueur de 300 km et 152 km de large en moyenne. La côte est située en milieu intertropical, et entrecoupée de larges plaines, de forêts de mangroves et de marécages et bordées de saillis rocheux. Sous l'influence de ces formations de mangroves et de l'action de différentes masses d'eaux apportées par le courant des Canaries et le courant alizé en saison sèche d'une part, le mélange des eaux de marées et des eaux d'écoulement dans la zone côtière peu profonde en saison des pluies, de l'autre, le plateau continental guinéen jouit d'une grande productivité et diversité biologique et de biomasses élevées de plancton, d'invertébrés et de poissons commercialisables.

Cependant, l'exploitation abusive de ces ressources constitue une menace pour l'équilibre écologique de l'écosystème côtier. Le poisson, ou plus généralement les ressources vivantes font parties intégrantes de leur écosystème. Or, dans le cas particulier des écosystèmes côtiers et marins, elles sont toujours exploitées en ne prêtant attention qu'à la singularité des espèces, les poissons étant la cible principale.

¹ Cite as: Diallo, I., Cissé, I., Bah, A. 2004. Modèle trophique du système côtier du plateau continental Guinéen, p. 113-123. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

Plusieurs études ont été réalisées sur ces ressources par Domain et Diallo (1989), Morize et al. (1995), Domain et al. (1999) tant sur leur exploitation que sur la biologie des espèces. Par contre, jusqu'à nos jours, aucune étude n'a été menée sur les réseaux trophiques dans notre zone. C'est pour cette raison que la présente étude devra privilégier la gestion écosystémique dans la mesure où des synthèses écosystémiques ne ressortent nulle part des informations chiffrées sur les biomasses des différents groupes inventoriés. De plus, il n'existe que très peu de données sur le régime alimentaire de ces groupes. Notre étude devra donc d'abord créer une base de données scientifique sur tous ces aspects.

Dans la ZEE guinéenne, l'activité de pêche représente le premier secteur et occupe une place prépondérante dans l'alimentation de la population en protéines animales. De plus, le secteur de pêche constitue une source d'emplois pour un grand nombre de personnes. Comme les autres pêcheries de la sous région, la pêcherie guinéenne est constituée de deux composantes principales, une pêcherie artisanale piroguière et une pêcherie industrielle chalutière. En 1995, les captures totales, toutes catégories confondues ont atteint 75 000 t dont 52 031 t pour la pêcherie artisanale et 23 230 t pour la pêcherie industrielle.

Le secteur de la pêche artisanale a connu au cours de la dernière décennie un développement remarquable. Ce développement se traduit par la multiplication des débarcadères de pêche (une centaine), un accroissement du parc piroguier (évalué aujourd'hui à 2 343 embarcations actives), une motorisation accrue et, corrélativement, une hausse de la production que l'on estime aujourd'hui à plus de 50 000 t réparties pour moitié entre espèces pélagiques et espèces demersales (Morize et al. 1995). Il faut ajouter également les emplois induits par cette activité (transformation artisanale et industrielle du poisson (mareyage, confection, réparation et entretien des équipements de pêche, construction des pirogues). Le nombre total des pêcheurs artisans est environ 9 000 personnes. Sur cette base, on peut estimer que le secteur de la pêche génère plus de 36 000 emplois, et que 1,3 % de la population active de la Guinée (totale : 2 712 000 habitants) est absorbée directement ou indirectement par le secteur de la pêche. La valeur de production au débarquement toutes espèces confondues, a été estimée à 19 millions \$US en 1991. La valeur des exportations des produits de la mer s'élève à environ 4 millions \$US ou 1% de la valeur des exportations de tous produits confondus. Le solde de la balance commerciale en produit de mer est d'environ 1 millions \$US, ce qui constitue une contribution importante à l'économie nationale (Cissé et al. 2000). L'importance socio-économique de la pêche et le rôle prédominant occupé par les pêcheries justifient tout l'intérêt de cette étude portant sur la modélisation trophique de l'écosystème côtier et marin Guinéen.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Données de base du modèle : définition de la zone

Le littoral de la Guinée se situe en Afrique de l'Ouest et est délimité au nord par la Guinée Bissau et le Sénégal et au Sud par la Sierra Leone et le Liberia. Il est bordé par un plateau continental, le plus large de la côte Atlantique

Tableau 1. Superficie du plateau continental Guinéen, par strate de profondeur (d'après Pezennec 1999).

Profondeur (m)	0 - 10	10 - 20	20 - 40	40 - 100	100 - 200	Total
Surface (km ²)	5339	6498	18134	10679	2267	42917
%	12	15	42	25	5	100

d'Afrique, qui couvre une bande orientée du nord-ouest au sud-est, et dont la surface jusqu'à la sonde des 200 mètres est d'environ 43 000 km² (Tableau 1).

La distance à la côte de l'isobathe 200 m, qui marque la limite de ce plateau, augmente régulièrement du sud vers le nord. Elle est d'environ 87 miles dans le sud et de 104 miles dans le nord. Au Sénégal, cette distance atteint la valeur maximale de 54 miles (Morize et al. 1995). Le plateau continental est limité par un polygone compris entre 13°19' et 13°17' de longitude



Figure 1. Présentation du plateau continental guinéen.

ouest et $9^{\circ}03'$ et $10^{\circ}50'$ de latitude nord avec une température moyenne annuelle de 28°C . Deux caps s'avancent assez loin en mer : la presqu'île de Conakry, prolongée par les îles de Loos, et le cap Verga. La frontière maritime avec la Guinée Bissau au Nord est perpendiculaire à la ligne de côte alors que celle avec la Sierra Leone suit un parallèle. La surface du plateau continental (donc de la ZEE guinéenne) est limitée par deux lignes qui convergent rapidement (Figure 1). La surface de ce plateau est inégalement repartie en fonction de la profondeur comme l'indique le Tableau 1. Pour les besoins de la présente étude, nous avons considéré l'année 1995 comme repère, vu l'édition du premier bulletin de statistiques des pêches de la Guinée.

Données sur les groupes

Estimation des biomasses et de mortalité par pêche

La méthode de l'aire balayée a été utilisée pour l'estimation des biomasses de tous les demersaux (sciaenidés et sparidés) qui appartiennent à différentes parties de l'écosystème (estuaire, côtes).

Le N/O A. *Nizery* de l'IRD (ex-ORSTOM) a été utilisé pour les chalutages et l'engin de pêche était un chalut à grande ouverture de 26,2 m de corde de dos et dont la largeur utile a été estimé à 13,1 m. Son ouverture verticale était de l'ordre de 3 m et le vide maille au niveau du cul de 25 mm, ce qui lui permet de retenir les individus de très petite taille et notamment les juvéniles (Domain *et al.* 1999). La vitesse de 2,8 nœuds pendant 30 minutes a été utilisée pour l'évaluation de l'aire balayée.

Les abondances ont été calculées à travers une ouverture efficiente de 0,0131 km, une surface standardisée de 0,03371 km²; avec un taux de vulnérabilité de 1, l'abondance ($\text{t} \cdot \text{km}^{-2}$) a été le rapport du taux de vulnérabilité par la surface standardisée. La biomasse totale est obtenue à partir du produit de l'abondance et de la superficie totale (43 000 km²). Les valeurs de la mortalité par pêche (F) sont calculées à travers le rapport des prises (captures) sur la biomasse totale du groupe (Tableau 2).

Définition des différents groupes

Des Mammifères marins (dauphins, baleines, etc.) – plusieurs espèces de baleines et de dauphins (Northridge 1984) sont signalées le long des côtes de la zone Nord ouest africaine. Les baleines à fanons considérées sont le rorqual commun (*Balaenoptera physalus*), rorqual de Bryde (*Balaenoptera edeni*), et le petit rorqual (*Balenoptera acutorostrata*). L'utilisation des différentes biomasses de certaines espèces (rorqual boréal = 977 t, 164 075 t et rorqual commun = 964 440 t) pour un total de 2 125 000 t dans l'Atlantique Nord d'une superficie de 50 744 000 km² a permis d'obtenir une biomasse relative de 0,042 t·km⁻², employé pour la construction du modèle. La nourriture ingérée par jour a été calculée au moyen de la formule empirique $R = 0,1 \cdot W^{0.8}$ (Innes *et al.* 1987), où W est le poids corporel moyen en kilo et R la ration en kg·j⁻¹. Le poids moyen provient de Trites et Pauly (1998), la valeur de Q/B est calculée à 5,5 an⁻¹. La valeur du P/B = 0,047 an⁻¹ utilisé dans le modèle Sénégalais (Samb et Mendy, ce vol.) a été reprise pour ce modèle.

La liste des dauphins trouvés sur le plateau continental de Guinée a été obtenue à partir des cartes de distribution de Cawardine (1995). On note entre autres le globicéphale tropical (*Globicephala macrorhynchus*), le dauphin commun (*Delphinus delphis*), le dauphin à bosse de l'Atlantique (*Sousa teuszii*), le dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*), le dauphin clymène (*Stenella clymene*), le dauphin à long bec (*Stenella longirostris*), le dauphin tacheté pantropical (*Stenella attenuata*), le dauphin tacheté de l'Atlantique (*Stenella frontalis*), le sténo (*Steno bredanensis*), et le grand dauphin (*Tursiops truncatus*). En l'absence d'informations précises de l'abondance, nous avons utilisé l'estimation du modèle de la côte marocaine (Stanford *et al.* 2001), soit 0,054 an⁻¹. Nous avons augmenté la valeur de P/B du modèle Sénégalais (Samb et Mendy, ce vol.) à 0,07 an⁻¹ pour tenir compte de la présence de

Tableau 2. Indices d'abondance, captures, et valeurs de F de différents groupes.

Groupes	Indices d'abondance (kg/30')	Captures (t)	F (an-1)
Requins et raies	7,3	1500	0,16
Ethmalose	–	23613	0,31
Autres pélagiques	–	12392	0,19
Bars divers	9,6	5697	0,47
Bobo	2,1	4350	1,62
Petit capitaine	13,2	992	0,06
Grondeurs	1,1	949	0,68
Machoiron	3,0	4758	1,24
Capitaine royal	3,6	1034	0,23
Dorades diverses	16,0	5376	0,26
Disques divers	4,1	1081	0,21
Crevettes	9,0	1008	0,09
Céphalopodes	14,6	6440	0,35

petits dauphins dans ce groupe. Utilisant la même méthode que pour les baleines à fanons, Q/B a été estimé à $13,2 \text{ an}^{-1}$.

La composition alimentaire des deux groupes a été basée sur les données de Pauly *et al.* (1998a), modifiée pour correspondre aux groupes du modèle. Ainsi, les mésopélagiques des compositions alimentaires originales ont été classées dans les groupes des mugilidés et poissons fourrages.

Les sélaciens. Ce groupe comprend les requins et les raies rencontrés dans le plateau continental guinéen. Dans la zone côtière de Guinée les espèces de requins et raies les plus dominantes dans les débarquements sont : *Carcharhinus leucas*, *Rhizoprionodon acutus*, *Sphyraena lewini*, *Ginglymostoma cirratum*, *Gymnura micrura*, *Dasyatis margarita*, *Mobula lucasana*, *Rhinoptera bonasus*, *Rhinoptera marginata*, *Rhinobatos cemiculus*, *Pteromylaeus bovinus*. Les sélaciens sont des prédateurs qui consomment les poissons dans la zone d'étude.

La méthode de l'aire balayée a été utilisée pour l'estimation de biomasse et *Rhinobatos rhinobatos* a été considéré comme représentant de ce groupe. La biologie de ce groupe a été très peu étudiée et les consultations de la routine 'Life-history' de FishBase (www.fishbase.org) qui emploie l'équation empirique de Palomares et Pauly (1998), suggèrent que pour $L_\infty = 103 \text{ cm}$, une température de 28°C , $Q/B = 5,3 \text{ an}^{-1}$.

Les oiseaux marins. Les oiseaux marins dans la zone Nord Ouest Africaine sont des espèces migratrices qui sont surtout présentes durant la période de novembre à mars. Pour les besoins de notre étude, les valeurs retenues sont tirées de l'écosystème du Benguela sud, soit une biomasse de 3 260 t avec un P/B de $0,12 \text{ an}^{-1}$ ont été estimées pour le modèle (Samb et Mendy, ce vol). La consommation utilisée dans ce dernier modèle ($Q/B = 118 \text{ an}^{-1}$) semble trop élevée en comparaison de la valeur estimée dans d'autres modèles. Notamment Q/B a été évalué à 84 an^{-1} pour les oiseaux nicheurs des Azores et à 61 et 73 an^{-1} pour les oiseaux se nourrissant de poissons et d'invertébrés, respectivement, à une température de 23°C . Nous avons donc utilisé une valeur de $Q/B = 84 \text{ an}^{-1}$.

Grands pélagiques. Ce groupe représente les grands piscivores pélagiques ($>80 \text{ cm}$) tel que le barracuda (*Sphyraena barracuda* et *S. sphyraena*). En absence de données locales nous avons utilisé la valeur de P/B ($0,3 \text{ an}^{-1}$) du modèle des Azores (Guénette et Morato 2001). Les valeurs de Q/B et EE ont été fixées à $0,2$ et $0,98 \text{ an}^{-1}$ respectivement. En 1989, les captures de barracudas par la pêche artisanale s'élevaient à 980 t. Nous avons utilisé une valeur de 900 t, ou $0,02 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$.

Ethmalose. Le bonga ou l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*) est uniquement exploité par la pêche artisanale et est beaucoup prisé par la population riveraine, dont les débarquements (23 613 t en 1995) sont enregistrés au niveau des débarcadères. La biomasse est estimée à 75 000 t en 1995. Pour les besoins du modèle (28°C), $L_\infty = 47,9 \text{ cm}$ (LT), $K = 0,25 \text{ an}^{-1}$ (Showers 1996), M a été calculé à $0,65 \text{ an}^{-1}$. La mortalité par pêche, évaluée à $0,35 \text{ an}^{-1}$, a été augmentée à une valeur égale à M en raison de la forte pression de pêche sur cette espèce, pour une valeur totale de P/B de $1,3 \text{ an}^{-1}$. Cette valeur a du être augmentée à $1,5 \text{ an}^{-1}$ au moment de balancer le modèle. Q/B a été estimé à $7,0 \text{ an}^{-1}$ à partir de l'équation empirique de Palomares et Pauly (1998) et d'un W_∞ de 1,2 kg. L'ethmalose se nourrit de zooplancton et de phytoplancton (Kéita 1999).

Autres pélagiques. D'après les résultats d'une campagne d'échointégration, les biomasses des pélagiques sont de l'ordre de 65 000 t (Morize *et al.* 1995). Ce groupe est représenté par les sardinelles, les chinchards et les maquereaux. Dans le bulletin de 1995, les maquereaux et les chinchards n'ont pas été estimés, nous avons fait la moyenne des années suivantes pour les inclure. Ainsi, les captures annuelles de sardinelles atteindraient 4 460 t, 6 241 t de chinchards et 1 537 t pour les maquereaux. Les paramètres de croissance de *Sardinella maderensis* ont été utilisés pour les besoins du modèle : $L_\infty = 37,5 \text{ cm}$, $K = 0,33 \text{ an}^{-1}$ et $M = 0,74 \text{ an}^{-1}$, le $Q/B = 9,5 \text{ an}^{-1}$ a été adopté pour le modèle avec $P/B = 0,87 \text{ an}^{-1}$. La valeur de PB a été augmentée à $1,5 \text{ an}^{-1}$ à l'instar de l'ethmalose.

Les demersaux (communauté à sciaenidés). Une équipe basée sur les données du chalutier de l'ex-Union Soviétique, N/O *Atlantida*, a estimé à 86 000 t en janvier 1990, la biomasse minimale des espèces demersales du plateau continental guinéen. La récente campagne d'évaluation du N/O *Louis Sauger*, estimait la biomasse minimale de toutes espèces confondues à 180 000 t (FAO 1992).

La communauté à sciaenidés, qui est la plus importante du golf de Guinée, a favorisé le développement de la pêche artisanale et fait aujourd'hui l'objet d'une exploitation concurrentielle par la pêche chalutière industrielle, ce qui dénote actuellement des signes de surexploitation de cette communauté (Domain *et al.* 1999). Le modèle a été commencé avec cette communauté en tête, puis a été élargi pour inclure l'ensemble de l'écosystème délimité par le plateau continental Guinéen.

Les bars divers : ce groupe est représenté par le *Pseudotolithus typus*, *Pseudotolithus brachygnathus* et le *Pseudotolithus senegalensis*. La méthode de l'aire balayée a été utilisée pour l'estimation de biomasses (12 246 t) à travers un indice d'abondance de $19,2 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ de pêche. Les prises déclarées en 1995 sont de 5 697 t; $Z = P/B = 0,88 \text{ an}^{-1}$ a été calculée à partir de $F = 0,47 \text{ an}^{-1}$ (Tableau 2). $L_{\infty} = 107 \text{ cm}$, $K = 0,21 \text{ an}^{-1}$ et un $Q/B = 5,2 \text{ an}^{-1}$ ont été calculés à partir de l'équation empirique de Palomares et Pauly (1998) en utilisant $L_{\max} = 104 \text{ cm}$. La valeur de P/B a dû être augmentée à $0,9 \text{ an}^{-1}$ pour pouvoir balancer le modèle.

Le bobo (*Pseudotolithus elongatus*) : Une biomasse totale de 9 000 t a été obtenue par analyse de cohorte (Sidibe *et al.* 2000) et les captures annuelles sont de 4 350 t (Tableau 2). Une longueur maximale de 40 cm a donné la valeur de $L_{\infty} = 42 \text{ cm}$. Celle-ci et une température de 28°C ont permis, à travers l'équation de Palomares et Pauly (1998) d'évaluer $Q/B = 9,3 \text{ an}^{-1}$ alors que $Z=P/B$ correspond à $2,6 \text{ an}^{-1}$. Le bobo se nourrit de poissons benthiques, ainsi que d'invertébrés benthiques et pélagiques.

Capitaine royal (*Pentanemus quinquarius*) : Cette espèce de la famille Polynemidae, aussi appelée 'barbillon' ou 'friture à moustache,' est capturée surtout par la pêche artisanale sur les fonds vaseux littoraux. La biomasse est de l'ordre de 4 592 t et les prises de cette espèce s'élèvent à 1 034 t. Avec un $P/B = 1,9 \text{ an}^{-1}$, les équations empirique de Pauly (1980) et de Palomares et Pauly (1998) ont permis d'obtenir, à travers $L_{\infty} = 34 \text{ cm}$ et $K = 0,38 \text{ an}^{-1}$ (Longhurst 1963), les valeurs de $M = 1,71 \text{ an}^{-1}$ et $Q/B = 10,5 \text{ an}^{-1}$.

Disques divers. Ce group contient le drepame (*Drepane africana*; Drepanidae) et les chèvres de mer (*Chaetodipterus lippei* et *C. goreensis*; Ephippidae). Selon Domain *et al.* (1999), ces dernières se trouvent dans les estuaires (jeunes individus) et à la côte (adultes reproducteurs).

Les données de croissance du drepame ont été utilisées pour représenter ce groupe. La longueur maximale est de 37 cm en Guinée (Domain *et al.* 1999) et $K = 0,24 \text{ an}^{-1}$ (Coutin et Payne 1989) à 28°C , ont permis de calculer à travers l'équation de Palomares et Pauly (1998) une valeur de Q/B de $7,5 \text{ an}^{-1}$; une valeur de P/B de $0,91 \text{ an}^{-1}$ a été adoptée.

Dorades diverses. Ce groupe est constitué de Sparidae dont *Sparus caeruleostictus* et *Pagellus bellottii*. Il s'agit d'espèces plutôt d'affinités d'eaux froides et vivant généralement sur les fonds durs sableux ou sablo-vaseux de la partie intermédiaire du plateau continental, en dessous de la thermocline. En Guinée, celle ci est peu marquée et la température de l'eau de mer décroît régulièrement de 26 à 15°C entre 15 et 80 m environ (Domain *et al.* 1999).

Pour notre étude, le $L_{\max} = 37 \text{ cm}$ (en Guinée) pour *Sparus caeruleostictus* et $K = 0,29 \text{ an}^{-1}$ ont été utilisés pour obtenir une valeur de $Q/B = 8,6 \text{ an}^{-1}$; le P/B a été estimé à $0,68 \text{ an}^{-1}$ avec $M = 0,44 \text{ an}^{-1}$. Le P/B a été augmenté à $0,8 \text{ an}^{-1}$ pour balancer le modèle et parce que la mortalité par pêche estimée auparavant semblait trop faible.

Les grondeurs. Les grondeurs (*Pomadasys jubelini*) ou carpes blanches sont présents tout le long de la côte avec un comportement sémi-pélagique appartenant plutôt à la communauté à sciaenidés côtiers. Une biomasse de 1 403 t ($0,033 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$) pour un indice d'abondance de $2,2 \text{ kg} \cdot \text{h}^{-1}$ a été estimée. Le $F = 0,68 \text{ an}^{-1}$ a été estimé à partir des captures qui s'élèvent à 949 t. Un P/B de $1,45 \text{ an}^{-1}$ (pour $M = 0,70 \text{ an}^{-1}$) a été trouvé et $L_{\max} = 39 \text{ cm}$ en Guinée et $K = 0,3 \text{ an}^{-1}$ (Longhurst, 1963) ont donnés un $Q/B = 7,3 \text{ an}^{-1}$. La biomasse a été augmentée à $0,04 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$.

Les machoirons. Les trois principales espèces de la famille des ariidés que l'on rencontre dans la communauté à sciaenidés sont, de la plus côtière à la plus profonde : *Arius parkii*, *A. heudelottii* et *A. latiscutatus* (Domain *et al.* 1999). Le L_{\max} (en 1995) de *A. heudelottii* en Guinée de 39 cm et $K = 0,15 \text{ an}^{-1}$ (N'Jock, 1990) nous ont permis d'obtenir un $Q/B = 9,3 \text{ an}^{-1}$. Le P/B estimé pour le modèle a été de $1,8 \text{ an}^{-1}$.

Les machoirons sont mal représentés dans les campagnes d'échantillonnages (Domain *et al.* 1999), et la biomasse a été doublée à 0,18 t·km⁻².

Le petit capitaine (*Galeoides decadactylus*) ou ‘capitaine plexiglas’ se rencontre de la côte aux fonds de 20 m avec une préférence pour les profondeurs comprises entre 10 et 18 m (Domain *et al.* 1999). L'estimation de biomasses (16 838 t) a été réalisée avec un indice d'abondance de 26,4 kg·h⁻¹ de chalutage (Tableau 2). Les prises annuelles déclarées sont de 992 t et le P/B = 1,26 an⁻¹ a été trouvé à partir de F tiré des captures. Le L_{max} en Guinée (38 cm), et la valeur de K = 0,44 an⁻¹ (Coutin et Payne 1989) ont permis d'obtenir un Q/B de 8,5 an⁻¹. La biomasse a du être augmentée à 0,39 an⁻¹ pour équilibrer le modèle.

Les grands demersaux. Les grands demersaux sont représentés par *Epinephelus aenus*, *E. alexandrinus*, *Dentex gibbosus* et *Zeus faber*. Les valeurs de P/B = 0,8 an⁻¹, supposant que M = F, et Q/B = 5,9 an⁻¹ ont été tirées du modèle marocain (Stanford *et al.* 2001). En absence d'information sur la biomasse, la valeur de EE a été fixée à 0,98.

Les très grands demersaux. Ce groupe représente les trichiuridés, *Argyrosomus regius* et *Polydactylus quadrifilis* (gros capitaine). Pour ce groupe, P/B = 0,32 an⁻¹ et Q/B = 2,8 an⁻¹ ont été tirés du modèle marocain (Stanford *et al.* 2001). La biomasse du gros capitaine en 1995 étant évaluée à zéro (Domain *et al.* 1999), nous avons supposé qu'il s'agissait en fait d'une très petite valeur que nous avons supposé égales à 0,001 an⁻¹ pour les fins du modèle. Cette valeur a été ensuite quintuplée pour tenir compte des autres espèces du groupe.

Mugilidés et autres poissons fourrages. Ce groupe, encore mal défini, représente les mugilidés et une myriade de petits poissons herbivores et benthonophages. Q/B a été évalué à 7,6 an⁻¹ basé sur le modèle de la côte marocaine (Stanford *et al.* 2001). P/B et EE ont été fixés à 1,2 et 0,95 an⁻¹.

Les céphalopodes commerciaux. Ce terme regroupe les poulpes, seiches et calmars présents dans le plateau continental guinéen. Les prises sont cependant dominées par les seiches (*Sepia* spp.). Les céphalopodes se rencontrent sur l'ensemble du plateau entre 20 et 40 m, les concentrations les plus importantes se situent plutôt au large du Cap Verga (Morize *et al.* 1995).

Les captures totales s'échelonnent de 7 000 à 17 000 t, avec une prédominance de la seiche (2 à 5 fois les tonnages des poulpes) en 1986 par la flottille internationale basée à Las Palmas (FAO 1992). Pour les besoins de ce modèle, les biomasses ont été estimées par la méthode d'aire balayée et correspondent à 18 624 t. Les P/B = 1,9 an⁻¹ et Q/B = 11,7 an⁻¹ du modèle Sénégambien (Samb et Mendy, ce vol.) ont été utilisés. La composition alimentaire des céphalopodes comporte essentiellement les poissons et le zooplancton.

Autres céphalopodes. Ces espèces ne sont pas pêchées mais sont probablement des proies importantes pour plusieurs poissons et mammifères marins. La production, P/B = 2,8 an⁻¹, a été estimée plus élevée que le groupe précédent car nous supposons que la majorité de ces espèces sont plus petites tandis que Q/B demeure égal à 11,7 an⁻¹.

Les crevettes. Les crevettes sont principalement localisées dans la zone côtière du plateau continental jusqu'aux fonds de 40 m avec des concentrations généralement diffuses et une présence particulièrement importante dans les environs de Conakry et dans le Nord au large du Cap Verga (Morize *et al.* 1995). Les crevettes constituent une part accessoire avec une capture de 300 à 500 t essentiellement côtières (FAO 1992).

Les espèces de crevettes les plus couramment rencontrées sur le plateau continental guinéen sont *Penaeus notialis*, *P. keraturus* et accessoirement *Parapenaeopsis atlantica*. Les biomasses estimées à 11 480 t proviennent d'un indice d'abondance de 18 kg·h⁻¹ (N/O Louis Sauger en 1990 extrapolé sur tout le plateau continental). Également, pour les crevettes, les valeurs de P/B = 2,5 an⁻¹ et Q/B = 28 an⁻¹ du modèle Sénégambien (Samb et Mendy, ce vol.) ont été utilisées.

Le benthos. Le benthos constitue les principales biocénoses de la zone littorale et est par excellence une source protéinique. Ainsi, Chalovenkov et Diallo (1988) donnent quelques valeurs de biomasses de zoobenthos, rencontrées sur le plateau continental en saison des pluies. Les biomasses sont estimées à $100 - 135 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$. Pour les besoins du modèle, les données de Longhurst (1959) ont été utilisées (Tableau 3). La biomasse a été fixée à 13 an^{-1} et le P/B à 4 an^{-1} (V. Christensen, projet *Sea Around Us*, comm. pers.).

Le zooplancton. La biomasse du zooplancton sera de $1,19 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ en mars et $2,15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ en septembre (Khlistova et Kéita 1985). Cependant, pour les besoins de l'étude, une biomasse de $10 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ a été introduite dans le système et un P/B de 58 an^{-1} repris du modèle Sénégalien. Le zooplancton se nourrit surtout de phytoplancton, mais consomme aussi des détritus. Les espèces dominantes de Copépodes constituent les 80 à 90 % de la communauté zooplanctonique de la zone côtière et les 60 % de la masse totale de zooplancton. Dans les eaux moins profondes, ce groupe contribue 70 à 90 % du volume planctonique et dans les eaux océaniques 30 à 70 % (Khlistova 1988).

Grand zooplancton. Le grand zooplancton représente les chaetognates et autres zooplanktons carnivores. La production ($P/B = 20 \text{ an}^{-1}$) et consommation ($Q/B = 70 \text{ an}^{-1}$) ont été supposées égales à celles de la mer de Java (Buchary 1999).

Le phytoplancton. En saison sèche (février - mars) la biomasse est de $5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ dans la zone côtière en général, correspondant à une densité de 6 milliards de cellules $\cdot \text{m}^{-2}$ (Kéita et Haba, 1998). Le phytoplancton se multiplie grâce à la photosynthèse sous l'action de l'énergie solaire. C'est pourquoi, dans les zones à forte turbidité, la production primaire est réduite. Malgré cela, Yanchilenko *et al.* (1988) concluent l'existence d'une forte productivité primaire des eaux côtières, très supérieure à celle des eaux océaniques.

Dans la zone côtière, la valeur moyenne de la production primaire, en saison sèche, est de $330 \text{ mg} \cdot \text{C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ (Yanchilenko *et al.* 1988), ce qui nous donne pour les besoins du modèle une production primaire de $1\,084 \text{ t} \cdot \text{km}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, représentée ici comme le produit d'une biomasse de $10,8 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ et d'une valeur de $P/B = 100 \text{ an}^{-1}$. Cette première approximation a été remplacée par les estimations disponibles dans la banque de données du projet *Sea Around Us* (Reg Watson, UBC, comm. pers.). Ainsi la production a été évaluée à $4\,756 \text{ t} \cdot \text{km}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$.

Macrophytes. En l'absence d'information immédiatement disponibles sur les herbiers de la côte guinéenne, la biomasse a été tirée du modèle de la côte marocaine (Stanford *et al.* 2001) tandis que EE a été fixée à 0,3.

Les rejets. Les rejets ont été introduits dans le système pour augmenter le réalisme de notre modèle. Ils ont été ajustés de façon à représenter une valeur de 5 % des prises totales de la pêche industrielle.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Le Tableau 4 présente les informations de base du modèle trophique du plateau continental de Guinée. Le Tableau 5 présente la composition alimentaire des différents groupes du système. De ce qui précède, il est à remarquer que si le CNSHB a mis en place un système de suivi des statistiques (cf. observatoire des pêches de Guinée), il faut reconnaître que les rejets sont assez mal connus. De plus, le modèle guinéen est fait dans une période de transition au cours de laquelle, l'on constate une forte diminution des abondances.

Tableau 3. Biomasses de benthos en fonction des strates de profondeurs (0 à 200 m) selon Longhurst (1959).

Profondeur (m)	% comp.	Biomasse du benthos ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
0 - 20	27	15,2
20 - 40	43	12,0
40 - 100	25	4,7
100 - 200	5	5,0
Moyenne pondérée	100	10,7

L'analyse des données d'entrée du modèle permet de constater que les valeurs de F sont assez faibles. Cela dépend dans une large mesure des données obtenues dans nos deux principales pêcheries, artisanale et industrielle. Les prises de cette dernière sont probablement sous-estimées. Dès lors, il serait judicieux d'apporter des changements, autrement dit des ajustements sur les données d'entrée (surtout sur les biomasses) pour nous permettre d'obtenir des valeurs de F plus correctes.

Par ailleurs, le fait que les prises de la pêche artisanale soient plus élevées que celles de la pêche industrielle (Tableau 6), n'explique nullement la faiblesse des prises de celle-ci. Bien au contraire, ce constat proviendrait probablement d'un manque de déclaration des prises d'une part, et de l'autre, d'un faible niveau des débarquements de la pêcherie industrielle aux côtes guinéennes; l'essentiel des prises étant exporté sans avoir été enregistré.

Tableau 4. Paramètres de base du modèle équilibré. Les paramètres estimés par le modèle sont en parenthèses.

	Groupe	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B (an ⁻¹)	Q/B (an ⁻¹)	EE	P/Q (an ⁻¹)
1	Baleines	3.4	0.042	0.047	5.500	(0.000)	(0.009)
2	Dauphins	3.9	0.054	0.070	12.800	(0.914)	(0.005)
3	Oiseaux	3.7	0.010	0.120	84.000	(0.000)	(0.001)
4	Requins-raies	4.1	0.433	0.300	5.300	(0.421)	(0.057)
5	Grands pélagiques	3.7	(1.752)	0.300	1.500	(0.980)	(0.200)
6	Ethamalose	2.7	1.800	1.500	7.000	(0.956)	(0.214)
7	Petits pélagiques	2.7	1.700	1.600	9.500	(0.886)	(0.168)
8	Très grands demersaux	4.2	0.005	0.316	2.800	(0.446)	(0.113)
9	Grands demersaux	3.6	0.318	0.800	5.900	(0.980)	(0.136)
10	Bars	3.3	0.300	0.900	5.300	(0.954)	(0.170)
11	Bobo	3.4	0.080	2.604	9.300	(0.992)	(0.280)
12	Petit capitaine	3.2	0.390	1.259	8.500	(0.984)	(0.148)
13	Grondeurs	3.1	0.040	1.446	7.300	(0.994)	(0.198)
14	Machoïrons	2.9	0.180	1.773	9.300	(0.892)	(0.191)
15	Capitaine royal	3.3	0.107	1.935	10.500	(0.630)	(0.184)
16	Dorades	3.2	0.510	0.800	8.000	(0.959)	(0.100)
17	Disques	3.1	0.160	0.907	7.500	(0.966)	(0.121)
18	Mugilidés et poissons fourrages	2.1	(3.606)	1.200	7.160	(0.950)	(0.168)
19	Crevettes	2.3	0.350	2.500	28.000	(0.932)	(0.089)
20	Autres céphalopodes	3.2	(0.775)	2.800	11.700	(0.950)	(0.239)
21	Céphalopodes commerciaux	3.3	0.433	1.900	11.700	(0.870)	(0.162)
22	Macrobenthos	2.1	13.000	4.000	28.000	(0.315)	(0.143)
23	Grands zooplancton	2.3	(0.550)	20.000	70.000	(0.900)	(0.286)
24	Zooplancton	2.0	10.000	58.356	233.424	(0.115)	(0.250)
25	Macrophytes	1.0	(11.433)	15.000	—	(0.300)	—
26	Phytoplancton	1.0	40.000	120.000	—	(0.498)	—
27	Rejets	1.0	—	—	—	(0.621)	—
28	Détritus	1.0	10.000	—	—	(0.070)	—

Toutes fois, l'aire de distribution des grands pélagiques ne concerne pas la zone côtière guinéenne : le plateau continental guinéen se caractérise par la grande importance des demersaux (sciaenidés et sparidés) dans sa composante estuarienne, côtière et vaseuse telle que définie par Morize *et al.* (1995). L'abondance des demersaux (sciaenidés) procède de la grande surface occupée par les petits fonds (principalement de 0 à 50 m) et de l'enrichissement en matière organique qui provient surtout des eaux douces continentales.

Les données d'observations sur les différents groupes inventoriés font aussi apparaître des similitudes avec les écosystèmes de la région de la Guinée Bissau et de la Sierra Leone. Toutefois, il faut noter un niveau trophique bas des captures dans la zone côtière guinéenne en comparaison avec les estimations dans ces deux écosystèmes voisins.

Il est important de signaler que notre zone d'étude est en pleine exploitation des espèces demersales. Ce fait conduit à un report d'effort de captures sur les pélagiques côtiers et d'autres espèces auparavant peu exploitées comme les anchois, les carangidés, etc. Compte tenu du fait que la ressource est migratrice, il serait judicieux d'assurer un suivi de cet effort en harmonie avec les pays partageant la même ressource.

En outre, mention doit être faite sur l'insuffisance des campagnes de chalutage pour la période actuelle. Conséquemment, il apparaît que ce modèle nécessite une mise à jour régulière, en fonction de la disponibilité des données en matière d'évaluation des biomasses, des captures des espèces demersales. Enfin, nous recommandons d'amplifier les enquêtes et les travaux de recherche pour collecter de nouvelles données en vue d'augmenter les groupes déjà identifiés.

Tableau 5. Matrice de la composition alimentaire utilisée dans le modèle de la Guinée. Groups 1-12.

Tableau 5. Continuation. Groups 13-24.

Proie/ Prédateur	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1 Baleines	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2 Dauphins	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3 Oiseaux	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4 Requins-raies	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 Grands pélagiques	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6 Ethamalose	—	—	—	—	—	—	—	—	0.100	—	—	—
7 Petits pélagiques	—	—	—	—	—	—	—	—	0.052	—	—	—
8 Très grands demersaux	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9 Grands demersaux	—	—	—	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—
10 Bars	—	—	—	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—
11 Bobo	—	—	0.020	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—
12 Petit capitaine	—	—	0.020	—	—	—	—	—	0.005	—	—	—
13 Grondeurs	—	—	0.002	—	—	—	—	—	0.001	—	—	—
14 Machoirons	—	—	0.030	—	—	—	—	—	0.010	—	—	—
15 Capitaine royal	—	—	0.010	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16 Dorades	—	—	0.005	—	—	—	—	—	0.010	—	—	—
17 Disques	—	—	0.010	0.005	—	—	—	0.003	0.002	—	—	—
18 Mugilidés et poissons fourrages	—	—	0.400	0.200	—	—	—	0.100	0.140	—	—	—
19 Crevettes	0.25	0.05	0.070	0.020	0.05	—	—	0.010	0.010	—	—	—
20 Autres céphalopodes	—	—	0.060	0.050	—	—	—	—	—	—	—	—
21 Céphalopodes commerciaux	0.05	—	0.005	—	—	—	—	0.020	0.005	—	—	—
22 Macrobenthos	0.30	0.65	0.280	0.470	0.60	—	0.20	0.267	0.509	0.005	—	—
23 Grands zooplancton	0.00	—	0.088	0.055	0.15	—	—	0.300	0.153	—	—	—
24 Zooplancton	0.30	0.10	—	0.200	0.20	0.1	0.13	0.300	—	0.090	0.3	—
25 Macrophytes	—	—	—	—	—	0.5	0.20	—	—	0.101	—	—
26 Phytoplancton	0.10	—	—	—	—	0.1	0.07	—	—	0.101	0.2	1
27 Rejets	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tableau 6. Débarquements et rejets par groupe trophique pour la pêche artisanale et industrielle.

Groupe Fonctionnel	Débarquements ($t \cdot km^{-2} \cdot an^{-1}$)			Rejets ($t \cdot km^{-2} \cdot an^{-1}$)		
	Artisanale	Industrielle	Total	Artisanale	Industrielle	
1 Mammifères	—	—	—	—	—	—
2 Oiseaux	—	—	—	—	—	—
3 Requins-raies	0.009	0.026	0.035	—	0.001	—
4 Grands pélagiques	0.021	0.021	0.042	—	—	—
5 Ethamalose	0.549	—	0.549	—	—	—
6 Petits pélagiques	0.099	0.189	0.288	—	0.009	—
7 Très grands demersaux	—	—	—	—	—	—
8 Grands demersaux	0.008	0.058	0.066	—	0.003	—
9 Bars	0.095	0.037	0.132	—	0.001	—
10 Bobo	0.085	0.016	0.101	—	0.001	—
11 Petit capitaine	0.005	0.019	0.024	—	0.001	—
12 Grondeurs	0.006	0.016	0.022	—	0.001	—
13 Machoirons	0.094	0.017	0.111	—	0.001	—
14 Capitaine royal	0.024	0.00	0.024	—	—	—
15 Dorades	0.110	0.019	0.129	—	0.000	—
16 Disques	0.001	0.027	0.028	—	0.001	—
17 Mugilidés et poissons fourrages	0.040	—	0.040	—	0.003	—
18 Crevettes	0.009	0.023	0.032	—	0.001	—
19 Autres céphalopodes	—	—	—	—	—	—
20 Céphalopodes commerciaux	—	0.150	0.150	—	—	—
21 Macrobenthos	—	—	—	—	0.002	—
Sum	1.155	0.618	1.773	—	0.032	—

REMERCIEMENTS

Nous remercions Sylvie Guénette et Eny Buchary pour leurs suggestions lors de la révision de ce modèle.

REFERENCES

- Buchary, E.A. 1999. Evaluating the effect of the 1980 trawl ban in the Java Sea, Indonesia: an ecosystem-based approach. M.Sc. thesis. Department of Resource Management and Environmental Studies, University of British Columbia. Vancouver, Canada. 134 p.
- Cawardine, M. 1995. Whales, dolphins and porpoises. Dorling Kindersley Lim. London, 256 p.
- Chalovenkov, N.N. and M.B. Diallo. 1988. Distribution spatiale de quelques groupes dominants d'animaux du fond marin dans le Shelf de Guinée. Bulletin du Centre de Rogbané, Conakry (4): 94-100.
- Cissé, I., L. Bamy, A. Bah, et S.B. Camara. 2000. Notes sur l'étude de la Zone Exclusive Guinéenne. Document de travail CNSHB, Conakry (8). 24 p.
- Coutin, P.C. and A.I. Payne. 1989. The effects of long-term exploitation of demersal fish populations off the coasts of Sierra Leone, West Africa. J. Fish Biol. 35 (Suppl. A): 163-167.
- Domain, F. and A. Diallo, 1989. Rapport des campagnes de chalutage du N.O. André Nizéry dans les eaux guinéennes de 1985 à 1988. Rapport ORSTOM/CNSHB. 81 p.
- Domain, F., M. Kéita and E. Morize. 1999. Typologie générale des ressources demersales du plateau continental, p. 53-86. In: F. Domain, P. Chavance and A. Diallo (eds.) La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. IRD/CNSHB. Conakry.
- FAO. 1992. Groupe de travail COPACE sur les ressources demersales du plateau et du talus continental de la Guinée-Bissau, de la Guinée et de la Sierra Léone. (Conakry, 4-9 février 1991). COPACE/PACE Séries 91/54. FAO. Rome. 206 p.
- Guénette, S., and T. Morato. 2001. The Azores Archipelago, 1997, p. 241-270. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses. Fisheries Centre Research Reports 9(4). University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada. [Available online from www.fisheries.ubc.ca].
- Innes, S., Lavigne, D. M., Earle, W. M., and Kovacs, K. M. 1987. Feeding rates of seals and whales. Journal of Animal Ecology 56:115-130.
- Kéita, A. 1999. Le zooplancton du shelf guinéen et ses principales caractéristiques. Bulletin du Centre de Rogbané, Conakry (14): 59-63.
- Kéita, A. and C.R. Haba. 1998. Plancton et productivité de la zone côtière guinéenne. Bulletin du Centre de Rogbané, Conakry (1): 31-43.
- Khlistova, L.M. 1988. Particularités de la structure des populations des espèces dominantes de zooplancton dans la zone côtière du shelf de Guinée. Bulletin du Centre de Rogbané, Conakry (4): 73-80.
- Khlistova, L.M. and A. Kéita. 1985. Variation saisonnière de la composition qualitative et quantitative du zooplancton de la zone côtière du shelf guinéen. Bulletin du Centre de Rogbané, Conakry (1): 28-38.
- Longhurst, A.R. 1959. Benthos densities off tropical West Africa. J. Cons. int. Explor. Mer. 25(1): 21-28.
- Longhurst, A.R. 1963. The bionomics of the fisheries resources of the eastern tropical Atlantic. Col. Off. Fish. Publ. London (20). 65 p.
- Morize, E., M. Lesnoff, O. Pezennec, A. Fontana, A. Dumbouya and S. Traore. 1995. Projet protection et surveillance des pêches de la ZEE guinéenne. "Volet scientifique." Rapport de fin d'étude. Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM) et Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB), Conakry, Guinée. 137 p.
- Northridge, S.P. 1984. World review of interactions between marine mammals and fisheries. FAO Fish. Tech. Pap. 251. Rome. 190 p.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1998. Predicting the food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. Marine and Freshwater Research 49(5): 447-453.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer 39(2): 175-192.
- Pauly, D., A.W. Trites, E. Capuli and V. Christensen. 1998a. Diet composition and trophic levels of marine mammals. ICES Journal of Marine Science 55: 467-481.
- Pezennec, O. 1999. L'environnement hydro-climatique de la Guinée, p. 7-25. In: F. Domain, P. Chavance and A. Diallo (eds.). Pêche côtière en Guinée: Ressources et Exploitation. CNSHB, Conakry and IRD, Paris.
- Showers, P.A.T. 1996. Comparative growth performance for species of the family Clupeidae of Sierra Leone. Naga, the ICLARM Quarterly. 19(4):42-44.
- Sidibe, A., D. Gascuel, F. Domain, P. Chavance. 2000. Estimation d'abondance et changement de répartition spatiale. Le cas du bobo (*P. elongatus*) en Guinée, p. 75-96. In: Les espaces de l'halieutique. IRD Forum de l'halieumétrie.
- Stanford, R., K. Lunn S. and Guénette. 2001. A preliminary ecosystem model for the Atlantic coast of Morocco in the mid-1980s, p. 314-344. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses. Fisheries Centre Research Report 9(4). University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada. [Available online from www.fisheries.ubc.ca].
- Trates, A. and D. Pauly. 1998. Estimating mean body masses of marine mammals from maximum body lengths. Canadian Journal of Zoology 76:886-896.
- Yanchilenko, A.G., V.A Cheremetiev, S. Camara and M. Magassouba. 1988. Production d'oxygène et production primaire dans la zone côtière de la République de Guinée. Bulletin du Centre de Rogbané, Conakry (4): 54-67.

ADDENDUM: MODÈLES DE LA CÔTE GUINÉENNE, 1985 ET 1998¹

Sylvie Guénette

*Fisheries Centre, University of British Columbia,
2259 Lower Mall, Vancouver BC, V6T 1Z4 Canada; Email: s.guenette@fisheries.ubc.ca*

Ibrahima Diallo

*Centre national des Sciences Halieutiques de Boussoura (C.N.S.H.B),
BP. 3738 Conakry, Guinée*

RÉSUMÉ

Le présent rapport documente la construction de deux modèles écosystémiques des eaux au large de la Guinée, couvrant 112,000 km². Nous avons d'abord construit un modèle pour l'année 1998, pour lequel nous disposons de données de débarquements et de biomasses. Le deuxième modèle, représentant l'année 1985, a été construit à partir du modèle équilibré de 1998. Les captures pour la période 1985-1994 ont dû être reconstruites à partir de diverses sources, ce qui augmente l'incertitude du modèle 1985. Nous indiquons comment renforcer les points faibles du modèle, notamment, la composition alimentaire peu précise ainsi que la reconstruction des captures et rejets.

ABSTRACT

Two ecosystem models were constructed for a large area off Guinea (112,000 km²). First we constructed a model for the 1998 model for which landings and biomass estimates were available. The second model, for year 1985, was based on the balanced 1998 model. The landings for the period 1985-1994 had to be reconstructed from various sources, increasing the uncertainty of the 1985 model. We provide suggestions to improve the model by concentrating on the diet as well as catch and discards values.

INTRODUCTION

La côte guinéenne est caractérisée par le plateau continental le plus large de la côte Atlantique africaine (Pezennec, 1999). La zone peu profonde, 0-40 m, s'étend sur environ 31 mille kilomètres carrés, et est fortement influencée par les apports d'eaux douces des dix grands fleuves et rivières plus petites dispersées le long de la côte. La pêche artisanale s'est surtout développée après 1984 en Guinée tandis que la pêche industrielle s'est développée rapidement à partir de 1971. Les poissons côtiers, ceux qui fréquentent la zone peu profonde, sont considérés peu exploités jusqu'en 1985, ont vu diminuer leur biomasse et leur taille moyenne au cours des dix années suivantes (Domain, 1999). Le présent rapport documente la construction des deux modèles, 1985 et 1998, qui permettront d'effectuer des simulations afin de comprendre le rôle de la pêche et des facteurs

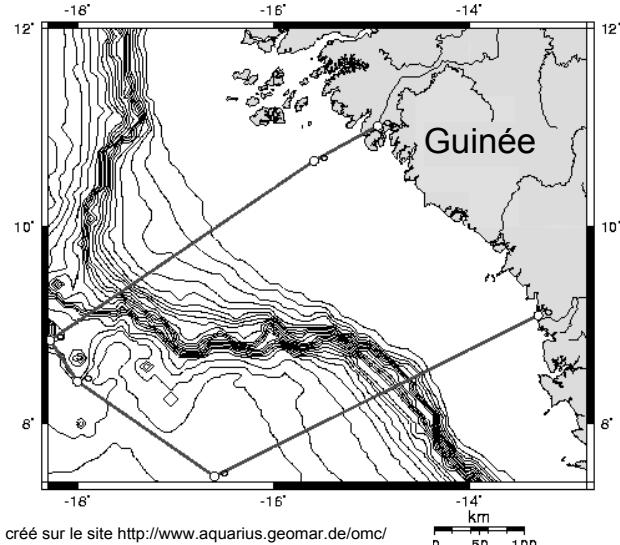


Figure 1. Localisation de la zone considérée pour le présent modèle de la Guinée.

¹ Cite as: Guénette, S., Diallo, I. 2004. Addendum : Modèles de la côte guinéenne, 1985-1998, p. 124-159. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

environnementaux dans le déclin des espèces commerciales.

Les présents modèles couvrent les eaux au large de la Guinée, une surface beaucoup plus grande que la zone économique exclusive de la Guinée. La surface considérée est d'environ 112,000 km² dont 43 % a une profondeur de moins de 200 m (Tableau 1, Figure 1). Ils diffèrent donc du modèle précédent de la côte guinéenne ne représentait que le plateau continental de moins de 200 m de profondeur (Diallo *et al.*, 2002).

DESCRIPTION DES GROUPES FONCTIONNELS, MODÈLE 1998

Producteurs primaires

Les données phytoplancton des campagnes soviétiques (Kouzmenko et Haba, 1988) nous ont permis d'évaluer la biomasse à 49 g·m⁻². La production totale tirée des bases de données SeaWiFS (www.me.sai.jrc.it), a été estimée à 454.1 gC·m⁻²·yr⁻¹ ou 4,086 g poids frais·m⁻²·an⁻¹, en utilisant un facteur de conversion de 1 gC=9 g poids frais (Pauly et Christensen, 1995). Le ratio production/biomasse est donc égal à 84 g·m⁻². Nous n'avons présentement aucune information sur les plantes aquatiques.

Zooplancton

La composition et la biomasse du zooplancton proviennent des travaux de Keita (1991) et de Keita et Khlistova (1988). Le zooplancton a été divisé en deux groupes: les herbivores, qui incluent les copépodes, cladocères et les larves d'invertébrés, et les carnivores, incluant les euphausides, appendiculaires et chaetognathes. Les individus non identifiés ont été attribués aux herbivores. La biomasse a été estimée à 86 et 79 g·m⁻² pour les herbivores et carnivores respectivement, pour la côte de moins de 100 m de profondeur. D'autre part, à partir des échantillonnages des strates de profondeurs de 10 à 1200 m, sur trois saisons (sèche, humide, et intermédiaire) (Keita, 2001), la biomasse totale de zooplancton a été estimée à 84 g·m⁻². Ces biomasses étant trop élevées par rapport à celle du phytoplancton, nous avons laissé leur biomasse à être estimée par le modèle. Le P/B a été fixé à 40 an⁻¹ pour le plancton herbivore, et 10 pour le carnivore (V. Christensen, Fisheries Centre, UBC).

Céphalopodes

Les céphalopodes regroupent les espèces commerciales (poulpe, seiche et calmar) ainsi que les espèces non commerciales. Les captures sont cependant dominées par les seiches (*Sepia* spp.). Les valeurs de P/B et Q/B proviennent du modèle des Açores (Guénette et Morato, 2001), soit 2.5 et 10 an⁻¹ respectivement.

A l'âge adulte, les poulpes continuent de se nourrir d'invertébrés (Gonçalves, 1991). La fréquence d'occurrence des proies trouvée dans les estomacs de poulpe est de 14 % vers, 14 % gastéropodes, 21 % céphalopodes et 92 % crevettes. En absence d'information sur la taille de ces proies, nous avons alloué les pourcentages de la façon suivante: 5 % céphalopodes, 70 % crustacés et 25 % au macrobenthos. Le régime alimentaire des calamars est une adaptation de la description de Coelho *et al.* (1997) pour des spécimens du Sahara: 71 % petits poissons démersaux et pélagiques, 14 % crustacés, 10 % benthos et 5 % céphalopodes. Celui des Sepioidae, est une adaptation de la description qualitative de Caddy (1983): 10 % céphalopodes, 80 % crustacés et 10 % poissons divers. En raison de leur abondance, nous avons donné un poids de 60 % au régime alimentaire des seiches comparés à ceux des poulpes et des calamars qui comptent pour 20 % chacun.

Crustacés

Le groupe des crustacés inclut les espèces commerciales (langoustes, crevettes, et crabes) et non commerciales. Malheureusement, nous ne possédons pas d'estimations de biomasses pour ce groupe. Le P/B et le Q/B, fixés à 5.5 et 20 an⁻¹ respectivement, sont tirés du modèle d'une baie du Mozambique (De Paula E Silva *et al.*, 1993). Nous avons supposé que ce groupe se nourrit principalement de benthos (50 %) et de détritus (25 %).

Tableau 1. Surface et profondeur moyenne par classe de profondeur pour la zone étudiée, au large de la Guinée.

Classe de profondeur (m)	Surface (km ²)	Profondeur moyenne (m)
0-10	21 922	4
10-20	3 231	14
20-40	5 974	29
40-100	9 925	64
100-200	8 018	140
200-500	3 803	323
500-1 000	6 132	760
1 000-5 000	52 926	3 685
Total	111 932	—

Benthos

Les organismes macrobenthiques incluent les bivalves, mollusques, polychètes, échinodermes, et crustacés autres que ceux qui sont inclus dans le groupe des crustacés. La biomasse du benthos a été estimée à 100-135 g·m⁻² (Chalovenkov et Diallo, 1988) pour les strates 14-100 m de profondeur. A défaut de données plus précises, nous avons gardé la valeur de 120 g·m⁻² pour la zone 0-14 m, en supposant que la production y est très grande. A titre d'exemple, les huîtres de palétuviers du littoral de la région de Conakry ont été estimées à 250-270 t·km⁻¹ de côte (Le Loeuff et Zabi, 1993). La biomasse de benthos décroissant rapidement vers les grandes profondeurs, nous avons utilisé une valeur de 12 g·m⁻² pour les fonds de plus de 200 m, ce qui résulte en une valeur globale de 59 g·m⁻². P/B a été estimé à 1.8 an⁻¹ (Longhurst, 1983), et Q/B à 25 an⁻¹ (Abarca-Arenas et Valero-Pacheco, 1993). Ce groupe se nourrit principalement de détritus (80 %).

Mammifères marins

Plusieurs espèces de baleines et de dauphins sont signalées le long des côtes de l'Afrique du Nord-Ouest mais la liste des espèces confirmées lors du premier atelier sur les mammifères marins est probablement incomplète (Bamy, 2000). Nous avons supposé que la biomasse et la composition des espèces de la côte guinéenne sont semblables à celle du Maroc (Stanford *et al.*, 2001). La biomasse des baleines à fanons a donc été estimée à 0.03 t·km⁻², et celle des dauphins à 0.06 t·km⁻² (Tableau 2). Le PB a été tiré des estimations de Trites et Heise (1996), soit 0.02 et 0.07 an⁻¹ pour les baleines et dauphins respectivement. Le ratio Q/B a été estimé à l'aide de la relation empirique de Innes *et al.* (1987): R= 0.1 * P^{0.8} où P est le poids individuel en kg et R la ration en kg·jour⁻¹. Les valeurs de Q/B sont donc estimées à 4.7 et 11.3 an⁻¹ pour les baleines et les dauphins respectivement. La composition alimentaire des mammifères marins, décrite en termes de groupes généraux par Pauly *et al.* (1998), a été allouée aux groupes fonctionnels du modèle en suivant les règles du Tableau 3.

Tableau 2. Biomasse et temps de résidence estimés pour les baleines et les dauphins. Les valeurs de biomasses sont ajustées pour le temps de résidence dans la région.

Nom commun	Nom latin	Biomasse (t·km ⁻²)	Temps de résidence (jours)
Baleines			
Petit rorqual	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	0.0012	20
Rorqual de bryde	<i>Balaenoptera edeni</i>	0.0001	90
Rorqual de rudolphi	<i>Balaenoptera borealis</i>	0.0003	90
Rorqual bleu	<i>Balaenoptera musculus</i>	0.0002	90
Mégaptère	<i>Megaptera novaeangliae</i>	0.0012	60
Rorqual commun	<i>Balaenoptera physalus</i>	0.0270	90
Total		0.0309	-
Dauphins			
Cachalot	<i>Physeter macrocephalus</i>	0.0176	60
Globicéphale noir	<i>Globicephala melas</i>	0.0406	182
Globicéphale tropical	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	0.0007	90
Dauphin commun	<i>Delphinus delphi</i>	0.0005	182
Dauphin bleu et blanc	<i>Stenella coeruleoalba</i>	0.0001	7
Baleine à bec de Cuvier	<i>Ziphius cavirostris</i>	0.0007	180
Dauphin tacheté pantropical	<i>Stenella attenuata</i>	0.0001	90
Hyperoodon arctique	<i>Hyperoodon ampullatus</i>	0.0005	180
Dauphin de Risso	<i>Grampus griseus</i>	0.0011	365
Grand dauphin	<i>Tursiops truncatus</i>	0.0005	180
Marsouin commun	<i>Phocaena phocoena</i>	0.00006	180
Pseudorque	<i>Pseudorca crassidens</i>	0.00002	90
Orque	<i>Orcinus orca</i>	0.00007	90
Total		0.062	

Tortues

Les tortues caouanne (*Caretta caretta*), verte (*Chelonia mydas*), olivâtre (*Lepidochelys olivacea*), imbriquée (*Eretmochelys imbricata*) et luth (*Dermochelys coriacea*) sont présentes dans la région. Les tortues marines sont ici représentées seulement par *Caretta caretta* et parfois capturées dans les chaluts. Nous avons utilisé les valeurs de P/B (0.15 an⁻¹) et Q/B (3.5 an⁻¹) tirées de Pauly *et al.* (1993) pour les tortues de récifs.

Tableau 3. Allocation des compositions alimentaires génériques (Pauly *et al.*, 1998) dans les groupes fonctionnels de ce modèle. Le pourcentage original est divisé à part égales entre les nouveaux groupes.

Classification originale	Baleines		Dauphins	
	%	Nouveaux groupes	%	Nouveaux groupes
Invertébrés benthiques			4.8	Benthos
Grand zooplancton	75.4	Grand zooplancton		
Petits calmars	3.8	Céphalopodes	11.4	Céphalopodes
Grands calmars			56.4	Céphalopodes
Petits pélagiques	9.8	Côtiers pél G préd; Côtiers pél P inv; pél P inv	5.2	Côtiers pél G préd; Côtiers pél P inv; pél P inv; ethmalose
Mésopélagiques	4.4	Mésopélagiques	6.3	Mésopélagiques
Poissons divers	6.6	Bathy PM inv; Bathy S pred; Dém P inv	15.7	Mulets; Dém P préd; Dém P inv; Bathydem PM; Côtier P inv; Côtier P préd
Autres vertébrés			0.1	Dauphins, Tortues, Oiseaux

Oiseaux

Puisque nous n'avons aucune donnée sur les oiseaux océaniques, le groupe des oiseaux représente uniquement les oiseaux de rivages. Leur abondance provient d'une campagne de dénombrement effectuée en décembre 2000 (Anonyme, 2001). La biomasse totale (0.49 kg·km⁻²) est fonction du nombre d'individus recensés, du poids corporel individuel et du temps de résidence estimé (Tableau 4). En raison de sa faible biomasse, ce groupe a peu d'effet sur le modèle.

P/B a été fixé à 0.3 an⁻¹ pour tenir compte de l'espérance de vie plus courte des petites espèces (V. Christensen, UBC, Fisheries Centre, comm. pers.). Q/B a été calculé par la relation empirique $\log R=0.293+0.85 \cdot \log W$ (Nilsson et Nilsson, 1976 in Wada, 1996) où R est la ration en g·jour⁻¹ et W est poids corporel en gramme (Dunning Jr., 1993; Girard, 1998). Le Q/B retenu, 86.4 an⁻¹, est la moyenne pondérée par la biomasse. Les régimes alimentaires ont été adaptées de descriptions générales (Tableau 5).

Poissons

Les poissons ont été subdivisés en 33 groupes sur la base de leur taille, leur régime alimentaire, et de leur habitat (pélagique, benthique), ou de leur position par rapport au littoral (côtier, démersal, bathy) (voir Tableau 6). La communauté des poissons côtiers (groupes 11-13 et 16-27), se trouvant dans des eaux de moins de 40 m de profondeur a été séparée des autres poissons en raison de leurs affinités écologiques (Domain *et al.*, 1999), et du fait que la pêche artisanale s'exerce principalement sur les espèces côtières. La classification "démersale" dénote les espèces qui se trouvent généralement dans les profondeurs de 20-200 m (groupes 28-33). Les poissons de grandes profondeurs (>200 m), pélagiques ou démersaux, ont été regroupés sous l'appellation "bathy". Certaines espèces comme les bars, les capitaines, l'ethmalose ont été considérées séparément en raison de leur importance commerciale (Tableau 6).

Le régime alimentaire «prédateur» est dominé par les poissons et les céphalopodes, ce qui mène à un niveau trophique élevé (>3.5). Les poissons de régime alimentaire «invertébrés» consomment surtout des invertébrés benthiques ou planctoniques. En raison du manque d'études locales publiées, le régime alimentaire des poissons provient rarement de travaux ayant eu lieu en Afrique de l'Ouest et encore plus rarement en Guinée (Tableau 7). La composition alimentaire moyenne de chaque groupe fonctionnel est détaillée au Tableau 8.

Tableau 4. Nombre d'oiseaux recensés sur la côte guinéenne (Anonyme, 2001), leur poids corporel moyen et le temps de résidence estimé. En absence d'information, les oiseaux étaient considérés résidents permanents.

Nom latin	Nom commun	N	Poids (g)	Réf.	Résidence (jours)	Réf.	Justification et commentaires
<i>Ardea cinerea</i>	Héron cendré	1000	1550.0	Girard (1998)	135	Girard (1998)	Octobre à janvier-février
<i>Ardea goliath</i>	Héron goliath	17	4468.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Ardeola ralloides</i>	Crabier chevelu	39	287.0	Dunning Jr. (1993)	135	Girard (1998)	Egal au héron cendré
<i>Buitonioides striatus</i>	Héron strié	27	192.5	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Sédentaire, se déplace suivant la pluie
<i>Ciconia episcopalis</i>	Cigogne épiscopale	38	2350.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Principalement résident, erratique
<i>Egretta alba</i>	Grande aigrette	755	1100.0	Girard (1998)	195	Girard (1998)	Octobre-novembre à mars
<i>Egretta garzetta</i>	Aigrette garzette	497	460.0	Girard (1998)	210	Girard (1998)	Octobre-novembre à mars
<i>Egretta gularis</i>	Aigrette des récifs	493	400.0	Dunning Jr. (1993)	365	Girard (1998)	Septembre à mars
<i>Egretta intermedia</i>	Aigrette intermédiaire	18	500.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Myceria ibis</i>	Tantale ibis	13	1750.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Sédentaire
<i>Platalea alba</i>	Spatule d'Afrique	15	1700.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Résident
<i>Scopus umbretta</i>	Ombrette du Sénégal	9	422.5	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Threskiornis aethiopicus</i>	Ibis sacré	160	1498.0	Dunning Jr. (1993)	365	Girard (1998)	Présumé être <i>Sterna nilotica nilotica</i>
<i>Chlidonias leucopterus</i>	Gulifette leucoptère	45	68.7	Gauthier et Aubry (1995)	365	-	-
<i>Chlidonias niger</i>	Gulifette noire	19	65.3	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Gelochelidon nilotica</i>	Sterne hansel	3185	233.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Larus cirrocephalus</i>	Mouette à tête grise	1744	309.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Larus fuscus</i>	Goéland brun	38	715.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Larus genei</i>	Goéland râleur	9	281.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Larus ridibundus</i>	Mouette rieuse	1	284.0	Gauthier et Aubry (1995)	365	-	-
<i>Rynchops flavirostris</i>	Bec-en-ciseaux	317	164.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Sterna bengalensis</i>	Sterne voyageuse	14	204.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Sterna caspia</i>	Sterne caspienne	207	400.0	Briggs et Chu (1987)	365	-	-
<i>Sterna hirundo</i>	Sterne pierregarin	33	200.0	Briggs et Chu (1987)	365	-	-
<i>Sterna maxima</i>	Sterne royale	16700	655.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Sterna sandvicensis</i>	Sterne caugek	885	208.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Sterna albifrons</i>	Sterne naïne	2205	57.0	Dunning Jr. (1993)	365	-	-
<i>Actitis hypoleucos</i>	Chevalier guignette	1223	59.5	Girard (1998)	300	Girard (1998)	Août à mai.
<i>Arenaria interpres</i>	Tournepie	388	135.0	Girard (1998)	270	Girard (1998)	Août-septembre à avril-mai.
<i>Bumetinus senegalensis</i>	Oedincème du Sénégal	4	370.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Résident
<i>Calidris alba</i>	Bécasseau sanderling	1588	77.5	Girard (1998)	210	Girard (1998)	Sept.-octobre à mars-avril.
<i>Calidris alpina</i>	Bécasseau variable	137	46.9	Dunning Jr. (1993)	210	-	Egal au sanderling
<i>Calidris canutus</i>	Bécasseau maubèche	124	137.0	Dunning Jr. (1993)	210	-	Egal au sanderling
<i>Calidris ferruginea</i>	Bécasseau cocorli	49,585	80.0	Girard (1998)	240	Girard (1998)	Septembre à avril.
<i>Calidris minuta</i>	Bécasseau minute	604	30.5	Girard (1998)	240	Girard (1998)	Septembre à avril
<i>Charadrius alexandrinus</i>	Gravelot à collier interrompu	10	41.4	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot
<i>Charadrius hiaticula</i>	Grand gravelot	12,325	59.5	Girard (1998)	225	Girard (1998)	Septembre à mars-avril.
<i>Charadrius marginatus</i>	Gravelot à front blanc	327	48.3	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot
<i>Charadrius pecuarius</i>	Gravelot pâtre	4	34.0	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot
<i>Glareola pratincola</i>	Gilaréole à collier	1350	80.1	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot
<i>Haematopus ostralegus</i>	Huitrier-pie	337	526.0	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot
<i>Himantopus himantopus</i>	Echasse blanche	103	161.0	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot

Tableau 4. Continuation.

Nom latin	Nom commun	N	Poids (g)	Réf.	Résidence (jours)	Réf	Justification et commentaires
<i>Limosa lapponica</i>	Barge rousse	14407	342.5	Dunning Jr. (1993)	225	-	Egal au grand gravelot
<i>Limosa limosa</i>	Barge à queue noire	93	291.0	Dunning Jr. (1993)	225	Girard (1998)	Août-septembre à mars.
<i>Numenius arquata</i>	Courlis cendré	959	800.0	Girard (1998)	240	Girard (1998)	Août à mars
<i>Numenius phaeopus</i>	Courlis corieu	3373	379.5	Dunning Jr. (1993)	240	-	Egal au courlis cendré
<i>Pluvialis squatarola</i>	Pluvier argenté	2727	240.0	Girard (1998)	255	Girard (1998)	Août-sept à avril-début mai.
<i>Recurvirostra avosetta</i>	Avocette	3770	306.0	Dunning Jr. (1993)	240	-	Egal au chevalier aboyeur
<i>Tringa erythropus</i>	Chevalier arlequin	1	158.0	Dunning Jr. (1993)	240	Girard (1998)	Egal au chevalier aboyeur
<i>Tringa nebularia</i>	Chevalier aboyeur	367	207.5	Girard (1998)	240	Girard (1998)	Août-sept. à mars-avril.
<i>Tringa stagnatilis</i>	Chevalier stagnatile	6	82.5	Girard (1998)	225	Girard (1998)	Septembre à mars-avril
<i>Tringa totanus</i>	Chevalier gambette	4415	137.5	Girard (1998)	225	Girard (1998)	Août-septembre à mars
<i>Vanellus spinosus</i>	Vanneau éperonné	10	152.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Surtout sédentaire
	Petit limnicole (Béc/Grav.)	2050	62.0	-	225	-	Moyenne des tourne-pierre, et bécasseaux variable, maubèche et minute
	Courlis, Barge, Pluvier Martin-pêcheur huppé Anhinga	500	395.0	-	225	-	Moyenne des glaréole, huîtier-pie, échasse et barges
		15	148.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Supposé sédentaire; pris du martin pêcheur d'Amérique
		0	1400.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	sédentaire
<i>Limicole sp.</i>					-		
<i>Alcedo cristata</i>							
<i>Anhinga anhinga</i>							
<i>Ceryle rudis</i>	Martin-pêcheur pie	84	84.4	Dunning Jr. (1993) http://www.cbl.umces.edu/~atis/FBay/009.html	365	-	-
<i>Halcyon leucocephala</i>	Martin-pêcheur à p.bleue	6	148.0	-	365	-	-
<i>Megaceryle maxima</i>	Martin-pêcheur géant	2	311.0	Dunning Jr. (1993) Girard (1998)	365	Girard (1998)	Nomadisme entre l'Afrique de l'ouest et de l'est
<i>Pelecanus onocrotalus</i>	Martin-pêcheur blanc	221	9600.0	-	180	Girard (1998)	-
<i>Pelecanus rufescens</i>	Pélican gris	251	5200.0	Dunning Jr. (1993) Girard (1998)	180	Girard (1998)	Egal au pélican blanc
<i>Phalacrocorax africanus</i>	Cormoran africain	67	600.0	-	365	Girard (1998)	Généralement sédentaire
<i>Phoenicophaeus minor</i>	Flamant nain	10900	1900.0	Dunning Jr. (1993)	365	Girard (1998)	Plus important en Afrique de l'ouest pour cette espèce
<i>Phoenicophaeus ruber</i>	Flamant rose	600	3100.0	Girard (1998)	365	Girard (1998)	Résident

Tableau 5. Source de la composition alimentaire des oiseaux.

Nom français	Espèce	Endroit	Source
Aigrette garzette	<i>Egretta garzetta</i>	Floride	http://www.cbl.umces.edu/~atsss/cyp009.html
Hérons	-	Floride	http://www.cbl.umces.edu/~atsss/cyp009.html
Sterne pierregarin	<i>Sterna hirundo</i>	Californie	(Briggs et Chu, 1987)
Sterna dougallii	-	Seychelles	(Ramos, 2000)
Pluviers	-	Venezuela	(Smith et Nol, 2000)
Cormoran africain	<i>Phalacrocorax africanus</i>	Afrique de l'ouest	(Kopij, 1996)
Anhinga	<i>Anhinga anhinga</i>	-	Owre 1967 in http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/anhinga/a._anhinga\$\narrative.html
Martin-pêcheur huppé	<i>Alcedo cristata</i>	Florida Bay	régime alimentaire du Megaceryle alcyon http://www.cbl.umces.edu/~atsss/FBay009.html
Huitrier-pie	<i>Haematopus ostralegus</i>	-	(Boates et Goss-Custard, 1992)

Tableau 6. Liste des groupes fonctionnels de poissons et les espèces incluses dans chaque groupe.

No	Nom du groupe	Spécies principales
5	Sélaciens G prof	<i>Bathyraja hesperoaficana</i> , <i>Carcharhinus altimus</i> , <i>C. longimanus</i> , <i>Iurus aculeata</i> , <i>Torpedo nobiliana</i>
6	Sélaciens G côtiers	<i>S. blainvillii</i> , <i>Squatina aculeata</i> , <i>Torpedo nobiliana</i> , <i>Alopias vulpinus</i> , <i>Carcharhinus limbatus</i> , <i>Dasyatis centroura</i> , <i>D. marginata</i> , <i>Galeocerdo cuvieri</i> , <i>Gymnura micrura</i> , <i>Leptocharias smithii</i> , <i>Mustelus mustelus</i> , <i>Pteromylaeus bovinus</i> , <i>Rhinobatos rhinobatos</i> , <i>Rhinoptera bonasus</i> , <i>R. marginata</i> , <i>Rhizoprionodon acutus</i> , <i>Rhynchobatus iueberti</i> , <i>Squatina oculata</i> , <i>Torpedo marmorata</i> , <i>Zanobatus schoenleinii</i>
7	Sélaciens M prof	<i>Dipturus dentifer</i> , <i>Etmopterus polli</i> , <i>Galeus polli</i> , <i>Raja maderensis</i> , <i>R. miraletus</i> , <i>Rajella bigelowi</i> , <i>Squalius negalops</i>
8	Sélaciens M côtiers	<i>Dasyatis pastinaca</i> , <i>Mobula rochebrunei</i> , <i>Rhinobatos albonotatus</i> , <i>Torpedo torpedo</i>
9	Thons majeurs	<i>Istiophorus albicans</i> , <i>Katsuwonus pelamis</i> , <i>Makaira indica</i> , <i>Nakaira nigricans</i> , <i>Tetrapturus albidus</i> , <i>Thunnus atlanticus</i> , <i>T. albacares</i> , <i>T. obesus</i> , <i>Xiphias gladius</i>
10	Thons mineurs	<i>Orcynopsis unicolor</i> , <i>Scorpaenichthys solandri</i> , <i>Auxis rochei</i> , <i>Euthynnus alleteratus</i> , <i>Auxis thazard</i> , <i>Sarda sarda</i>
11	Côtiers pél G prédict	<i>Abulua vulpis</i> , <i>Alectis alexandrinus</i> , <i>Caranx cryos</i> , <i>C. hippos</i> , <i>C. rhonchus</i> , <i>C. senegalensis</i> , <i>Chloroscombrus chrysurus</i> , <i>Elops lacerta</i> , <i>E. senegalensis</i> , <i>Hemicaranx bicolor</i> , <i>Lichiaria amia</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i> , <i>Rachycentron canadum</i> , <i>Selene dorsalis</i> , <i>Seriola dumerilii</i> , <i>Sphyraena afra</i> , <i>S. guachancho</i> , <i>S. sphyraena</i> , <i>Trachinotus gooreensis</i> , <i>T. maximus</i>
12	Côtiers pél P inv	<i>Engraulis encrasicolus</i> , <i>Hemiramphus brasiliensis</i> , <i>Itisha africana</i> , <i>Sardinella aurita</i> , <i>S. maderensis</i>
13	Ethmalose fimbriata	<i>Ablemmes fians</i> , <i>Alectis ciliaris</i> , <i>Coryphaena equiselis</i> , <i>C. hippurus</i> , <i>Megalops atlanticus</i> , <i>Mola mola</i>
14	Pél G prédict	<i>Chelipogon cyanopterus</i> , <i>Chelopogon nigericans</i> , <i>Decapterus punctatus</i> , <i>Scomber japonicus</i> , <i>Selar crumenophthalmus</i> , <i>Trachurus capensis</i> , <i>T. trecae</i>
15	Pél P inv	<i>Pseudotolithus senegalensis</i> , <i>P. senegalensis</i> , <i>P. ttypus</i> , <i>P. elongatus</i> , <i>P. epiperca</i> , <i>P. moorii</i>
16	Bars	<i>Polydactylus quadrifilis</i>
17	Gros capitaine	<i>Ephippion guttifer</i> , <i>Argyrosomus regius</i> , <i>Cynoponticus ferox</i> , <i>Dentex canariensis</i> , <i>D. gibbosus</i> , <i>Epinephelus costae</i> , <i>E. itajara</i> , <i>Fistularia petimba</i> , <i>F. tabacaria</i> , <i>Lobotes surinamensis</i>
18	Côtiers G prédict	<i>Lutjanus agassizii</i> , <i>L. endecacanthus</i> , <i>L. fulgens</i> , <i>L. goreensis</i> , <i>Muraena melanotis</i> , <i>M. robusta</i> , <i>Psettodes belcheri</i> , <i>Trichiurus lepturus</i>
19	Côtiers M prédict	<i>Batrachoides illecebrensis</i> , <i>Bodianus speciosus</i> , <i>Gymnotothorax mareei</i> , <i>Halobatrachus didactylus</i> , <i>Holacanthus africanus</i> , <i>Naurates ducator</i>
20	Mâchoirons	<i>Arius gigas</i> , <i>A. heudeletii</i> , <i>A. latiscutatus</i> , <i>A. parkii</i>
21	Disques	<i>Ephippus goorensis</i> , <i>Chaetodipterus lippei</i> , <i>Drepane africana</i>
22	Mulettes	<i>Acanthurus monroviae</i> , <i>Aluterus schoepfii</i> , <i>Liza dunderii</i> , <i>L. falcipinnis</i> , <i>L. grandequeamis</i> , <i>Mugil bananensis</i> , <i>Sarpa salpa</i>
23	Petit capitaine	<i>Bothus podas</i> , <i>Cynoglossus canariensis</i> , <i>C. monodii</i> , <i>C. senegalensis</i> , <i>Dicologlossa hexaptera</i> , <i>Diodon hystrix</i> , <i>Diplodus puntazzo</i> , <i>Lethrinus atlanticus</i> , <i>Plectorhinchus macrolepis</i>
24	Côtiers M inv	<i>Pomadasys incisus</i> , <i>P. jubelini</i> , <i>P. perotaei</i> , <i>P. rogerii</i>
25	Côtiers P prédict	<i>Citharus linguatula</i> , <i>Eucinostomus melanopterus</i> , <i>Monodactylus sebae</i> , <i>Pteroscion pellu</i> , <i>Stronateus fiatola</i> , <i>Scorpaenidae</i>
26	Capitaine royal	<i>Pentanemus quinquarius</i>
27	Côtiers P inv	<i>Abudedefduf saxatilis</i> , <i>Brachydeuterus auritus</i> , <i>Dicologlossa cuneata</i> , <i>Oblada melanura</i> , <i>Chromis chromis</i> , <i>Genypterus nuchipinnis</i> , <i>Pegusa spp</i>
28	Dém G prédict	<i>Cephalopholis taeniops</i> , <i>Epinephelus aeneus</i> , <i>E. fasciatus</i> , <i>E. goorensis</i> , <i>E. caninus</i> , <i>E. marginatus</i> , <i>Milucus pollii</i> , <i>M. senegalensis</i> , <i>Pagrus caeruleostictus</i> , <i>P. caeruleostictus</i> , <i>P. pagrus</i>
29	Dém G inv	<i>Dactylopterus volitans</i> , <i>Echenes naucrates</i> , <i>Sparisoma auratae</i> , <i>Umbrina canariensis</i>
30	Dém M prédict	<i>Aulopus audehati</i> , <i>Chelidonichthys lucerna</i> , <i>Dentex macrophthalmus</i> , <i>D. macrocephalus</i> , <i>Lophiodes kempfi</i> , <i>Priacanthus arenatus</i> , <i>Rypticus sephenaceus</i> , <i>Scorpaena elongata</i> , <i>Seiranus cabrilla</i> , <i>Sphoeroides pacificus</i> , <i>Trachinophorus myops</i> , <i>Trachinus armatus</i> , <i>Zenopsis conchifer</i>
31	Dém M inv	<i>Mugil curema</i> , <i>Bairistes carolinensis</i> , <i>B. punctatus</i> , <i>B. vetula</i> , <i>Boops boops</i> , <i>Cheilodipterus schmidti</i> , <i>C. lastoviza</i> , <i>Pagellus bellottii</i> , <i>Plectorhinchus mediterraneus</i> , <i>Pseudupeneus prayensis</i> , <i>Scarus hoeftii</i> , <i>Xyrichtys novacula</i>
32	Dém P prédict	<i>Antennarius pardalis</i> , <i>Apogon imberbis</i> , <i>Amoglossus imperialis</i> , <i>Bembrops heterurus</i> , <i>Chlorophthalmus agassizii</i> , <i>Pontinus accraensis</i> , <i>Solidus griseus</i> , <i>Uranoscopus polli</i>
33	Dém P inv	<i>Antigonion capros</i> , <i>Ariomma bondi</i> , <i>Chilomycterus spinosus</i> , <i>Chromis caderati</i> , <i>Sargocentron hastatum</i> , <i>Sphoeroides spengleri</i> , <i>Sphoeroides hispidus</i> , <i>Synchiropus phaeon</i>
34	Bathy G prédict	<i>Alepocephalus rostratus</i> , <i>Bathysaurus ferox</i> , <i>Epigonius telescopus</i> , <i>Gempylus serpens</i> , <i>Helicolenus dactylopterus</i> , <i>Hoplostethus mediterraneus</i> , <i>Lepidocybium flavobrunneum</i> , <i>Lophius vaillantii</i> , <i>Nemichthys scolopaceus</i> , <i>Polyprion americanus</i> , <i>Pontinus kuhli</i>
35	Bathy P prédict	<i>Aristostomias xenostoma</i> , <i>Astronesthes spp</i> , <i>Chauliodus schmidti</i> , <i>Eustomias spp</i> , <i>Sternopyxx spp</i> , <i>Stomias affinis</i> , <i>S. lamprolepis</i>
36	Bathy PN inv	<i>Ariommna melanum</i> , <i>Bathygadus melanobranchus</i> , <i>Bathymicrops regis</i> , <i>Bathymicrops regis</i>
37	Mésopélagiques	<i>Myctophidae divers</i> , <i>Benthosema glaciale</i> , <i>Cyclothona spp</i> , <i>Diaphus spp</i>

Tableau 7. Source du régime alimentaire des poissons, et pourcentage de poissons indéterminés dans le régime alimentaire (% indét.).

Espèce	Source	Localisation		Remarques	% indét.
5. Sélaçiens G prof					
<i>Carcharhinus altimus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA; Côte Atlantique			
<i>Centrophorus granulosus</i>	(Ebert <i>et al.</i> , 1992; Cortés, 1999)	général			7
<i>Centroscyllium fabricii</i>	(Ebert <i>et al.</i> , 1992)	Afrique du sud, côte ouest)			63
<i>Centroscyllium coelolepis</i>	(Ebert <i>et al.</i> , 1992)	Afrique du sud, côte ouest)			10
<i>Isurus oxyrinchus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA, côte est			9
<i>Prionace glauca</i>	(Harvey, 1989)	USA, Monterey Bay, Californie			2
<i>Raja clavata</i>	(Ajayi, 1982); poissons tiré de (Capapé, 1977)	UK, South Wales			10
<i>Sphyraena zygaena</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA, Cap Hatteras			23
					5
6. Sélaçiens G côtiers					
<i>Rhinoptera bonasus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	nord de Cap Hatteras			
<i>Aetobatus narinari</i>	(Randall, 1967)	Puerto Rico			
<i>Carcharhinus signatus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA; Côte Atlantique			
<i>Carcharhinus brachyurus</i>	(Smale, 1991)	Afrique du sud, côte est du cap			
<i>Carcharhinus limbatus</i>	(Dudley et Cliff, 1993)	Afrique du Sud, Natal			1
<i>Glaucostegus cuvier</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA, nord-ouest Atlantique			1
<i>Gymnura altavela</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA, Cap Hatteras			
<i>Gymnophostoma cirratum</i>	(Cortés, 1999)	général			
<i>Mustelus mustelus</i>	(Cortés, 1999)	Egypte, Méditerranée			
<i>Torpedo marmorata</i>	(Abdel-Aziz, 1994)	USA, nord-ouest Atlantique			
<i>Alopias vulpinus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA, nord-ouest Atlantique			
<i>Alopias superciliosus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	Méditerranée			
		Afrique du Sud			10
		Afrique du Sud			8
7. Sélaçiens M prof					
<i>Etmopterus spinax</i>	(MacPherson, 1980)				
<i>Galeus polli</i>	(Ebert <i>et al.</i> , 1996)				
<i>Squalus megalops</i>	(Ebert <i>et al.</i> , 1992)				
8. Sélaçiens M côtiers					
<i>Raja straeleni</i>	Fishbase	qualitative			
<i>Torpedo torpedo</i>	(Abdel-Aziz, 1994)	Egypte, Méditerranée			
9. Thons majeurs		semi-quantitative			
<i>Katsuwonus pelamis</i>	(Roger, 1993)	Mozambique, 1989			
<i>Thunnus alalunga</i>	WA85; (Ramos <i>et al.</i> , 1995)	Iles Canaries, 1988-91			
<i>Thunnus alalunga</i>	(Ortiz de Zarate, 1987)	Golfe de Gascogne, 1986			
<i>Xiphias gladius</i>	(Iverson, 1962)	Oregon-Washington, 1968			
<i>Xiphias gladius</i>	(Moreira, 1990)	large du Portugal			
	(Orsi Relini <i>et al.</i> , 1995)	Mer Ligurienne			
10. Thons mineurs					
<i>Auxis thazard thazard</i>	(Blaber <i>et al.</i> , 1990)	Iles Solomon			
<i>Euthynnus alleteratus</i>	(Randall, 1967)	Puerto Rico			
<i>Euthynnus alleteratus</i>	(Bowman <i>et al.</i> , 2000)	USA, Cap Hatteras			
					33

Tableau 7. Continuation.

	Espèce	Source	Localisation	Remarques	% indét.
11. Côtiers pél G prédat					
<i>Pomatomus saltatrix</i>	(Buckel et Conover, 1997)		USA, estuaire de la rivière Hudson		15
<i>Sphyraena guachancho</i>	(Sierra <i>et al.</i> , 1994)		Cuba, sud-ouest		36
<i>Caranx cryos</i>	(Randall, 1967)		Puerto Rico et Iles Vierges		
<i>Caranx hippos</i>	(Kwei, 1978)		Ghana		
<i>Seriola dumerili</i>	(Andaloro et Pipitone, 1997)		Méditerranée		5
12. Côtiers pél P inv					
<i>Engraulis encrasicolus</i>	(Tudela et Palomera, 1997)				
<i>Hemiramphus brasiliensis</i>	(Randall, 1967)		Puerto Rico et Iles Vierges		
<i>Ilisha africana</i>	(King, 1993)		Nigéria, estuaire Qua Iboe		
<i>Sardinella aurita</i>	(Nieland, 1982)		Sénégal		
<i>Sardinella maderensis</i>	(Nieland, 1982)		Sénégal		
13. Ethmalose					
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	Bainbridge 1957 in (Charles-Dominique, 1982)				
14. Pél G prédat					
<i>Megalops atlanticus</i>	(Sierra <i>et al.</i> , 1994)		Cuba, sud-est		25
<i>Coryphaena hippurus</i>	(Palko <i>et al.</i> , 1982)		USA, Caroline du nord		15
15. Pél P inv					
<i>Synagrops microlepis</i>	Fishbase				
<i>Decapterus punctatus</i>	(Randall, 1967)				
<i>Scomber japonicus</i>	(Mendo, 1984)				
16. Bars					
<i>Pseudotolithus elongatus</i>	(Longhurst, 1957)		Sierra Leone		
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	Fishbase et (Troedec, 1971)				
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	(Anyanwu et Kusemiju, 1990b)		qualitative		
<i>Pseudotolithus senegalensis</i>	(Tientcheu et Djama, 1994)		qualitative		
<i>Pseudotolithus typus</i>	(Anyanwu et Kusemiju, 1990b)		Lagos, Nigéria		
<i>Pseudotolithus typus</i>	(Tientcheu et Djama, 1994)		Cameroun		
<i>Pseudotolithus typus</i>	(Anyanwu et Kusemiju, 1990a)		Lagos, Nigéria		
17. Gros capitaine					
<i>Polydactylus quadrifilis</i>	Fishbase		Cameroun		
18. Côtiers G prédat					
<i>Lutjanus spp</i>	(Arreguin-Sánchez, 1996)		qualitative		
<i>Ephippion guttifer</i>	Fishbase				
<i>Epinephelus itajara</i>	(Randall, 1967)		Puerto Rico et Iles Vierges		
<i>Trichiurus lepturus</i>	(Meyer et Smale, 1991a)		S. Africa, South coast		
19. Côtiers M prédat					
<i>Batrachoides liberiensis</i>	Fishbase		général		
<i>Naucrates ductor</i>	Fishbase		général		

Tableau 7. Continuation.

Espèce	Source	Localisation	Remarques	% indét.
20. Mâchoirons <i>Arius laeviscutatus</i>	(Longhurst, 1957)	Sierra Leone	qualitative	17
21. Disques <i>Drepane africana</i>	Fishbase (Longhurst, 1957)	général Sierra Leone quantitative	qualitative	
22. Mulets <i>Chaetodipterus lippei</i>	Fishbase (Randall, 1967)	général Puerto Rico et Iles Vierges		
<i>Acanthurus monroviae</i>	Fishbase (Randall, 1967)	général		
<i>Alluterus schoepfii</i>	Fishbase (Randall, 1967)	général		
<i>Liza dumerili</i>	Fishbase (King, 1988)	général		
<i>Liza falcipinnis</i>	Fishbase (King, 1988)	général		
<i>Liza grandisquamis</i>	Fishbase (Anato et Ktari, 1983)	général		
<i>Mugil bananensis</i>	Fishbase (Anato et Ktari, 1983)	Golfe de Tunis		
<i>Sarpa salpa</i>	(Onyia, 1973)	Lagos, Nigeria	qualitative	8
23. Petit capitaine <i>Galeoides decadactylus</i>	(Onyia, 1973)	Sierra Leone	quantitative	
24. Côtiers M inv <i>Cynoglossus senegalensis</i>	(Longhurst, 1957) (Sala et Ballesteros, 1997)	Medes Is. Marine Reserve, NE Spain Sierra Leone river	qualitative	
<i>Dipodus puntazzo</i>	(Longhurst, 1957)	général		
<i>Pomadasys jubellini</i>	Fishbase Fishbase	général		
25. Côtiers P préd <i>Monodactylus sebae</i>	Fishbase Pteroscion pelli	général		
26. Capitaine royal <i>Pentanemus quinquebarbus</i>	Fishbase	général		
27. Côtiers P inv <i>Abudafur sexatilis</i>	(Randall, 1967)	Puerto Rico et Iles Vierges		
<i>Abudafur taurus</i>	(Randall, 1967)	Puerto Rico et Iles Vierges		
<i>Chromis chromis</i>	(Dulcic, 1996)	East Adriatic		
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>	(Randall, 1967)	Puerto Rico et Iles Vierges		
28. Dém G préd		Algérie Afrique du sud Mauritanie Portugal		
<i>Epinephelus marginatus</i>	(Derbal et Kara, 1996)	19		
<i>Merluccius paradoxus</i>	(Payne et Punt, 1995)	11		
<i>Pagrus caeruleostictus</i>	(Dia <i>et al.</i> , 2000)	1		
<i>Zeus faber</i>	(Silva, 1999)	17		

Tableau 7. Continuation.

Espèce	Source	Localisation	Remarques
			% indét.
29. Dém G inv <i>Echeneis naucrates</i> <i>Umbribra canariensis</i>	(Randall, 1967) Fishbase	Puerto Rico et Iles Vierges général	qualitative
30. Dém M préd <i>Pagrus auriga</i> <i>Rypticus saponaceus</i> <i>Spondylisoma cantharus</i> <i>Serranus cabrilla</i>	(Chakroun-Marzouk et Kartas, 1987) (Randall, 1967) (Nejmeddine Bradai <i>et al.</i> , 1998) (Labropoulou et Eleftheriou, 1997)	Tunisie Puerto Rico et Iles Vierges Golfe de Galbes, Tunisie Grèce, Crète nord	2
31. Dém M inv <i>Balistes vetula</i> <i>Boops boops</i> <i>Bothus podas</i> <i>Xyrichtys novacula</i>	(Randall, 1967) (Anato et Ktari, 1983) (Schintu <i>et al.</i> , 1994) (Randall, 1967)	Puerto Rico et Iles Vierges Golfe de Tunis Méditerranée Puerto Rico et Iles Vierges	% nombre qualitative
32. Dém P préd <i>Antennarius pardalis</i> <i>Antennarius striatus</i> <i>Argoglossus laterna</i> <i>Argoglossus thori</i> <i>Chlorophthalmus agassizi</i>	Fishbase (Randall, 1967) (Gibson et Ezzi, 1987) (Deniel, 1975) (Bowman <i>et al.</i> , 2000)	général Puerto Rico et Iles Vierges UK Ecosse Baie de Douarnenez USA, Banc de Georges	qualitative
33. Dém P inv <i>Syacum micrum</i> <i>Chilomycterus spinosus</i>	Fishbase Fishbase	général général	50
34. Bathy G préd <i>Alepocephalus rostratus</i> <i>Alepocephalus rostratus</i> <i>Helcolenus dactylopterus</i> <i>Maiacocephalus laevis</i> <i>Gymnophius serpens</i> <i>Lepidocybium flavobrunneum</i>	(Carrasson et Matallanas, 1998) (Carrasson et Matallanas, 1998) (Meyer et Smale, 1991b) (Carvalho, 1981) Fishbase Fishbase	Espagne mer Catalane Espagne mer Catalane Afrique du sud, côte ouest Portugal général général	semi-quant.
35. Bathy P préd <i>Astronesthes niger</i> <i>Neadolotus tripes</i> <i>Evermannella balbo</i> <i>Borostomias elucens</i> <i>Sternopyx pseudobscura</i> <i>Sternopyx diaphana</i> <i>Sternopyx diaphana</i>	Fishbase Fishbase Fishbase Fishbase (Hopkins et Baird, 1985) (Hopkins et Baird, 1985) (Kinzer et Schulz, 1988)	général général général général Golfe du Mexique est Golfe du Mexique est Atlantique nord	18 12

Tableau 7. Continuation.

Espèce	Source	Localisation	Remarques	% indéf.
36. Bathy PM inv				
<i>Lamprogrammus exutus</i>	Fishbase			
<i>Malacocephalus occidentalis</i>	Fishbase			
<i>Nezumia aequalis</i>	(Carrasson et Matallanas, 1989)			
<i>Pterothrius belluci</i>	Fishbase	Méditerranée ouest		
<i>Trigla lyra</i>	(MacPherson, 1979)	général		
<i>Bathypterois dubius</i>	(Saldanha, 1988) et Fishbase	Méditerranée		
		N. Atlantique, au large de la Manche	qualitative	
<i>Serrivomer beani</i>	Fishbase			
<i>Radilicephalus elongatus</i>	Fishbase			
<i>Diretmichthys parini</i>	Fishbase			
<i>Aldrovandia gracilis</i>	Fishbase			
<i>Aldrovandia oleosa</i>	Fishbase			
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	(Duka, 1986)	Golfe de Guinée	qualitative	
37. Méso pélagiques				
<i>Argyropelecus affinis</i>	Fishbase			
<i>Argyropelecus hemigymnus</i>	(Hopkins et Baird, 1985)	Eastern Gulf of Mexico		
<i>Argyropelecus sladeni</i>	Fishbase			
<i>Bonapartia pedaliota</i>	Fishbase			
<i>Benthosema glaciale</i>	Fishbase			
<i>Cyclothona brasiliensis</i>	Fishbase			
<i>Cyclothona microdon</i>	(Mauchline et Gordon, 1983)	North Atlantic		
<i>Cyclothona pallida</i>	(Mauchline et Gordon, 1983)	North Atlantic		
<i>Gonostoma atlanticum</i>	(Mauchline et Gordon, 1983)	North Atlantic		
<i>Lobianchia dorleini</i>	Fishbase	général		
<i>Vinciguerria nimbaria</i>	(N'goran et Pagano, 1999)	Atlantique est, tropiques		
<i>Xenodermichthys copei</i>	(Mauchline et Gordon, 1983)			

Tableau 8. Composition alimentaire des groupes fonctionnels du modèle 1998 équilibré. Les pourcentages de la matrice originale sont en italique sur la deuxième ligne d'une cellule.

	Proies \ Prédat.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	Baleines	-	-	-	-	-	0.001	0.001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	Dauphins	-	-	-	-	-	0.002	0.003	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
3	Tortues	-	-	-	-	-	0.005	0.005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
4	Oiseaux	-	-	-	-	-	0.015	0.024	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
5	Sélaciens L prof	-	-	-	-	-	0.002	0.002	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
6	Sélaciens L côtiers	-	-	-	-	-	0.006	0.012	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
7	Sélaciens M prof	-	-	-	-	-	0.010	0.020	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8	Sélaciens M côtiers	-	-	-	-	-	0.006	0.020	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
9	Thons majeurs	-	-	-	-	-	0.021	0.034	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
10	Thons mineurs	-	-	-	-	-	0.010	0.015	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
11	Côtier pel L pred	0.030	0.010	-	0.012	0.097	0.026	0.080	0.167	0.080	0.188	0.440	0.040	-	0.070	0.020	0.115	-	0.135	0.060	-	
12	Côtier pel S inv	0.033	0.010	-	0.080	0.051	0.120	0.126	0.020	0.099	0.030	0.477	0.040	-	0.070	0.028	0.119	0.010	0.165	0.056	0.040	
13	Ethmalose	-	0.006	-	0.076	0.039	-	-	0.020	-	0.039	0.016	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
14	Pel L pred	-	0.013	-	0.031	0.031	-	0.010	0.080	-	0.020	0.050	-	-	-	0.030	-	-	-	-	-	
15	Pel S inv	0.033	0.011	-	0.100	0.054	0.040	-	0.082	0.224	0.260	0.020	-	-	-	0.295	-	-	-	-	-	
16	Bars	-	0.013	-	0.072	-	0.010	0.060	-	0.010	0.050	-	-	-	-	-	0.010	-	0.030	-	-	
17	Gros capitaine	-	-	-	-	0.010	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.010	-	-	-	-	-	
18	Côtier L pred	-	-	-	-	0.001	-	0.010	-	0.007	-	0.030	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
19	Côtier M pred	-	-	-	-	0.008	-	-	-	0.007	-	0.008	-	-	-	0.002	-	-	-	0.070	0.007	
20	Mâchoiron	-	-	-	-	0.015	-	-	-	0.011	-	0.016	-	-	-	0.020	0.070	0.04	-	-	-	
21	Disques	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.002	-	-	-	0.015	0.070	0.013	-	-	-	
22	Mulet	-	0.005	-	0.069	-	0.010	-	0.050	-	0.080	-	-	-	-	0.021	0.070	0.025	0.009	0.070	0.030	
																0.015	0.019	0.010	0.015	0.009	0.050	

Tableau 8. Continuation.

Tableau 8. Continuation.

	Proies \ Prédateurs	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
1	Baleines	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	Dauphins	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
3	Tortues	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
4	Oiseaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
5	Sélaciens L prof	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
6	Sélaciens L côtiers	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
7	Sélaciens M prof	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8	Sélaciens M côtiers	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
9	Thons majeurs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
10	Thons mineurs	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
11	Côtier pel L pred	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
12	Côtier pel S inv	-	0.03	0.1	0.167	0.000	0.040	-	0.060	-	-	-	-	-	0.020	0.1	-	0.051	-	0.028	-	
13	Ethmalose	-	0.03	0.1	0.167	0.000	0.000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
14	Pel L pred	-	-	-	-	-	-	-	0.008	0.055	0.010	-	0.050	-	-	-	-	-	0.030	-	-	
15	Pel S inv	-	-	-	-	-	-	-	0.045	-	-	-	0.025	-	-	-	-	-	0.030	-	0.055	
16	Bars	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
17	Gros capitaine	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
18	Côtier L pred	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
19	Côtier M pred	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
20	Mâchoiron	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
21	Discues	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
22	Mullets	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.020	-	
23	Petit capitaine	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
24	Côtier M inv	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
25	Côtier S pred	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
26	Capitaine royal	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
27	Côtier S inv	-	0.03	0.1	0.100	0.000	0.020	-	0.154	-	0.070	-	-	-	-	-	-	-	0.010	-	0.028	
28	Dem L pred	-	-	-	-	-	-	0.167	-	0.010	-	0.254	0.175	-	0.010	-	-	-	-	-	-	
29	Dem L inv	-	-	-	-	-	-	-	-	0.033	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
30	Dem M pred	-	-	-	-	-	-	-	-	0.103	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
31	Dem M inv	-	-	-	-	-	-	-	-	0.040	-	0.020	-	-	-	-	-	-	-	-		
32	Dem S pred	-	-	-	-	-	-	-	-	0.030	-	-	0.030	-	-	0.030	-	-	0.000	-		
33	Dem S inv	-	-	-	-	-	-	-	-	0.030	0.000	0.030	-	0.018	0.100	-	0.170	-	0.010	-		
34	Bathy L pred	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.022	0.050	-	0.010	-	0.028		
35	Bathy P pred	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.050	0.060	-	0.030	-		
		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.039	-	-	-	-		

Tableau 8. Continuation.

Le nom des groupes génériques des poissons suivra généralement la convention suivante: le premier terme définit l'habitat (ex. démersal, pélagique ou côtier pél.), le deuxième leur taille (Petit, Moyen ou Grand), et le troisième leur régime alimentaire (prédateurs ou invertébrés).

La mortalité naturelle (M) a été calculée en utilisant l'équation empirique de Pauly (1980): $M = K^{0.65} \cdot L_{\infty}^{-0.279} \cdot T^{0.463}$ où K et L_{∞} (cm) sont les paramètres de la courbe de croissance de l'équation de von Bertalanffy, T est la température moyenne annuelle de l'eau en Celsius (égale à 28°C dans les eaux guinéennes). Le ratio annuel P/B (Production par unité de biomasse) est généralement égale à la somme des mortalités naturelle et par la pêche (F; Allen, 1971). Les données de croissance proviennent en général des données compilées dans Fishbase (Froese et Pauly, 2000). Parmi les diverses données de croissance disponibles pour chaque espèce, nous avons préféré les données locales ou à défaut de la région. Les équations retenues devaient en outre être basées sur un large éventail de longueurs afin d'éviter un biais dans l'estimation des paramètres.

La consommation par unité de biomasse (Q/B) est dérivée de l'équation empirique de Palomares et Pauly (1989): $Q/B = 10^{6.37} \cdot 0.0313 \cdot T \cdot W_{\infty}^{-0.168} \cdot 1.38^P \cdot 1.89^H$ où W_{∞} est le poids individuel asymptotique en grammes, T est la température moyenne annuelle de l'eau modifiée d'après l'équation suivante: $T = 1000/(T^0 C + 273.1)$, P est égal à 1 pour les poissons prédateurs et planctonophages et 0 pour les autres, H est égal à 1 pour les herbivores et 0 pour les carnivores. Les valeurs de Q/B ainsi obtenues sont listées au Tableau 9.

La biomasse des poissons côtiers et démersaux a été tirée des données de campagnes expérimentales de chalutage effectuées sur le plateau de Guinée à des profondeurs de moins de 40 m entre 1985-1998. A titre de première évaluation, un indice de rétention du chalut a été fixé pour les divers groupes en fonction de leur capturabilité d'après l'expérience personnelle de F. Domain (CNSHB, Conakry, Guinée) (Tableau 10). La biomasse est la somme des biomasses calculées par strates de profondeur divisée par l'indice de rétention: $B = 3 \text{capt}_p \cdot \text{prop}_p / \text{rétention} \cdot n_{\text{stat}}_p$ où B est la biomasse d'une espèce pour l'ensemble de la région étudiée en $t \cdot km^{-2}$; capt_p est la biomasse capturée dans la strate de profondeur p en $t \cdot km^{-2}$; n_{stat}_p est le nombre de traits de chaluts effectués dans la strate de profondeur p; prop_p est le ratio surface de strate sur la surface totale de la région considérée pour le modèle; la rétention est la probabilité que le poisson puisse être capturé et retenu dans le chalut et varie entre 0.1 et 0.8. Ces valeurs ont été fixées arbitrairement à la lumière des observations de François Domain (comm. pers.).

Les poissons démersaux sont bien entendu sous échantillonnés par ces campagnes. Pour compenser, nous nous sommes servi de la biomasse de poissons capturés dans la zone 40-200 m de profondeur en 1992 pour établir la borne supérieure de la biomasse en 1998 (Tableau 10). La biomasse présente dans les strates de grande profondeur, 200-500 m et >500 m (prop_{200} et prop_{500} au Tableau 10), a été fixée à 0, 20 % ou 50 % de la strate 40-200 m, en fonction de la l'habitat préféré des espèces de chaque groupe fonctionnel. La biomasse de 1998 serait donc la somme de la biomasse des strates 0-40 m et 40-200 m plus l'extrapolation des strates plus profondes. Cette dernière est la biomasse de la strate 40-200 m multipliée par la proportion de biomasse présente (prop_{200} et prop_{500}) et le ratio de la strate en question par rapport la surface totale de la zone à l'étude. Nous avons toutefois été plus conservateurs pour les sélaciens pour lesquels nous avons accepté la biomasse minimale comme première estimation.

Sélaciens G prof

Ce groupe comprend les grandes espèces de raies et requins qui se trouvent sur le plateau et au large, dans les eaux de grandes profondeurs. La taille maximale de ces espèces varie entre 80 et 2000 cm. La mortalité naturelle (=P/B) et Q/B ont été estimés à 0.29 et 4.8 an^{-1} respectivement. Ces valeurs semblent un peu élevées mais les espèces pour lesquelles nous disposons de données de croissance sont plutôt de grande taille (Longueur maximale, L_{\max} (cm)=603 cm) comparé à l'ensemble du groupe ($L_{\max}=305$ cm). La biomasse aux profondeurs 40-200 m est estimée à $0.037 t \cdot km^{-2}$ et pourrait être aussi élevée que $0.06 t \cdot km^{-2}$. Les sélaciens de ce groupe se nourrissent principalement de crustacés (20 %), céphalopodes (17 %), poissons pélagiques et démersaux (54 % répartis en 20 groupes fonctionnels).

Sélaciens G côtiers

Ce groupe comprend les grandes espèces de raies et requins côtiers dont la taille maximale est de plus de 100 cm. Une exception, *Leptocharias smithii*, atteint 82 cm. La biomasse est estimée à $0.05 t \cdot km^{-2}$. La

mortalité naturelle et Q/B ont été estimés à 0.26 an^{-1} et 4.3 an^{-1} respectivement. F (0.09 an^{-1}) est égal au ratio capture/biomasse (C/B), ce qui donne un P/B de 0.34 an^{-1} . Le régime alimentaire de ce groupe est très diversifié et inclut mammifères marins (2.5 %), tortues (0.6 %) et oiseaux (0.02 %). Leur nourriture est toutefois dominée par les céphalopodes (17 %), benthos (18 %) et divers poissons (53 % répartis en 31 groupes fonctionnels).

Sélaciens M prof

Les sélaciens M prof regroupe des espèces dont les tailles maximales sont de moins de 100 cm (30-100 cm). Ce groupe de 10 espèces est représenté par *Raja miraletus*, la seule pour laquelle nous avons des données de croissance. La biomasse particulièrement élevée pour la strate 1992 est également due à *R. miraletus* uniquement et nous semblait trop élevée par rapport aux groupes. La mortalité naturelle (=P/B) a été estimée à 0.42 an^{-1} . Q/B a été estimée à 7.99 an^{-1} . La composition du bol alimentaire est dominée par les céphalopodes (22 %) et divers poissons (53 %).

Sélaciens M côtiers

Les sélaciens M côtiers sont de petites espèces de moins de 80 cm. Ce groupe est représenté par la torpille ocellée (*Torpedo torpedo*) pour laquelle la mortalité naturelle est estimée à 0.39 an^{-1} , et Q/B à 7.99 an^{-1} . La mortalité par la pêche (F) a été fixée à 0.19 an^{-1} ($=M^*0.5$) ce qui mène à un P/B de 0.58 an^{-1} . Le régime alimentaire est constitué de benthos (7.7 %), crustacés (7.7 %), céphalopodes (3.8 %) et de petits poissons côtiers (48 %).

Thons majeurs

Ce groupe est constitué de thons d'importance commerciale et de grande taille comme le thon obèse (*Thunnus obesus*), le germon (*T. alalunga*), l'albacore (*T. albacares*) mais aussi d'espèces semblables comme l'espadon (*Xiphias gladius*). La mortalité par la pêche ($F=0.42 \text{ an}^{-1}$), basée sur les estimés de l'ICCAT (Tableau 11), suppose que le rapport des captures et biomasses de ces espèces est la même que dans l'ensemble de la distribution des espèces. La somme de F et M ($M=0.52 \text{ an}^{-1}$) porte le P/B à 0.94 an^{-1} . Q/B est estimé à 4.85 an^{-1} . Les thons se nourrissent principalement de céphalopodes (20 %) et d'une myriade de petits poissons (73 %).

Thons mineurs

Le groupe des thons mineurs est constitué de thons plus petits et plus côtiers que le groupe précédent. Leur taille maximale est inférieure à 130 cm. La mortalité naturelle est estimée à 0.75 an^{-1} . Nous avons supposé que le ratio F/M serait le même que celui des thons majeurs ce qui donne une valeur de F de 0.77 an^{-1} et porte P/B à 1.52 an^{-1} . Q/B est estimé à 6.6 an^{-1} . Ces poissons se nourrissent principalement de petits poissons côtiers (60 %), et de céphalopodes (19 %).

Côtiers pélagiques G prédateurs

Ce groupe comprend des poissons pélagiques d'une grande variété de tailles (50-200 cm) rencontré surtout près de la côte. *Selene dorsalis* a été inclue malgré sa petite taille ($L_{\max}=38 \text{ cm}$) pour éviter de lui créer un groupe à part. P/B ($=0.93 \text{ an}^{-1}$) est la somme des mortalités naturelle ($=0.72 \text{ an}^{-1}$) et par la pêche ($=0.3 \cdot M=0.21 \text{ an}^{-1}$). Nous n'avons pas d'estimé fiable de biomasse pour ce groupe. Le régime alimentaire de ce groupe se compose principalement de petits pélagiques côtiers (49 %) et de céphalopodes (19 %).

Côtiers pélagiques P invertébrés

Les petits pélagiques côtiers sont ont une taille maximale ne dépassant pas 60 cm. Ils sont représentés par les sardinelles l'anchois, et l'aloise rasoir (*Ilishia africana*). La biomasse estimée par chalutage s'élève à $1.7 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Le P/B ($=2.27 \text{ an}^{-1}$) est égal à la somme de M ($=1.52 \text{ an}^{-1}$) et F, fixé à la moitié de M. Ces poissons se nourrissent de zooplancton (40 %), phytoplancton (21 %) et de détritus (19 %).

Tableau 9. Paramètres du modèle de 1998 équilibré. Les paramètres en gras ont été estimés par le modèle. P/Q est le ratio production/consommation.

	Groupe fonctionnel	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q
1	Baleines	3.98	0.031	0.02	4.65	0.545	0.004
2	Dauphins	4.72	0.062	0.07	12.12	0.390	0.006
3	Tortues	2.18	0.150	0.15	3.50	0.500	0.043
4	Oiseaux	3.77	0.000	0.30	85.66	0.361	0.004
5	Sélaciens G prof	4.55	0.025	0.29	4.83	0.500	0.060
6	Sélaciens G côtiers	4.12	0.050	0.34	4.33	0.896	0.079
7	Sélaciens M prof	4.49	0.053	0.42	7.99	0.500	0.053
8	Sélaciens M côtiers	4.12	0.066	0.58	7.99	0.500	0.073
9	Thons majeurs	4.48	0.006	0.94	4.85	0.500	0.194
10	Thons mineurs	4.18	0.030	1.34	6.60	0.577	0.203
11	Côtiers Pél G préd	4.07	0.060	0.93	9.51	0.960	0.098
12	Côtiers Pél P inv	2.85	1.100	2.27	12.04	0.904	0.189
13	Ethmalose	2.52	0.506	1.29	13.51	0.950	0.095
14	Pél G préd	4.10	0.043	0.72	7.49	0.950	0.096
15	Pél P inv	3.21	0.360	1.87	10.25	0.988	0.182
16	Bars	3.96	0.180	0.97	8.37	0.939	0.116
17	Gros capitaine	4.07	0.012	0.98	5.57	0.991	0.176
18	Côtier P préd	3.98	0.120	0.47	6.56	0.865	0.072
19	Côtier M préd	3.60	0.032	0.67	11.87	0.950	0.056
20	Mâchoirons	3.69	0.150	0.83	8.32	0.959	0.100
21	Disques	3.35	0.053	0.76	10.37	0.881	0.073
22	Mulets	2.32	0.323	1.09	13.00	0.950	0.084
23	Petit capitaine	3.82	0.045	1.17	9.01	0.926	0.130
24	Côtiers M inv	3.26	0.160	1.40	9.94	0.996	0.141
25	Côtiers P préd	3.78	0.051	1.78	11.83	0.901	0.150
26	Capitaine royal	3.87	0.053	1.37	11.70	0.950	0.117
27	Côtiers P inv	2.92	0.500	1.60	11.60	0.975	0.138
28	Dém G préd	3.89	0.055	0.59	7.33	0.844	0.080
29	Dém G inv	3.13	0.024	0.71	6.12	0.950	0.116
30	Dém M préd	3.98	0.101	1.01	9.89	0.950	0.102
31	Dém M inv	3.26	0.208	0.75	11.47	0.950	0.065
32	Dém P préd	3.81	0.083	1.96	12.08	0.950	0.162
33	Dém P inv	3.17	0.580	1.06	9.30	0.950	0.114
34	Bathy G préd	4.10	0.040	0.71	5.81	0.950	0.122
35	Bathy P préd	3.75	0.411	0.80	6.38	0.950	0.125
36	Bathy PM inv	3.56	1.143	0.37	4.70	0.950	0.079
37	Mésopélagiques	3.23	3.360	2.72	9.50	0.299	0.286
38	Céphalopodes	3.99	0.589	2.50	10.00	0.950	0.250
39	Crustacés	2.97	2.691	5.50	20.00	0.950	0.275
40	Benthos	2.17	59.346	1.80	25.00	0.740	0.072
41	Zool G	2.82	2.598	10.00	50.00	0.800	0.200
42	Zool P	2.00	14.945	40.00	200.00	0.600	0.200
43	Producteurs primaires	1.00	49.000	84.00	-	0.670	-
44	Détritus	1.00	290.000	-	-	0.476	-

Ethmalose

L'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata*) est un poisson pélagique côtier d'importance commerciale, dont la taille maximale atteint 45 cm. Puisqu'il se trouve en estuaire pendant une partie de l'année, seuls les échantillonnages d'automne ont été utilisés pour calculer la biomasse qui s'élève à 0.11 t·km⁻². La valeur de P/B est estimée à 1.29 an⁻¹ (F=M=0.65 an⁻¹). L'ethmalose se nourrit de principalement d'organismes planctoniques.

Pélagiques G prédateurs

Les grands prédateurs pélagiques regroupent les espèces dont la taille moyenne est d'au moins 100 cm (300 cm en moyenne). Ils sont représentés par *Coryphaena equiselis*, *C. hippurus*, et *Megalops atlanticus* pour lesquels nous disposons de données de croissance. P/B est égal à M, soit 0.72 an^{-1} . Ces espèces se nourrissent principalement de petits pélagiques (29.5 %) et de crustacés (37.5 %).

Tableau 10. Indice de rétention, biomasse estimée dans la strate 0-40 m, et procédure d'extrapolation pour la zone profonde utilisée pour estimer la borne supérieure de la biomasse de 1998. Les biomasses sont exprimées en fonction de la surface totale de l'aire étudiée. Prop200 et prop500 sont la proportion de la biomasse de la strate 40-200 m que nous estimons être présente dans la strate de profondeur 200-550 m et plus de 500 m respectivement.

No	Groupe	Rétention	Biomasse 0-40 m		Biom 1992 40-200 m (t·km ⁻²)	Procédure d'extrapolation		Biom. Totale 1998 (t·km ⁻²)
			1985 (t·km ⁻²)	1998 (t·km ⁻²)		prop200 *	prop500 **	
5	Sélaciens G prof	0.01	0.000	0.0000	0.038	1.0	1.0	0.059
6	Sélaciens G côtiers	0.50	0.337	0.0500	0.014	0.0	0.0	0.065
7	Sélaciens M prof	0.01	0.000	0.0000	0.860	0.5	0.2	0.965
8	Sélaciens M côtiers	0.01	0.008	0.0014	0.003	0.0	0.0	0.004
9	Thons majeurs	0.01	0.000	0.0000	0.000	-	-	0.000
10	Thons mineurs	0.10	0.041	0.0300	0.00003	0.0	0.0	0.030
11	Côtiers pél G pred	0.30	0.886	0.6570	0.013	0.0	0.0	0.670
12	Côtiers pél P inv	0.10	1.397	1.7370	0.000	0.0	0.0	1.738
13	Ethmalose	0.05	0.004	0.1100	0.000	0.0	0.0	0.110
14	Pél G préd	0.10	0.000	0.0000	0.000	-	-	-
15	Pél P inv	0.01	0.407	0.1750	0.289	0.5	0.0	0.469
16	Bars	0.80	0.779	0.4390	0.000	0.0	0.0	0.439
17	Gros capitaine	0.80	0.102	0.0100	0.000	0.0	0.0	0.010
18	Côtiers G préd	0.80	0.120	0.1120	0.019	0.0	0.0	0.132
19	Côtiers M préd	0.80	0.001	0.0000	0.000	0.0	0.0	0.000
20	Mâchoirons	0.80	0.206	0.1640	0.000	0.0	0.0	0.164
21	Disques	0.50	0.183	0.0530	0.000	0.0	0.0	0.053
22	Mulets	0.80	0.136	0.0140	0.538	0.0	0.0	0.552
23	Petit capitaine	0.01	0.196	0.0560	0.000	0.0	0.0	0.056
24	Côtiers M inv	0.80	0.183	0.0760	0.011	0.0	0.0	0.087
25	Côtiers P préd	0.80	0.032	0.0510	0.0006	0.0	0.0	0.052
26	Capitaine royal	0.50	0.161	0.2400	0.000	0.0	0.0	0.240
27	Côtier P inv	0.80	0.191	0.3450	0.087	0.0	0.0	0.433
28	Dém G préd	0.30	0.084	0.0120	0.021	0.5	0.2	0.035
29	Dém G inv	0.70	0.002	0.0002	0.063	0.5	0.2	0.071
30	Dém M préd	0.50	0.053	0.00001	0.082	0.5	0.2	0.092
31	Dém M inv	0.50	0.027	0.0020	0.088	0.5	0.2	0.101
32	Dém P préd	0.50	0.00008	0.00008	0.002	0.5	0.2	0.003
33	Dém P inv	0.50	0.003	0.00002	0.293	0.5	0.2	0.329

Pélagiques P invertébrés

La taille maximale des petits pélagiques ne dépasse pas 65 cm. Le groupe qui inclut les chinchards (*Trachurus*) et le maquereau (*Scomber*). Nous disposons de données de croissance pour 7 des 15 espèces de ce groupe. P/B s'élève à 1.87 , la somme de M ($=0.53 \text{ an}^{-1}$) et de F ($=C/B=0.53 \text{ an}^{-1}$). La biomasse est estimée à 0.17 t·km^{-2} en tenant compte de la strate 0-40 m. Elle pourrait s'élever à 0.47 t·km^{-2} en tenant compte de la strate 40-200 m (Tableau 10). La biomasse du modèle équilibré s'élève à 0.36 t·km^{-2} . Ces espèces se nourrissent principalement de zooplancton (82 %).

Tableau 11. Mortalité par la pêche (F) des thons majeurs inclus dans ce modèle.

Espèces	F retenu	Remarques	Source
<i>T. obesus</i>	0.35	F>0.35; surexploité	(Anonymous, 1999a)
<i>T. albacares</i>	0.40	F=0.6 pour âges 3-4 F=0.35 pour âges 1-2	(Anonymous, 1999d)
<i>K. pelamis</i>	0.75		(Anonymous, 1999b)
<i>T. thynnus</i>	-	F=0.1 pour âges 6-7	(Anonymous, 1998b)
<i>T. thynnus</i>	0.25	F=0.25-0.4 pour âges 8+	(Anonymous, 1998b)
<i>T. alalunga</i>	0.44		(Anonymous, 1998a)
<i>X. gladius</i>	0.30		(Anonymous, 1999c)
moyenne	0.42		

Bars

Les bars sont des poissons benthiques côtiers d'intérêt commercial dont la taille maximale se trouve entre 50-200 cm. Ce groupe est représenté par *Pseudotolithus senegalensis*, *P. typus* et *P. elongatus* pour lesquels nous disposons de données sur la croissance. La biomasse dérivée des campagnes ($=0.44 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$) étant soupçonnée d'être trop élevée, F a été supposé égal à la demie de M ($M=0.64 \text{ an}^{-1}$) au lieu d'utiliser le ratio C/B de 0.21 an^{-1} . P/B s'élève donc à 0.97 an^{-1} . Ce groupe se nourrit principalement de crustacés (71 %) et d'une myriade de poissons côtiers (20 %).

Gros capitaine

Le gros capitaine est benthique et côtier, d'une grande importance commerciale. Ils atteignent une taille maximale de 55 cm. La biomasse dérivée des campagnes de chalutage s'élève à $0.01 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$. P/B est la somme du ratio C/B ($=0.38 \text{ an}^{-1}$) et de M ($=0.6 \text{ an}^{-1}$), soit 0.98 an^{-1} . Ce poisson se nourrit principalement de poissons côtiers (50 %) et de crustacés (50 %).

Côtiers G prédateurs

Les grands côtiers prédateurs sont des espèces benthiques dont la taille maximale est de plus de 75 cm (132 cm en moyenne). Nous disposons de données de croissance pour 6 des 24 espèces incluses dans ce groupe. La biomasse de ce groupe s'élève à $0.11 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$. Nous avons supposé que ce groupe est globalement moins exploité que les autres puisqu'il contient moins d'espèces commerciales. Nous avons donc accepté l'estimation de F obtenu du ratio C/B ($=0.12 \text{ an}^{-1}$). La mortalité naturelle étant estimée à 0.35 an^{-1} , P/B égale 0.47 an^{-1} . Ces poissons se nourrissent de poissons démersaux et pélagiques côtiers (39 %), de céphalopodes (10 %), de crustacés (30 %) et de benthos (17 %).

Côtiers M prédateurs

Ce groupe est un assemblage d'un petit nombre d'espèces benthiques peu connues, dont la taille maximale varie entre 40 et 70 cm. En absence d'information, les valeurs de P/B ($=0.67 \text{ an}^{-1}$) et Q/B ont été copiées du groupe 30 composé d'espèces semblables vivant sur le plateau continental (40-200 m). Leur régime alimentaire se compose de crustacés (33 %), détritus (17 %), et de poissons côtiers (42 %).

Mâchoirons

Les mâchoirons, espèces benthiques et côtières d'importance commerciale atteignent des tailles maximales variant entre 75 et 165 cm. Les données de croissance de ce groupe proviennent d'études effectuées en Guinée (Conand *et al.*, 1995). La biomasse est estimée à $0.16 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$. Le ratio C/B est égal à 0.21 an^{-1} , mais nous avons supposé que ce groupe était fortement exploité et donc fixé F égal à M. La mortalité naturelle étant estimée à 0.42 an^{-1} , P/B s'élève à 0.83 an^{-1} . Les mâchoirons consomment des crustacés (50 %), du benthos (33 %), et divers poissons côtiers (17 %).

Disques

Les disques sont des espèces benthiques et côtières d'une taille maximale de 30-45 cm. Ce groupe est représenté par *Drepane africana* pour lequel nous disposons de données de croissance. La biomasse est estimée à $0.096 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. La valeur de F ($=C/B$) est estimée à 0.096 an^{-1} ; les captures de cette espèce sont très petites par rapport à la biomasse estimée. Nous avons choisi de croire ce ratio étant donné le faible volume des captures. La valeur de M est estimée à 0.66 an^{-1} . Le P/B est donc de 0.83 an^{-1} . Les disques se nourrissent de plancton (31 %), benthos (31 %) et crustacés (31 %).

Mulets

Les mulets sont herbivores benthiques atteignant des tailles maximales d'environ 50 cm. Ils sont représentés par *Liza grandisquamis* et *Sarpa salpa* pour lesquels nous possédons des données de croissance. La biomasse est estimée à $0.01 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ pour la strate 0-40 m. En 1992 seulement, une forte concentration ($0.55 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$) de *Acanthurus monroviae* et *Aluterus schoepfii* dans la zone 40-200 m. F étant fixé à égal à M ($=0.55 \text{ an}^{-1}$), P/B est estimé à 1.09 an^{-1} . Les mulets se nourrissent principalement de plantes (49 %), de détritus (28 %) et divers invertébrés benthiques et pélagiques.

Petit capitaine

Le petit capitaine est une espèce benthique d'importance commerciale atteignant une longueur maximale de 50 cm. La courbe de croissance de cette espèce est tirée des travaux effectués en Guinée (Samba, 1974). La biomasse s'élève à $0.06 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Le ratio C/B est égal à 0.19 an^{-1} , mais nous avons supposé que ce groupe était fortement exploité et donc fixé F égal à M. P/B s'élève donc à 0.97 an^{-1} . Les petits capitaines se nourrissent principalement de crustacés (75 %) et benthos (17 %).

Côtiers M invertébrés

Ces poissons côtiers benthiques atteignent des tailles maximales de 35-110 cm (58 cm en moyenne). Nous disposons de données sur la croissance pour 5 des 14 espèces qui composent ce groupe. F ($=C/B$) est estimé à 0.08 an^{-1} ce qui est probablement une sous-estimation et M à 0.71 pour un total de 1.4 an^{-1} . La biomasse est estimée à $0.09 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Ce groupe se nourrit principalement de benthos (66 %) et de crustacés (19 %).

Côtiers P prédateurs

Ce groupe est un assemblage d'espèces peu connues. La valeur de M ($=1.78 \text{ an}^{-1}$) est tirée du groupe 32 (Démersaux P prédateurs), constitué d'espèces similaires. La biomasse est estimée à $0.05 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. Les espèces de ce groupe se nourrissent de crustacés (29 %), de zooplancton (17 %), de benthos et céphalopodes (12.5 % chacun) et de petits poissons pélagiques et démersaux (29 %).

Capitaine royal

La biomasse de cette espèce est estimée à $0.24 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$, ce qui est probablement une surestimation quand on compare cette valeur avec ceux des disques et des mulets. F a été fixé à la moitié de M, ce qui résulte en un P/B de 1.59 an^{-1} . Le capitaine royal se nourrit de crustacés (50 %) et de petits poissons côtiers (50 %).

Côtiers P invertébrés

La taille maximale des petits côtiers ne dépasse pas 35 cm. Ce groupe, composé de 11 espèces benthiques, est représenté par *Brachydeuterus auritus* et *Periophthalmus barbarus* pour lesquels nous disposons de données de croissance. La biomasse est basée uniquement sur *B. auritus* ($0.35 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$) qui semble avoir été capturé en très grande quantité en 1998. Les autres espèces ont été capturées en faible quantités et sporadiquement tout au long de la série temporelle. Les captures sont faibles pour ce groupement d'espèces non commerciales. La valeur de F est donc estimée à 0.006 an^{-1} et M à 1.06 an^{-1} pour un total de 1.07 an^{-1} . Cette valeur a dû être augmentée à 1.6 an^{-1} pour équilibrer le modèle. Ces poissons s'alimentent principalement de plantes aquatiques (26 %), de plancton (26 %) et de benthos (34 %).

Démersaux G prédateurs

Les grands démersaux prédateurs atteignent des tailles maximales d'au moins 70 cm (70-160 cm). Ce groupe inclus les mérous et les merlus, espèces d'importance commerciale. Nous disposons de données de croissance pour 10 des 15 espèces. La biomasse est estimée à $0.1 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en tenant compte de la strate 0-40 m pour 3 espèces. Elle pourrait s'élever à $0.03 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en tenant compte de la strate 40-200 m. Le ratio C/B a été estimé à 0.27 an^{-1} en se basant sur la biomasse de 0-40 m et M à 0.48 an^{-1} . P/B a été diminué de 0.75 à 0.59 an^{-1} et la biomasse augmentée à $0.055 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ pour équilibrer le modèle. Le régime alimentaire de ce groupe se compose de benthos (36 %), de poissons de grandes profondeurs (10 %), de poissons démersaux (23 %) et de poissons côtiers (11 %).

Démersaux G invertébrés

Les grands démersaux invertébrés ont des tailles maximales d'au moins 80 cm (80-145 cm). Nous disposons de données de croissance pour 2 des 6 espèces peu commerciales de ce groupe. La biomasse est estimée à $0.0002 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en tenant compte de la strate 0-40 m pour 3 espèces. Elle pourrait s'élever à $0.07 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ en tenant compte de la strate 40-200 m. La valeur de F a été fixé au tiers de M pour un total de 0.71 an^{-1} . Le régime de ce groupe se compose principalement de benthos (37 %), de crustacés (25 %) et de détritus (18 %).

Démersaux M prédateurs

Les démersaux M prédateurs ont une taille maximale variant de 35-80 cm. Nous disposons des données de croissance pour 6 des 25 espèces qui composent ce groupe. F a été fixé à la demie de M pour un total de 1.01 an^{-1} . Ce groupe est pratiquement absent des chalutages de la zone 0-40 m, mais en 1992, la biomasse atteint $0.08 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ dans la zone 40-200 m. Leur nourriture est composée de 39 % de poissons, 13 % de céphalopodes, 16 % de benthos, 31 % crustacés.

Démersaux M invertébrés

Ces espèces sont caractérisées par des tailles maximales de 35 à 90 cm. Nous disposons des données de croissance pour 8 des 15 espèces qui composent ce groupe. F a été supposé égal à M pour un total de 0.74 an^{-1} . La biomasse est estimée à $0.002 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ des chalutages de la zone 0-40 m mais en 1992, la biomasse atteint $0.09 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ si on considère la zone 40-200 m. Les espèces dominantes sont le *Pagellus bellottii* et *Pseudupeneus prayensis*. Le régime alimentaire est dominé par le benthos (70 %), et les crustacés (13 %).

Démersaux P prédateurs

Les petits démersaux prédateurs ont des tailles maximales de moins de 35 cm. Nous disposons des données de croissance pour 2 des 12 espèces qui composent ce groupe. Puisque ces espèces sont peu exploitées F a été fixé au dixième de M pour un total de 1.96 an^{-1} . Ce groupe est pratiquement absent des chalutages de la zone 0-40 m mais en 1992, la biomasse atteint $0.003 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ si on considère la zone 40-200 m. L'alimentation est composée de petits poissons (43 %), de benthos (27 %), et les crustacés (24 %).

Démersaux P invertébrés

La taille maximale des petits démersaux invertébrés ne dépasse pas 40 cm (moyenne de 27 cm). La mortalité naturelle de ces espèces est évaluée à 1.06 an^{-1} (=P/B). Ce groupe est pratiquement absent des chalutages de la zone 0-40 m mais en 1992, la biomasse atteint $0.29 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ si on considère la zone 40-200 m. Les résultats de chalutages sont dominés par la présence de *Ariommata bondi*. Le régime alimentaire est composé entièrement de benthos.

Bathy G prédateurs

Ce groupe inclus les poissons pélagiques et démersaux des grandes profondeurs ayant des tailles moyennes variant de 45 à 210 cm. La mortalité naturelle est estimée à 0.71 an^{-1} . Le régime alimentaire est

composé de poissons de grandes profondeurs (bathy et mésopélagiques, 19 %), crustacés (25 %), d'invertébrés benthiques et planctoniques (35 %) et de céphalopodes (12 %).

Bathy P prédateurs

La taille maximale des petits bathy varie entre 6 et 37 cm. Ce groupe inclus les poissons pélagiques des grandes profondeurs. La mortalité naturelle est estimée à 0.8 an^{-1} . Le régime alimentaire est dominé par les invertébrés benthiques et planctoniques (58 %) et les mésopélagiques (33 %).

Bathy PM invertébrés

Ce groupe inclus les poissons pélagiques et démersaux des grandes profondeurs dont la taille maximale des poissons de ce groupe ne dépasse pas 78 cm. La mortalité naturelle est estimée à 0.37 an^{-1} . Le régime alimentaire est dominé par les invertébrés benthiques et planctoniques (90 %) et les mésopélagiques (9.8 %).

Mésopélagiques

La mortalité naturelle de ce groupe de très petits poissons (longueur standard maximale de 3 à 34 cm) est estimée à 2.7 an^{-1} . Badcock et Merrett (1977 Gjøsaeter et Kawaguchi, 1980) ont rapporté des concentrations de $6 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ au large des coordonnées $11^{\circ}20'W$. En supposant que les mésopélagiques sont présents dans les profondeurs de plus de 200 m, la biomasse a été estimée à $3.36 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$. L'alimentation est dominée par les invertébrés benthiques et planctoniques (99 %).

DÉBARQUEMENTS

La pêche artisanale

L'exploitation des ressources a commencé il y a longtemps avec une pêche de subsistance complémentaire aux activités agricoles puis avec l'arrivée de pêcheurs ghanéens, sierra léonais et sénégalais au milieu du 20ième siècle (Chavance et Domalain, 1999). La pêche artisanale s'est surtout développée après 1984 en Guinée avec la fin de la première République, et la promotion de la pêche par divers projets de développement qui ont permis la construction d'infrastructure et la fourniture de bateaux et d'équipement (Chavance, 1999). L'utilisation croissante des moteurs a conduit à l'expansion de la zone pêchée dans des profondeurs de 20 voire 40 m (Chavance, 1999).

Les captures de la pêche artisanale avant 1995 ont été reconstituées en se basant sur les données de 1987-1989 (Anonyme - CRHB, 1989; FAO, 1992; Chavance et Domalain, 1999; Tableau 12, Figure 2). Les captures artisanales sont estimées à environ $3\ 000 \text{ t} \cdot \text{an}^{-1}$ pendant les années 1950, $7\ 000 \text{ t}$ en 1979, $35\ 000 \text{ t}$ en 1989 et $59\ 579 \text{ t}$ en 2000. Les statistiques de la FAO sont presque toujours inférieures à celles d'autres sources malgré qu'elles contiennent les captures industrielles guinéennes. Les débarquements de 1995 à 1998 proviennent des statistiques guinéennes pour la pêche artisanale et industrielle.

La composition des captures a dû être complétée puisqu'une partie des captures n'est pas attribuée à une catégorie commerciale particulière. Les données de Chavance et Domalain (1999) nous permettent d'identifier les catégories commerciales déjà capturées en 1989. Les captures de la catégorie 'gros capitaine et bars' ont été attribuée aux groupes fonctionnels gros capitaine et aux bars dans une proportion de 20 et 80 % respectivement. La catégorie 'raie et requin' a été attribuée aux requins côtiers des groupes fonctionnels 6 et 8. Les catégories 'divers poissons' et 'autres démersaux' ont été attribuées aux divers groupes fonctionnels proportionnellement à leur présence dans les captures de 1995.

La quantité et la répartition des débarquements par catégorie commerciale des années 1985-1988 ont été calquées sur celle de l'année 1989 décrite par Chavance et Domalain (1999). Pour les années 1990-1998, les captures non identifiées ont été attribuées aux groupes fonctionnels commerciaux à part égales.

L'évolution du nombre de pirogues est moins certaine en raison de l'absence de recensement avant 1987. Le nombre de pirogues n'a peut-être pas changé autant que le Tableau 1 le laisse entendre car les statistiques de la FAO montre une augmentation presque constante de la production des espèces capturées par la pêche artisanale pendant les années 1980. Par ailleurs, une meilleure approximation de l'évolution

de l'effort serait obtenue en combinant le nombre de pirogues et la force des moteurs utilisés pour la pêche artisanale (Camara et Le Fur, 2002).

La pêche industrielle

En 1958, 12 chalutiers de 12 à 18 m capturent 3 500 t dans les eaux guinéennes (Moal, 1959). La France a commencé à pêcher le thon (*Thunnus albacares*, *T. obesus*, *Katsuwonus pelamis*) dans la région au début des années 1960 (Postel, 1965; voir Tableau 13). Il est surprenant que très peu de captures de thons aient été déclarées durant la période 1985-1998 malgré le grand nombre de bateaux pêchant dans les eaux guinéennes.

Les captures de la pêche industrielle ont régulièrement augmenté entre 1971 et 1980, année où elles atteignent 123 000 t (Figure 2, Tableau 1). Cependant, les rendements journaliers sont passés de 7-10 t.jour-1 en 1971 à 3 t.jour-1 en 1983-1987 (Anonyme-CRHB, 1989). Pendant ces années, les Soviétiques sont les principaux pêcheurs industriels dans les eaux guinéennes.

La composition des captures des années 1984 à 1987 ont été déduites à partir de trois sources: 1. les débarquements des bateaux étrangers à Las Palmas (FAO, 1992) qui excluent les captures soviétiques; 2. les débarquements de la pêche artisanale avancée espagnole à Conakry (1989-1993; (Damiano, 1999); 3. la composition des captures soviétiques en territoire guinéen en 1984 (Boulgakov *et al.*, 1985). Les captures soviétiques ont été calculées en soustrayant les débarquements des sources 1 et 2 de l'estimation des captures totales (Anonyme - CRHB, 1989).

Les captures des années 1991 à 1994 ne reposant que sur la pêche artisanale avancée, elles ont été complétées en interpolant les captures totales entre 1989 (21 692 t) et 1995 (23 032 t). Le résultat constitue sûrement une estimation conservatrice des captures réelles. La différence entre les captures totales interpolées et les débarquements à Las Palmas ont été redistribuées dans les divers groupes fonctionnels dans les mêmes proportions que les captures de 1995. Nous avons fixé à 60 % de merlus, 30 % de dorades, et 10 % de capitaines, les débarquements de démersaux effectués à Las Palmas.

En 1984, les captures russes sont constituées de 41 % de scianidés, de 25 % de capitaines, de 7 % de mâchoirons et d'autres espèces côtières (Boulgakov *et al.*, 1985) ce qui semble indiquer qu'ils avaient accès à des zones de concentration de ces espèces, probablement dans les strates de profondeurs de 10-40 m, leurs bateaux ne pouvant exploiter les zones de moins de 8-10 m de profondeur (Domain, 1999). La répartition des familles dans les groupes fonctionnels est détaillée au Tableau 14.

Le nombre de bateaux industriels a augmenté régulièrement depuis les années 1950 (Tableau 12). Une meilleure approximation de l'évolution de l'effort serait obtenue en combinant le nombre de bateaux, leur jauge brute et la force des moteurs utilisés. Par ailleurs, la jauge brute des navires est systématiquement réduite de 20-30 % afin de réduire les redevances à payer (Directeur adjoint du CNSP, Ministère de la Pêche, communication à une réunion ministérielle).

Rejets

Au moment de la construction du modèle, l'information sur les rejets, étaient pratiquement absente. Nous avons utilisé les données publiées pour le petit capitaine (*Galeoides decadactylus*) pour générer les nombres de poissons retenus et rejettés par classe de taille (Sidibé, 2001). Le poids des poissons a été calculé en utilisant l'équation longueur poids citée par Sidibé (2001): Poids (g)=0.0215·L^{2.96} où L est la taille en cm (Tableau 15). Ainsi les rejets de petits capitaines constituent 30 % des débarquements de la pêche industrielle pour cette espèce.

Nous avons supposé que la pêche artisanale génère très peu de rejets, et en conséquence les rejets ont été calculés en fonction de la pêche industrielle seulement. En absence d'autre information, nous avons utilisé la même proportion pour l'ensemble des autres espèces commerciales (Tableau 16). Nous avons appliqué une valeur plus conservatrice pour les espèces non commerciales et plus difficiles à capturer (comme les sélaciens). Ainsi, les rejets totaux pour ces espèces constituent 20% des captures totales des espèces benthiques (côtières et démersales) commerciales incluant les céphalopodes.

Tableau 12. Origine des données de captures et du nombre de bateaux de la pêche artisanale et industrielle de Guinée entre 1951 et 2000.

An	FAO data ^a	Artisanal	Industriel	Total	Artisanal	Industriel
1950	900				700 ^k	
1951	900					
1952	900	2 560 ^c				
1953	900	2 948 ^c				
1954	1 800	3 191 ^c				
1955	1 800	3 000 ^c				
1956	1 800	3 837 ^c				
1957	2 600			1 180 ^c		
1958	2 600		3 500 ⁱ			12 ^j
1959	2 600					
1960	3 400					
1961	3 400					
1962	3 400					
1963	3 400					
1964	4 200					
1965	4 200					
1966	4 200					
1967	5 000					
1968	5 000					
1969	5 000					
1970	5 000					
1971	7 300		15 000 ^j		5 ^g	
1972	7 300		15 000 ^j		5 ^g	
1973	8 500		33 000 ^j		11 ^g	
1974	11 100		39 000 ^j		13 ^g	
1975	12 370		21 000 ^j		7 ^g	
1976	8 920		48 000 ^j		16 ^g	
1977	8 120		87 000 ^j		29 ^g	
1978	9 000		115 000 ^j		55 ^g	
1979	17 453	7 000 ^d	122 400 ^j	3 000 ^d	68 ^g	
1980	18 900		123 000 ^j		82 ^g	
1981	20 700		112 500 ^j		75 ^g	
1982	22 600		113 400 ^j		63 ^g	
1983	24 400		123 000 ^j		82 ^g	
1984	26 200		103 200 ^j		86 ^g	
1985	28 000	35 000 ^m	111 600 ^j	146 600	93 ^g	
1986	30 500	35 000 ^m	84 000 ^j	119 000	95 ^g	
1987	32 000	35 000 ^e	88 400 ^j	123 400	140 ^g	
1988	35 000	50 649 ^g	15 836 ^j	66 485	111 ^g	
1989	38 000	53 635 ^h	21 692 ^o	73 252	1 885 ^f	104 ^g
1990	41 000		14 751 ^o	55 751		134 ^g
1991	46 000					
1992	51 000			2 266 ^l		
1993	56 000				164 ^f	
1994	60 000				159 ^f	
1995	64 623	52 031 ^f	23 032 ^f	75 063	2 343 ^l	150 ^f
1996	60 349	49 808 ^f	29 328 ^f	79 136	2 358 ^l	149 ^f
1997	58 507	48 544 ^f	50 308 ^f	98 852		227 ^f
1998		47 081 ^f	39 604 ^f	86 684		220 ^f
1999		54 852 ⁿ	41 024 ⁿ	95 875		175 ^f
2000		59 579 ^f	59 364 ^f	118 943		236 ^f

^a statistiques de la FAO pour le secteur artisanal et industriel battant pavillon guinéen, pour fins de comparaison; ^b Postel (1958); ^c Moal (1957); ^d Cissé (1980); ^e Anonyme – CRHB (1989); ^f statistiques Guinéennes; ^g FAO (1992); ^h Chavance et Domalain (1999); ⁱ Moal (1959); ^j Anonyme–CRHB (1989); ^k Postel (1950); ^l Chavance (1999); ^m estimé égal aux débarquements de 1987; ⁿ statistiques guinéennes multipliées par 2 puisque les observateurs n'ont travaillé que la moitié de l'année; ^o Damiano (1999) et FAO (1992).

Tableau 13. Effort et captures des thoniers français en Guinée de 1961-1963.

Année	Jours de pêche	Captures (t)
1961	948	1 626
1962	1 575	4 095
1963	1 749	2 980

Tableau 14. Pourcentage des diverses familles dans les captures des chalutiers russes sur le plateau continental guinéen (Boulgakov *et al.*, 1985) et leur répartition dans les groupes fonctionnels du modèle.

Familles	1982	1983	1984	Groupe fonctionnel
Scianidae	50.9	49.6	41	Bars
Polynemidae	20.5	22	25.2	60 % Petit capitaine; 20 % Gros capitaine; 20 % Capitaine royal
Trichiuridae	1.5	6.3	9.3	Côtier L pred; <i>Trichiurus lepturus</i>
Carangidae	5.4	5.6	7.3	Côtier pel L pred
Ariidae	9.3	5.8	6.9	Mâchoiron
Pomadasytidae	3.4	4.5	5.8	Côtier M inv
Ephippidae	2.8	2	1.1	Disques
Cynoglossidae	2.2	1.5	1	Côtier M inv
Sparidae	2.2	1.1	1	Dorades du plateau continental
Sphyraenidae	0.7	0.9	0.7	Côtier pel L pred
Albulidae	0.4	0.6	0.4	Côtier pel L pred
Scombridae	+	+	0.1	Pel S inv
Clupeidae	+		+	Côtier pel S inv
Lutjanidae	+		+	Côtier L pred
Serranidae	0.5	+	+	Dem L pred
Divers	0.1	+	-	
Céphalopodes	+	+	0.1	Céphalopodes

ÉQUILIBRER LE MODÈLE 1998

Les sélaciens sont des opportunistes et la composition de leur bol alimentaire est extrêmement variée. Par contre notre connaissance de leur régime alimentaire est sommaire, générale et basée sur un petit nombre d'espèces seulement (Tableau 7). La grande consommation d'oiseaux des sélaciens du groupe 6 était basée uniquement sur le régime alimentaire de *Centroscymnus coelolepis* dans laquelle on trouve 12.5 % d'oiseaux (Ebert *et al.*, 1992). Nous croyons que ces requins n'ont pas accès aux oiseaux de rivages (inclus dans notre modèle) autant qu'aux oiseaux du large (non-inclus ici), et donc que la quantité consommée devrait être beaucoup plus petite. La proportion de mammifères marins dans le régime alimentaire des sélaciens a également dû être diminuée considérablement.

Certains poissons locaux n'apparaissaient pas dans les régimes alimentaires trouvés dans la littérature et nous avons dû augmenter leur consommation par les prédateurs appropriés. C'est le cas par exemple, des ethmaloses, des mullets, des capitaines, des disques et des thons mineurs. La proportion des thons mineurs a dû être augmentée dans le régime alimentaire des sélaciens et des grands prédateurs. La composition alimentaire des sélaciens et des grands prédateurs (groupes 11, 18 et 28) a été modifiée pour inclure des proies sous utilisées ou diminuer la consommation des grands poissons (Tableau 8). La composition alimentaire des céphalopodes a été modifiée considérablement car le cannibalisme et leur consommation de grands poissons prédateurs étaient trop élevés.

Tableau 15. Calcul du rejet des petits capitaines dans les chaluts commerciaux d'après les fréquences trouvées dans Sidibé (2001).

Longueur Totale (cm)	Rejetés Nombre de poissons	Conservés Nombre de poissons	Rejets (kg)	Débarquements (kg)
4	30 769	0	40	0
6	153 846	0	665	0
8	615 385	0	6 233	0
10	1 292 308	0	25 340	0
12	1 200 000	0	40 364	0
14	846 154	107 692	44 919	5 717
16	523 077	338 462	41 229	26 677
18	369 231	338 462	41 242	37 805
20	246 154	276 923	37 557	42 252
22	184 615	261 538	37 349	52 911
24	76 923	430 769	20 134	112 748
26	30 769	246 154	10 206	81 652
28	15 385	276 923	6 355	114 389
30	0	169 231	0	85 743
32	0	169 231	0	103 791
34	0	92 308	0	67 741
36	0	92 308	0	80 229
38	0	76 923	0	78 461
40	0	76 923	0	91 326
42	0	30 769	0	42 206
44	0	0	0	0
Total		311 633	1 023 649	

Malgré l'utilisation de l'indice de rétention que nous avons utilisé dans l'espoir d'obtenir des biomasses relatives plus réalistes, nous avons dû modifier plusieurs d'entre elles pour équilibrer le modèle. Ainsi, la biomasse des côtiers pél G préd, du capitaine royal et des bars a dû être diminuée par rapport à l'estimation tirée des campagnes de chalutage. Inversement, la biomasse de plusieurs autres poissons comme l'ethmalose, les côtiers P préd, les dém P inv, côtiers P inv, les côtiers M inv, les dém G préd a dû être augmentée pour soutenir la prédation par les groupes de niveaux trophique plus élevés (Tableaux 9 et 10).

PRÉPARATION DU MODÈLE 1985

Les paramètres du modèle 1998 équilibré ont été utilisés pour jeter les bases du modèle 1985. Les biomasses du modèle 1998 ont été utilisées pour calculer la biomasse de départ du modèle 1985. Ainsi, $B_{1985}=B_{1998} \cdot (c_{1985}/c_{1998})$ où, pour un groupe donné, B_{1998} est la biomasse du modèle 1998, c_{1985} et c_{1998} sont les biomasses dérivées des campagnes de chalutage des années 1985 et 1998 respectivement telles que présentées au Tableau 10.

P/B a été recalculé en utilisant, lorsque possible, le ratio C/B. Puisque la production d'un groupe peut changer lorsque sa structure de taille ou d'âge change, nous avons utilisé le ratio production/consommation (P/Q) du modèle 1998 pour calculer la consommation (Q/B) du modèle 1985. Le modèle 1985 a été rééquilibré en modifiant les compositions alimentaires aussi peu que possible. Les paramètres du modèle équilibré se trouvent au Tableau 17.

DISCUSSION

Le présent rapport documente la construction des deux modèles qui permettront d'effectuer des simulations pour comprendre le rôle de la pêche et des facteurs environnementaux dans le déclin des espèces commerciales. Les modèles ne constituent pas nécessairement une image fidèle de l'écosystème du large de la Guinée mais ils nous ont permis de colliger les informations éparses et les intégrer dans un ensemble cohérent. Ils nous ont en outre permis d'identifier les problèmes et les sources d'incertitudes.

Tableau 16. Débarquements et rejets de la pêche ($t \cdot km^{-2}$) pour les années 1985 et 1998. Les rejets concernent uniquement la pêche industrielle.

No.	Groupe	Artisanal	1985			1998		
			Débarquements Industriel	Total	Rejets	Artisanal	Débarquements Industriel	Total
5	Sélaciens L prof			0.0066		0.00153	0.0027	0.0017
6	Sélaciens L côtiers	0.0066			0.00153	0.0000	0.0000	0.004
7	Sélaciens M prof				0.00153	0.0000	0.0000	0.00562
8	Sélaciens M côtiers	0.0098		0.0098	0.00153	0.0043	0.0026	0.007
9	Thons majeurs					0.0001		
10	Thons mineurs	0.0003		0.0003		0.0016	0.0010	0.003
11	Côtier pel L pred	0.0152	0.0687	0.0839		0.0093	0.0106	0.020
12	Côtier pel S inv	0.0215	0.0028	0.0242	8.3E-05	0.0257	0.0201	0.046
13	Ethmalose	0.2361		0.2361		0.2488		0.249
14	Pel L pred							
15	Pel S inv		0.0032	0.0032		0.0000	0.0929	0.093
16	Bars	0.1057	0.3424	0.4481	0.08139	0.0487	0.0403	0.089
17	Gros capitaine	0.0061	0.0291	0.0352	0.00692	0.0026	0.0012	0.004
18	Côtier L pred	0.0050	0.0815	0.0865	0.01939	0.0024	0.0111	0.014
19	Côtier M pred							
20	Mâchoiron	0.0264	0.0564	0.0829	0.01342	0.0231	0.0115	0.035
21	Disques	0.0013	0.0090	0.0103	0.00214	0.0009	0.0041	0.005
22	Mulets	0.0084		0.0084		0.0137		0.014
23	Petit capitaine	0.0029	0.1902	0.1931	0.05706	0.0002	0.0103	0.011
24	Côtier M inv	0.0110	0.0603	0.0714	0.01434	0.0063	0.0464	0.053
25	Côtier S pred							
26	Capitaine royal	0.0151	0.0045	0.0195	0.00106	0.0032		0.003
27	Côtier S inv	0.0006	0.0024	0.0029	0.0006	0.0001	0.0018	0.002
28	Dem L pred	0.0012	0.0110	0.0122	0.00261	0.0008	0.0024	0.003
29	Dem L inv				0.00412		0.0001	0
30	Dem M pred		0.0027	0.0027	0.0007	0.0129	0.0114	0.024
31	Dem M inv	0.0030	0.0059	0.0089	0.0014	0.0132	0.0167	0.030
32	Dem S pred				0.00412		0.0017	0.002
33	Dem S inv				0.00412			0.00562
34	Bathy L pred							
35	Bathy S pred							
36	Bathy SM inv							
37	Mésopélagiques							
38	Céphalopodes		0.1206	0.1206		0.0539		0.054
39	Crustacés	0.0006		0.001	0.004124		0.0119	0.012
40	Benthos				0.004124			0.00562

La biomasse des sélaciens et des thons majeurs est mal connue et celles obtenues dans nos modèles équilibrés sont probablement sous-estimées. Bien qu'il soit probable que leur biomasse est plus élevée, il est également vrai que les sélaciens et les thons effectuent des migrations importantes en dehors du territoire étudié. Par ailleurs, les captures de ces groupes, et en particulier les thons majeurs sont probablement sous-estimées (voir par exemple Kaczynski et Fluharty, 2002). Nous avons choisi d'être très conservateurs quant aux biomasses de sélaciens (voir description du groupe 7 par exemple) mais il serait utile de réexaminer la question des biomasses présentes dans la zone étudiée et des migrations avec un peu plus d'attention.

Les débarquements constituent une source d'incertitude importante. Les captures de la période 1985-1998 pourraient avoir été sérieusement sous-estimées. En effet, plusieurs chalutiers ont été observés à pêcher illégalement dans les zones côtières interdites (Guilavogui et Doumbouya, 2002) et on soupçonne que les captures illégales sont importantes (Jean LeFur, CNSHB, Conakry, Guinée, comm. pers.). D'autre part, les captures de certains groupes fonctionnels ont été reconstituées au mieux de notre connaissance et plus spécialement pour les années antérieures à 1995. Par exemple, les débarquements de raies et requins utilisés ici sont considérés préliminaires et devraient être révisés à la lumière de nouvelles informations de la part des observateurs. Les débarquements classifiés dans «autres poissons démersaux» ont dû être répartis dans les divers groupes fonctionnels en fonction de la probabilité de capturer les espèces commerciales secondaires au cours des activités de pêche typiques. Cette répartition devrait être révisée en obtenant de plus amples informations auprès des observateurs en mer et aux ports. En complément, plus

d'attention devrait être portée à la composition et au volume des rejets de la pêche industrielle avant et pendant la période à l'étude.

Tableau 17. Paramètres du modèle de 1985 équilibré. Les paramètres estimés par le modèle sont montrés en gras.

	Groupe fonctionnel	Niveau trophique	Biomasse (t·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	P/Q
1	Baleines	3.98	0.031	0.02	4.652	0.057	0.004
2	Dauphins	4.72	0.062	0.07	12.116	0.128	0.006
3	Tortues	2.18	0.295	0.15	3.500	0.500	0.043
4	Oiseaux	3.77	0.000	0.30	85.661	0.000	0.004
5	Sélaciens G prof	4.54	0.041	0.29	4.833	0.500	0.060
6	Sélaciens G côtiers	4.12	0.100	0.28	3.544	0.790	0.079
7	Sélaciens M prof	4.49	0.070	0.42	7.925	0.500	0.053
8	Sélaciens M côtiers	4.12	0.097	0.58	7.945	0.500	0.073
9	Thons majeurs	4.48	0.010	0.94	4.845	0.500	0.194
10	Thons mineurs	4.18	0.041	1.34	6.601	0.749	0.203
11	Côtier Pél G pred	4.07	0.150	0.93	9.490	0.957	0.098
12	Côtier Pél P inv	2.85	1.900	2.27	12.011	0.942	0.189
13	Ethmalose	2.52	0.928	1.29	13.579	0.950	0.095
14	Pél G pred	4.10	0.067	0.72	7.500	0.950	0.096
15	Pél P inv	3.21	0.500	1.78	9.780	0.940	0.182
16	Bars	3.96	0.620	0.97	6.299	0.969	0.154
17	Gros capitaine	4.07	0.055	0.88	5.000	0.992	0.176
18	Côtier P pred	3.98	0.320	0.52	4.860	0.966	0.107
19	Côtier M pred	3.59	0.084	0.67	11.964	0.950	0.056
20	Mâchoiron	3.69	0.350	0.86	8.600	0.924	0.100
21	Disques	3.35	0.120	0.72	9.863	0.975	0.073
22	Mulets	2.32	0.615	1.09	12.976	0.950	0.084
23	Petit capitaine	3.82	0.300	0.97	7.462	0.914	0.13
24	Côtier M inv	3.26	0.450	0.89	6.312	0.946	0.141
25	Côtier P pred	3.78	0.095	1.78	11.867	0.949	0.15
26	Capitaine royal	3.87	0.132	1.45	13.303	0.950	0.109
27	Côtier P inv	2.92	1.500	1.07	6.730	0.884	0.159
28	Dém G pred	3.89	0.100	0.51	6.375	0.968	0.08
29	Dém G inv	3.13	0.039	0.54	4.655	0.950	0.116
30	Dém M pred	4.01	0.169	0.74	7.255	0.950	0.102
31	Dém M inv	3.26	0.298	0.73	11.231	0.950	0.065
32	Dém P pred	3.81	0.126	1.78	10.988	0.950	0.162
33	Dém P inv	3.17	0.850	1.06	9.298	0.950	0.114
34	Bathy G pred	4.10	0.057	0.71	5.820	0.950	0.122
35	Bathy P pred	3.75	0.563	0.80	6.400	0.950	0.125
36	Bathy PM inv	3.56	1.653	0.37	4.684	0.950	0.079
37	Mésopélagiques	3.23	3.360	2.72	9.510	0.403	0.286
38	Céphalopodes	3.99	0.799	2.50	10.000	0.950	0.250
39	Crustacés	2.97	4.799	5.50	20.000	0.950	0.275
40	Benthos	2.17	63.000	1.80	25.000	0.987	0.072
41	Zool G	2.82	3.719	10.000	50.000	0.800	0.200
42	Zool P	2.00	17.811	40.000	200.000	0.600	0.200
43	Producteurs primaires	1.00	49.000	84.000	-	0.800	-
44	Détritus	1.00	290.000	-	-	0.564	-

Les relations trophiques constituent une autre source d'incertitude. En effet, très peu de régimes alimentaires proviennent d'études locales et donc l'importance des diverses espèces locales comme les capitaines et l'ethmalose dans la composition alimentaire des prédateurs a dû être déduite en fonction des habitats et de la taille relative de la proie. Une recherche plus exhaustive de travaux locaux sur les habitudes alimentaires même qualitative constituerait une amélioration.

Certains groupes incluent des espèces atypiques qui influence beaucoup notre perception de l'évolution temporelle de leur biomasse. Par exemple, l'évolution de biomasse de *Brachydeuterus auritus*, inclus dans le groupe des les côtiers P inv (groupe 27), est très différente des autres espèces du même groupe. Ces espèces atypiques devraient être considérées à part. Finalement la biomasse des mammifères marins ne constitue qu'une première approximation. Une version ultérieure du modèle devrait inclure les estimations spécifiques pour la Guinée tirée du modèle de Kaschner *et al.* (2001) et/ou des données de recensement des mammifères marins qui aura lieu en janvier 2003.

REMERCIEMENTS

Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien financier et/ou logistique du Pew Charitable Trusts, du projet SIAP (Système d'information et d'analyses des pêches), du Fisheries Centre (UBC, Canada) et du Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB, Conakry, Guinée). Nous tenons à remercier les personnes qui nous ont aidé à mener ce projet à terme en nous fournissant les données nécessaires et leur avis scientifique: Steven Martell, Carl Walters, Reg Watson et Sheila Heymans (Fisheries Centre); Jean LeFur et Mohammed Soumah (CERESCOR), François Domain (CNSHB), et Charles Raymond Haba (CERESCOR, Guinée).

RÉFÉRENCES

- Abarca-Arenas, L. G., et Valero-Pacheco, E., 1993. Toward a trophic model of Tamiahua, a coastal lagoon in Mexico. In: Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 181-185. Ed. par V. Christensen et D. Pauly, ICLARM Conference Proceedings. Vol. 26, 390 p.
- Abdel-Aziz, S. H. 1994. Observations on the biology of the common torpedo (*Torpedo torpedo*, Linnaeus, 1758) and marbled electric ray (*Torpedo marmorata*, Risso, 1810) from Egyptian Mediterranean waters. Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 45:693-704. *tel que cité dans FishBase*.
- Ajayi, T. O. 1982. Food and feeding habits of *Raja* species (Batoidei) in Carmarthen Bay, Bristol Channel. Journal of Marine Biology Association U.K., 62:215-223. *tel que cité dans FishBase*.
- Allen, R. R. 1971. Relation between production and biomass. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 28:1573-1581.
- Anato, C. B., et Ktari, M. H. 1983. Régime alimentaire de *Boops boops* (Linne, 1758) et de *Sarda salpa* (Linne, 1758), poissons télostéens sparidés du Golfe de Tunis. Rapports et Procès Verbaux des Réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée, 28(5):33-34.
- Andaloro, F., et Pipitone, C. 1997. Food and feeding habits of the amberjack, *Seriola dumerii* in the Central Mediterranean Sea during the spawning season. Cahiers de Biologie Marine, 38(2):91-96.
- Anonyme, 2001. Mise en place d'un réseau de suivi de populations d'oiseaux d'eau en Afrique subsaharienne. Office de la Chasse et de Faune Sauvage, Rapport de mission en Guinée du 1 au 21 décembre 2000, contrat B7-6200/97-16/VIII/ENV, 61 pp.
- Anonyme - CRHB, 1989. Réflexions du CRHB à l'occasion de la conférence nationale de la pêche du 31 août au 3 septembre 1989. Centre de Recherche Halieutique de Boussoura, Conakry, 6 pp.
- Anonymous, 1998a. Albacore 1998 detailed report. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Madrid, Spain, 49 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Anonymous, 1998b. Report of the ICCAT SCRS Bluefin Tuna Assessment session, detailed report. Genoa, Italy, SCRS/98/22.
- Anonymous, 1999a. Bigeye tuna (*Thunnus obesus*), Executive summary. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Madrid, Spain, Report of the Standing Committee on research and statistics, Executive summary, 7 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Anonymous, 1999b. Report of the ICCAT SCRS skipjack stock assessment session. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Funchal, Madeira, Portugal, SCRS/99/21. 47 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Anonymous, 1999c. Swordfish (*Xiphias gladius*). International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas (ICCAT), Madrid, Spain, Report of the Standing Committee on research and statistics, Executive summary, 8 pp. <http://www.iccat.es/>.
- Anonymous, 1999d. Yellowfin tuna (*Thunnus albacares*), Executive summary. International Convention on teh Conservation of Atlantic Tuna (ICCAT), Report of the standing committee on research and statistics, 7 pp.
- Anyanwu, A. O., et Kusemiju, K. I. 1990a. Food of the croakers *Pseudotolithus senegalensis* (C. & V.) and *Pseudotolithus typus* (Bleeker) off the coast of Lagos, Nigeria. Journal of Fish Biology, 37:823-825. *tel que cité dans FishBase*.
- Anyanwu, A. O., et Kusemiju, K. I. 1990b. Food of the croakers *Pseudotolithus senegalensis* (C. & V.) and *Pseudotolithus typus* (Bleeker) off the coast of Lagos, Nigeria. Journal of Fish Biology, 37(5):823-825.
- Arreguin-Sánchez, F., 1996. Trophic role of the red grouper (*Epinephelus morio*) in the ecosystem of the Northern Continental Shelf of Yucatan, Mexico. In: Biology, fisheries and culture of tropical groupers and snappers. pp. 19-27, Ed. par F. Arreguin-Sánchez, M. J.L., M. C. Balgos, et D. Pauly, ICLARM, Manila, Philippines, Vol. 1323.
- Bamy, I. L., 2000. Conservation et gestion des petits cétacés de la côte d'Afrique. In: Rapport du premier atelier international sur les petits cétacés d'Afrique, pp. 9-12, Conakry, 8-12 mai 2000, 17p.
- Blaber, S. J. M., Milton, D. A., Rawlinson, N. J. F., Tiroba, G., et Nichols, P. V. 1990. Diets of lagoon fishes of the Solomon Islands: Predators of tuna baitfish and trophic effects of baitfishing on the subsistence fishery. Fisheries Research, 8:263-286. *tel que cité dans FishBase*.
- Boates, J. S., et Goss-Custard, J. D. 1992. Foraging behaviour of oystercatchers *Haematopus ostralegus* specializing on different species of prey. Canadian Journal of Zoology, 70:2398-2404.
- Boulgakov, N. P., Diallo, D. B., et Kaba, M. L., 1985. Les ressources en poisson de la zone économique exclusive guinéenne et les perspectives de leur exploitation. République de Guinée, Ministère du Développement rural, Secrétariat d'État à la Pêche, Nathan International, Paris.77 pp.
- Bowman, R. E., Stillwell, C. E., Michaels, W. L., et Grosslein, M. D., 2000. Food of northwest Atlantic fishes and two common species of squid. NOAA Technical Memorandum, NMFS-NE-155. 138 pp. *tel que cité dans FishBase*.

- Briggs, K. T., et Chu, E. W., 1987. Trophic relationships and food requirements of California seabirds: updating models of trophic impact. In: Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems. pp. 279-304, Ed. par J. P. Croxall, Cambridge University Press, 408 pp., Cambridge.
- Buckel, J. A., et Conover, D. O. 1997. Movements, feeding periods, and daily ration of piscivorous young-of-the-year bluefish, *Pomatomus saltatrix*, in the Hudson River estuary. *Fishery Bulletin*, 95:665-679. *tel que cité dans FishBase*.
- Caddy, J., ed. 1983. Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO, Rome, Fisheries Technical Paper, Vol. 231, 452 pp.
- Camara, Y. H., et Le Fur, J., 2002. Evolution des principales tendances de la pêche artisanale en Guinée de 1989 à nos jours. In: Pêches, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'ouest, un demi-siècle de changement. Dakar Sénégal, 24-28 juin 2002, poster.
- Capapé, C. 1977. Observations sur le régime alimentaire de quelques raies des côtes Tunisiennes. Rapports et Procès Verbaux des Réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée, 24(5):99-100.
- Carrasson, M., et Matallanas, J. 1989. Le régime alimentaire et la fécondité de *Nezumia aequalis* (Poisson, Macrouridae) dans la Mer Catalane. *Vie et Milieu*, 39(3-4):173-181.
- Carrasson, M., et Matallanas, J. 1998. Feeding habits of *Alepocephalus rostratus* (Pisces: Alepocephalidae) in the Western Mediterranean Sea. *Journal of Marine Biology Association U.K.*, 78:1295-1306. *tel que cité dans FishBase*.
- Carvalho, F. P., 1981. Contribution pour la connaissance du régime alimentaire d'un poisson bathyal: *Malacocephalus laevis* (Lowe, 1843) (Teleosteen, Macrouridae). MUSEU DO MAR, CAMARA MUNICIPAL, CASCAIS (PORTUGAL). Vol. 2(17), 12 pp.
- Chakroun-Marzouk, N., et Kartas, F. 1987. Denture et régime alimentaire des espèces du genre *Pagrus* (Pisces, Sparidae) des côtes tunisiennes. *Cybium*, 11:3-19.
- Chalovenkov, N. N., et Diallo, M. B. 1988. Distribution spatiale de quelques groupes dominants d'animaux du fond marin dans le shelf de Guinée. *Bulletin Cerescor*, 4:94-100.
- Charles-Dominique, E. 1982. Exposé synoptique des données biologiques sur l'ethmalose (*Ethmalosa fimbriata* S. Bowdich, 1825). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 15:373-397.
- Chavance, P., 1999. Traits caractéristiques et évolution récente de la pêche artisanale. In: La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. pp. 295-311, Ed. par F. Domain, P. Chavance, et A. Diallo, Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB)et Institut de recherche pour le développement (IRD), 394 pp.,
- Chavance, P., et Domalain, G., 1999. Notes sur les captures et les efforts de la pêche artisanale maritime. In: La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. pp. 277-293, Ed. par F. Domain, P. Chavance, et A. Diallo, Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB) et Institut de recherche pour le développement (IRD), 394 pp.,
- Cissé, M., 1980. Appendix 5. Quelques informations sur la pêche maritime: les rendements de chalutage et la communauté des sparidés en Guinée. In: Report of the second ad hoc working group on coastal demersal stocks from Southern Mauritania to Liberia (CECAF Statistical Divisions 34.3.1 and 34.3.3). pp. 51-61, FAO, Rome, Vol. CECAF/ECAF Series 80/23, 101 pp.
- Coelho, M., Domingues, P., Balguerías, E., Fernandez, M., et Andrade, J. P. 1997. A comparative study of the diet of *Loligo vulgaris* (Lamarek, 1799) (Mollusca: Cephalopoda) from the south coast of Portugal and the Saharan Bank (Central-East Atlantic). *Fisheries Research*, 29:245-255.
- Conand, F., Camara, S. B., et Domain, F. 1995. Age and growth of three species of Ariidae (Siluriformes) in coastal waters of Guinea. *Bulletin of Marine Science*, 56:58-67.
- Cortés, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. *ICES Journal of Marine Science*, 56:707-717.
- Damiano, A., 1999. La pêche artisanale avancée. In: La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. pp. 199-209, Ed. par F. Domain, P. Chavance, et A. Diallo, Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB)et Institut de recherche pour le développement (IRD), 394 pp.,
- De Paula E Silva, R., Sousa, M. I., et Caramelo, A. M., 1993. The Maputo Bay ecosystem (Mozambique). In: Trophic models of aquatic ecosystems, pp. 214-223, Ed. par V. Christensen et D. Pauly, ICLARM Conference Proceedings. Vol. 26, 390 p.
- Deniel, C. 1975. (Feeding behaviour of Arnoglossus thori Kyle and Arnoglossus imperialis Rafinesque (Teleosteans - Bothidae) in the Douarnenez bay. *Revue des Travaux de L'institut des Pêches Maritimes*, 39(1):105-116.
- Derbal, F., et Kara, M. H. 1996. Alimentation estivale d'*Epinephelus marginatus* d'Est Algérie. *Cybium*, 20(3):295-301. *tel que cité dans FishBase*.
- Dia, M., Ghorbel, M., Bouain, A., et Kone, Y. 2000. Régime alimentaire de *Pagrus caeruleostictus* (Sparidae) des côtes de Nouakchott (Mauritanie). *Cybium*, 24:81-88.
- Diallo, I., Cissé, I., et Bah, A., 2002. Modèle trophique du système côtier du plateau continental Guinéen. In: Mass-balance trophic models of West African marine ecosystems. pp. 73-86, Ed. par D. Pauly, M. L. D. Palomares, et J. M. Vakily, SIAP Document Technique, Vol. SIAP/EP/DT/03.
- Domain, F., 1999. Influence de la pêche et de l'hydro-climat sur l'évolution dans le temps du stock côtier (1985-1995). In: La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. pp. 117-133, Ed. par F. Domain, P. Chavance, et A. Diallo, Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB)et Institut de recherche pour le développement (IRD), 394 pp.,
- Domain, F., Keita, M., et Morize, E., 1999. Typologie générale des ressources démersales du plateau continental. In: La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. pp. 53-85, Ed. par F. Domain, P. Chavance, et A. Diallo, Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (CNSHB)et Institut de recherche pour le développement (IRD), 394 pp.,
- Dudley, S. F. J., et Cliff, G. 1993. Sharks caught in the protective gill nets off Natal, South Africa. 7. The blacktip shark *Carcharhinus limbatus* (Valenciennes). *South African Journal of Marine Sciences*, 13:237-254. *tel que cité dans FishBase*.
- Duka, L. A. 1986. Feeding of *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae) in the Tropical Atlantic. *Journal of Ichthyology*, 26(5):89-95.
- Dulcic, J. 1996. Food and feeding habits of the damselfish *Chromis chromis* (Teleoste: Pomacentridae) in the eastern Adriatic. *Ann. An. Istrske Mediter. Stud. (Hist. Nat.)*, 6:31-36.
- Dunning Jr., J. B., ed. 1993. CRC handbook of avian body masses. CRC Press, Boca Raton, 371 pp.
- Ebert, D. A., Compagno, L. J. V., et Cowley, P. D. 1992. A preliminary investigation of the feeding ecology of squaloid sharks off the west coast of southern Africa. *South African Journal of Marine Sciences*, 12:601-609.
- Ebert, D. A., Cowley, P. D., et Compagno, L. J. V. 1996. A preliminary investigation of the feeding ecology of catsharks (Scyliorhinidae) off the west coast of southern Africa. *South African Journal of Marine Sciences*, 17:233-240.
- FAO, 1992. Groupe de travail COPACE sur les ressources démersales du plateau et du talus continental de la Guinée et de la Sierra Leone (Conakry, 4-9 février 1991). Rome, COPACE/PACE/Series, 91/54. 206 pp. <http://www.fao.org/docrep/003/u9010f/u9010f14.htm>.
- Froese, R., et Pauly, D., eds., 2000. FishBase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines, Vol. 76, 344 pp. <http://www.fishbase.org>.

- Gascuel, D., et Laurans, M., 2001. Evaluation des stocks par l'approche globale et évolutions d'abondance. Mindelo, Rapport de la réunion du groupe "Analyses monospécifiques". Projet SIAP, analyses. Document technique, 2. 63 pp.
- Gauthier, J., et Aubry, Y., eds., 1995. Les oiseaux nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux nicheurs du Québec méridional. Association québécoise des groupes d'ornithologues, Société québécoise de protection des oiseaux et Service Canadien de la faune Environnement Canada, région du Québec, Montréal, Québec, XVIII + 1295 pp.
- Gibson, R. N., et Ezzi, I. A. 1987. Feeding relationships of a demersal fish assemblage on the west coast of Scotland. Journal of Fish Biology, 31:55-69. *tel que cité dans FishBase*.
- Girard, O., 1998. Echassiers, canards et limnicoles de l'ouest africain. Office national de la chasse, Paris, France. 136 pp.
- Gjøsaeter, J., et Kawaguchi, K., 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. Rome, FAO Fisheries Technical Paper, 193. 151 pp.
- Gonçalves, J. M. 1991. The octopoda (Mollusca: Cephalopoda) of the Azores. Arquipélago. Life and Marine Sciences., 9:75-81.
- Guénette, S., et Morato, T., 2001. The Azores Archipelago, 1997. In: Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses. pp. 241-270, Ed. par S. Guénette, V. Christensen, et D. Pauly, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada, Vol. 9 (4) 344 pp.
- Guilavogui, A., et Doumbouya, A., 2002. Accès à l'espace et à la ressource: Compétitions et conflits entre la pêche artisanale et la pêche industrielle dans la ZEE guinéenne. Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoura (C.N.S.H.B), Conakry, Guinée, Document Scientifique, sous presse. 21 pp.
- Harvey, J. T. 1989. Food habits, seasonal abundance, size, and sex of the blue shark, *Prionace glauca*, in Monterey Bay, California. California Fish and Game, 75(1):33-44. *tel que cité dans FishBase*.
- Hopkins, T. L., et Baird, R. C. 1985. Feeding ecology of four hatchetfishes (Sternopychidae) in the eastern Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science, 36:260-277. *tel que cité dans FishBase*.
- Innes, S., Lavigne, D. M., Earle, W. M., et Kovacs, K. M. 1987. Feeding rates of seals and whales. Journal of Animal Ecology, 56:115-130.
- Iverson, K. L., 1962. Albacore food habits. In: Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters, pp. 11-46, Ed. par L. Pinkas, M. S. Oliphant, et I. L. K. Iverson, Fisheries Bulletin. Vol. 152. *tel que cité dans FishBase*.
- Kaczynski, V. M., et Fluharty, D. 2002. European policies in West Africa: who benefits from fisheries agreements? Marine Policy, 26:75-93.
- Kaschner, K., Watson, R., Christensen, V., Trites, A. W., et Pauly, D., 2001. Modeling and mapping trophic overlap between marine mammals and commercial fisheries in the North Atlantic. In: Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Catch, effort and national/regional data sets. pp. 35-45, Ed. par D. Zeller, R. Watson, et D. Pauly, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada, Vol. 9 (3), 254 pp.
- Keita, A., 1991. Le zooplancton des eaux du shelf Guinéen (composition, densité, biomasse et leur répartition spatio-temporelle. Doctorat thesis, Moscou, 145 pp.
- Keita, A., 2001. Analyse des données existantes sur le zooplancton du shelf Guinéen. Rapport pour la communauté Européenne, Pêche écologique en Guinée, 16 pp.
- Keita, A., et Khlistova, L. M., 1988. Zooplankton (composition et distribution). In: L'océan Atlantique tropical, région Guinéenne. pp. 257-274, Edition Naoukova, Kiév, URSS,
- King, R. P. 1988. New observations on the trophic ecology of *Liza grandisquamis* (Valenciennes, 1836) (Pisces: Mugilidae) in the Bonny River, Niger Delta, Nigeria. Cybium, 12(1):23-36.
- King, R. P. 1993. Seasonal plasticity in faunal dietary status, diversity and foraging performance of *Ilisha africana* (Clupeidae) in Qua Iboe estuary, Nigeria. Cybium, 17:287-298. *tel que cité dans FishBase*.
- Kinzer, J., et Schulz, K. 1988. Vertical distribution and feeding patterns of midwater fish in the central equatorial Atlantic. II. Sternopychidae. Marine Biology, 99:261-269.
- Kopij, G. 1996. Breeding and feeding ecology of the reed cormorant *Phalacrocorax africanus* in the Free State, South Africa. Acta Ornithologica, 31(1):89-99.
- Kouzmenko, I. V., et Haba, C. R., 1988. Phytoplankton (Composition, répartition, production primaire et chlorophylle). In: L'océan atlantique tropical: région Guinéenne. pp. 234-256, Ed. par V. N. Eremeeva, Académie des Sciences de l'Ukraine, Edition Naoukova, Doumka, Ukraine, 411 p.,
- Kwei, E. A. 1978. Food and spawning activity of *Caranx hippos* (L.) off the coast of Ghana. Ed. par M. Mordarski et al., Journal of Natural History, 12(2):195-215.
- Labropoulou, M., et Eleftheriou, A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. Journal of Fish Biology, 50:324-340. *tel que cité dans FishBase*.
- Le Loeuff, P., et Zabi, G. S. F. 1993. Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Troisième partie: discussion et conclusion. Revue d'Hydrobiologie Tropicale, 26(2):127-137.
- Longhurst, A. R. 1957. The food of the demersal fish of a West African estuary. Journal of Animal Ecology, 26:369-387.
- Longhurst, A. R. 1983. Benthic-pelagic coupling and export of organic carbon from a tropical Atlantic continental shelf - Sierra Leone. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 17:261-285.
- MacPherson, E. 1979. Estudio sobre el regimen alimentario de algunos peces en el Mediterraneo occidental. Miscellania zoologica. Barcelona, 5:93-107.
- MacPherson, E. 1980. Régime alimentaire de *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810, *Etmopterus spinax* (L., 1758) et *Scymnorhinus licha* (Bonnaterre, 1788) en Méditerranée occidentale. Vie et Milieu, 30:139-148.
- Mauchline, J., et Gordon, J. D. M. 1983. Diets of clupeoid, stomiatoid and salmonoid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. Marine Biology, 77:67-78.
- Mendo, J. A. 1984. Edad, crecimiento y algunos aspectos reproductivos y alimentarios de la caballa (*Scomber japonicus peruanus*). Boletín del Instituto del Mar del Peru, 8:101-156. *tel que cité dans FishBase*.
- Meyer, M., et Smale, M. J. 1991a. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape south and west coasts of South Africa. 1. Pelagic predators. South African Journal of Marine Sciences, 11:173-191. *tel que cité dans FishBase*.
- Meyer, M., et Smale, M. J. 1991b. Predation patterns of demersal teleosts from the Cape south and west coasts of South Africa. 2. Benthic and epibenthic predators. South African Journal of Marine Sciences, 11:409-442. *tel que cité dans FishBase*.
- Moal, R., 1957. La pêche autochtone en Guinée. Perspective de son développement, technologie de pêche. Luanda 27/30 nov. 1957, La pêche traditionnelle, CGTA - CSA, pêche maritimes I - Afrique (57) ccw5, Rapport No. 3. 18 pp.
- Moal, R., 1959. La pêche maritime en Guinée. Tanga, 25 pp.
- Moreira, F. 1990. Food fo the swordfish, *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, off the Portuguese coast. Journal of Fish Biology, 36:623-624. *tel que cité dans FishBase*.

- Nejmeddine Bradai, M., Ghorbel, M., Jarboui, O., et Bouain, A. 1998. Régime alimentaire de *Spondyliosoma cantharus*, *Diplodus puntazzo* et *D. vulgaris* (Teleostei, Sparidae) dans le Golfe de Gabes, Tunisie. Rapports et Procès Verbaux des Réunions de la Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée, 35(2):380-381.
- N'goran, Y. N., et Pagano, M. 1999. Type de nutrition chez *Vinciguerra nimbaria* (Photichthyidae) dans une zone tropicale de l'Atlantique Oriental. *Cybium*, 23:85-92. *tel que cité dans FishBase*.
- Nieland, H. 1982. The food of *Sardinella aurita* (Val.) and *Sardinella eba* (Val.) off the coast of Senegal. In: The Canary Current: Studies of an Upwelling System. A Symposium., Las Palmas (Spain), Ed. par G. Hempel, Rapports et Procès-Verbaux des Réunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 180:369-373.
- Onyia, A. D. 1973. A contribution to the food and feeding habit of the threadfin *Galeoides decadactylus*. *Marine Biology*, 22(4):371-378.
- Orsi Relini, L., Garibaldi, F., Cima, C., et Palandri, G. 1995. Feeding of the swordfish, the bluefin and other pelagic nekton in the western Ligurian Sea. Collective volume of scientific papers. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, 44(1):283-286.
- Ortiz de Zarate, V. 1987. Datos sobre la alimentación del atún blanco (*Thunnus alalunga* B.) juvenil capturado en el golfo de viscosa. Collective volume of scientific papers. International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas, 26(2):243-247.
- Palko, B. J., Beardsey, G. L., et Richards, W., 1982. Synopsis of the biological data on dolphin-fishes, *Coryphaena hippurus* Linnaeus and *Coryphaena equiselis* Linnaeus. FAO Fisheries Synopsis (130); NOAA Technical Report NMFS Circular (443). *tel que cité dans FishBase*.
- Palomares, M. L., et Pauly, D. 1989. A multiple regression model for predicting the food consumption of marine fish populations. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 40:259-273.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 39:175-192.
- Pauly, D., et Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374:255-257.
- Pauly, D., Soriano-Bartz, M. L., et Palomares, M. L. D., 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. In: Trophic models of aquatic ecosystems. pp. 1-13, Ed. par V. Christensen et D. Pauly, ICLARM Conference Proceeding, 390 pp., Vol. 26.
- Pauly, D., Trites, A. W., Capuli, E., et Christensen, V. 1998. Diet composition and trophic levels of marine mammals. *ICES Journal of Marine Science*, 55:467-481.
- Payne, A. L. L., et Punt, A. E., 1995. Biology and fisheries of South African Cape hakes (*M. capensis* and *M. paradoxus*). In: Hake. Fisheries, ecology and markets. pp. 15-47, Ed. par J. Alheit et T. J. Pitcher, Chapman and Hall, Fish and Fisheries Series 15, 478 pp., London,
- Pezenne, O., 1999. L'environnement hydro-climatique de la Guinée. In: La pêche côtière en Guinée: ressources et exploitation. pp. 7-27, Ed. par F. Domain, P. Chavance, et A. Diallo, Centre National des Sciences Halieutiques de Boussoua (CNSHB) et Institut de recherche pour le développement (IRD), 394 pp.,
- Postel, E., 1950. La pêche en Guinée Konakry et ses environs. In: Premier congrès des pêches et pêcheires dans l'Union Française d'Outre Mer, pp. 151-159, Institut Colonial de Marseilles.
- Postel, E. 1958. La pêche en Guinée. La pêche maritime, la pêche fluviale et la pisciculture, ?:286.
- Postel, E. 1965. Les thoniers congélateurs Français dans l'Atlantique africain. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographique*, 3(2):19-62.
- Ramos, A. G., Lorenzo, J. M., et Pajuelo, J. G. 1995. Food habits of bait-caught skipjack tuna *Katsuwonus pelamis* off the Canary Islands. In: International symposium on middle-sized pelagic fish held in Las Palmas de Gran Canaria, Ed. par C. Bas, J. J. Castro, et J. M. Lorenzo, *Scientia marina*, 59(3-4):365-369.
- Ramos, J. A. 2000. Characteristics of foraging habitats and chick food provisioning by tropical roseate terns. *Condor*, 102(4):795-803.
- Randall, J. E. 1967. Food habits of reef fishes of the West Indies. *Stud. Trop. Ocean. Miami*, 5:665-847.
- Roger, C. 1993. Relationships among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fisheries Oceanography*, 3:1-9. *tel que cité dans FishBase*.
- Sala, E., et Ballesteros, E. 1997. Partitioning of space and food resources by three fish genus *Diplodus* (Sparidae) in a Mediterranean rocky infralittoral ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 152:273-283. *tel que cité dans FishBase*.
- Saldanha, L. 1988. Notes sur le régime alimentaire de deux poissons de profondeur: *Alepocephalus bairdii* et *Bathypterois dubius*. *Cybium*, 12:169-171.
- Schintu, P., Passariello, M., Belluscio, A., et Ardizzone, G. D. 1994. Growth and diet of *Bothus podas* (Pisces: Bothidae) in the Central Mediterranean Sea. *Scientia marina*, 58(4):359-361.
- Sidibé, A., 2001. Première évaluation par l'approche analytique du petit capitaine (*Galeoides decadactylus*) en Guinée. In: Evaluation des stocks par l'approche globale et évaluations d'abondance. Rapport de la réunion du groupe "Analyses monospécifiques", Mindelo, 10-12 octobre 2001. pp. 43-45, Ed. par D. Gascuel et M. Laurans, Système d'information et d'analyses des pêches (SIAP/FIAS), Vol. Document technique No 2., 64 pp.
- Sierra, L. M., Claro, R., et Popova, O. A., 1994. Alimentacion y relaciones tróficas. In: Ecología de los Peces Marinos de Cuba. pp. p. 263-284, Ed. par R. Claro, Instituto de Oceanología Academia de Ciencias de Cuba and Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Mexico,
- Silva, A. 1999. Feeding habits of John Dory, *Zeus faber*, off the Portuguese continental coast. *Journal of Marine Biology Association U.K.*, 79:333-340.
- Smale, M. J. 1991. Occurrence and feeding of three shark species, *Carcharhinus brachyurus*, *C. obscurus* and *Sphyraena zygaena*, on the eastern Cape coast of South Africa. *South African Journal of Marine Sciences*, 11:31-42. *tel que cité dans FishBase*.
- Smith, A. C., et Nol, E. 2000. Winter foraging behavior and prey selection of the semipalmated plover in coastal Venezuela. *Wilson Bulletin*, 112:467-472.
- Stanford, R., Lunn, K., et Guénette, S., 2001. A preliminary model of the Atlantic coast of Morocco for the mid-1980s. In: Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses. pp. 314-344, Ed. par S. Guénette, V. Christensen, T. Pitcher, et D. Pauly, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada, Vol. 9(4) 344 pp.
- Tientcheu, J. Y., et Djama, T. 1994. Food habit of two sciaenid fish species (*Pseudotolithus typus* and *Pseudotolithus senegalensis*) off Cameroon. Naga. Manila, 17(1):40-41.
- Trates, A., et Heise, K., 1996. Marine mammals. In: Mass-Balance Models of North-eastern Pacific ecosystems Ed. par D. Pauly, V. Christensen, et N. Haggan, University of British Columbia, Fisheries Centre. Vol. 4 (1) 129 pp.
- Troadec, J. P., 1971. Biologie et dynamique d'un Sciaenide ouest-africain *Pseudotolithus senegalensis* (V.). Documents Scientifiques du Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan, Orstom, Vol. 2(3), 225 pp.

- Tudela, S., et Palomera, I. 1997. Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (Northwest Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series*, 160:121-134.
- Wada, Y., 1996. Marine mammals and birds. In: *Mass-Balance Models of North-eastern Pacific Ecosystems*. p. 71, Ed. par D. Pauly, V. Christensen, et N. Haggan, Fisheries Centre of the University of British Columbia, Vancouver, BC, 129 pp., Vol. 4(1).

STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE MARINE ECOSYSTEM OFF SIERRA LEONE FOR THREE TIME PERIODS: 1964, 1978 AND 1990¹

Johanna J. Heymans

*Fisheries Centre, University of British Columbia,
2259 Lower Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4, Canada;
Email: s.heymans@fisheries.ubc.ca*

Jan Michael Vakily

*BFAR/GTZ Visayan Sea Coastal Resources & Fisheries Management (VisSea) Project,
BFAR, Regional Office VI, Muelle Loney Str., Iloilo City, 5000;
E-mail: michael.vakily@gtz.de*

ABSTRACT

We present the key feature of a quantitative food web model for the shelf and slope waters off Sierra Leone, constructed using the Ecopath with Ecosim software. Three periods are represented: 1964, 1978 and 1990. The 1964 model was based on data from the Guinean Trawling Survey, complemented with field data on lower trophic levels gathered in the late 1950/early 1960s and published by A.R. Longhurst. The 1978 model was based on fish abundance data from an ex-USSR survey, along with related, scattered fisheries information. The 1990 model was based on a fair amount of existing fisheries data, along with the results of a Spanish trawl survey. Demersal fish biomass appears to have declined linearly from 1964 to 1990, due to the massive increase of the catches of distant water fleets operating in Sierra Leone, resulting in different flow structures for the food webs of these two periods.

RÉSUMÉ

Nous présentons les caractéristiques principales d'un modèle trophique quantitatif pour la Zone Economique Exclusive de la Sierra Léone, construit à l'aide du logiciel Ecopath with Ecosim. Trois périodes sont représentées : 1964, 1978 et 1990. Le modèle de 1964 est basé sur des données de la campagne de pêche au chalut de Guinée « GTS », complété avec des données sur les invertébrés pélagiques et benthiques de la fin des années 1950/début des années 1960 publiées par A.R. Longhurst. Pour le modèle de 1978, nous possédons des données d'abondance de poissons provenant d'une campagne de l'ex-Union soviétique et diverses informations sur la pêche. Pour l'année 1990, il existe une quantité considérable de données sur la pêche, incluant les résultats d'une campagne de chalutage espagnole. La biomasse de poissons démersaux semble avoir diminué linéairement de 1964 à 1990, en raison de l'augmentation massive des captures des flottilles étrangères pêchant en Sierra Léone. En conséquence, la structure des réseaux trophiques a été grandement modifiée pendant cette période.

INTRODUCTION

Sierra Leone lies between 7°N and 10°N with a coastline stretching over 500 km and including Banana, Turtle and Sherbro Islands, as well as other islets. The total area of Sierra Leone's 200 mile exclusive fishing zone (EFZ) is 168 000 km², of which nearly 15% is less than 200 m deep and 17% is less than 500 m. The area of the continental shelf up to a depth of 200 m is approximately 27 500 km² (Ssentongo and Ansa-Emmim 1986, and see Figure 1).

¹ Cite as: Heymans, J.J., Vakily, J.M. 2004. Structure and dynamics of the marine ecosystem off Sierra Leone for three time periods : 1964, 1978, 1990, p. 160-169. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

Sierra Leone's resources are exploited by both artisanal and industrial fisheries, and the catches of the artisanal sector represents 90% of national fish landings (Ramos Martos *et al.* 1991).

Sierra Leone's fishery resources are concentrated on a shelf of about 27 000 km², stretching from 7°N to 10°N along the Eastern Central Atlantic Coast of Africa (Jalloh 1992). The shelf is wider in its northern part, approximately 140 km, and narrows down to around 32 km further south. Figure 1 shows the main trawling grounds off Sierra Leone, which are – from north to south - the Melatori grounds (1) near the Guinea border, Banana Island (2), Sherbro Island (3), Dengar (4) and Suliman (5) near the Liberian border (Brainerd 1980). The coastline features many estuaries fringed by mangroves (Jalloh 1992).

The hydrographic regime of Sierra Leone is characterized by a fairly stable, shallow thermocline at 'mid-shelf' depth due to its isolation from the seasonal coastal upwelling off North-West Africa and the central Gulf of Guinea by the Bissagós Archipelago in the north and the shoals of Saint Ann in the south. The western tip of Sherbro Island separates the two major currents influencing the shelf: the eastward flowing equatorial counter current (Guinea Current), which influences the narrow southern shelf, and the (seasonal) southward extension of the Canary current, which predominates in the wider northern shelf (Jalloh 1992). Sierra Leone is located in the southern extension of the north-west African upwelling zone, but its influence is reduced compared to that in areas further north.

FUNCTIONAL GROUPS

We present in the following the functional groups included in our food web models, and the sources used for their parameterization; for the fishes, this covers three different periods, represented by the year 1964, 1978 and 1990.

Phytoplankton. Information on phytoplankton in Sierra Leone was scarce; a study by Longhurst (1983) gives the biomass of phytoplankton in the 1950s as 612-3 281 mgC·m⁻² for estuaries and 540-819 mgC·m⁻² for the continental shelf in the wet and dry seasons respectively. This study used a C: Chl *a* ratio of 25, which leads to a chlorophyll *a* biomass of 49 t·km⁻² and 6 t·km⁻² respectively for estuaries and continental shelf. However, the primary production and annual production of Sierra Leone in 1999, obtained from SeaWiFS (www.me.sai.jrc.it), are estimated at 233·gC·m⁻²·year⁻¹ or 2 099 t wet weight·km⁻²·year⁻¹, using the Carbon: wet weight conversion ratio 9 in Pauly and Christensen (1995). Combining this with the P/B ratio of phytoplankton in the adjacent Guinean ecosystem (84 year⁻¹; Guénette and Diallo, this vol.), the biomass of primary producers was estimated at 25 t wet weight·km⁻².

Detritus. The biomass of the detritus pool was estimated from an empirical equation in Pauly *et al.* (1993):

where D = detritus standing stock in $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}$, PP = primary productivity in $(\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{year}^{-1})$ and E = euphotic depth (m). The average primary production obtained from SeaWiFS ($233 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$) and the euphotic depth (similar to the mixing layer depth, 40 m; Longhurst, 1983) lead to an estimate of $153 \text{ t}\cdot\text{km}^{-2}$ for the detritus pool.

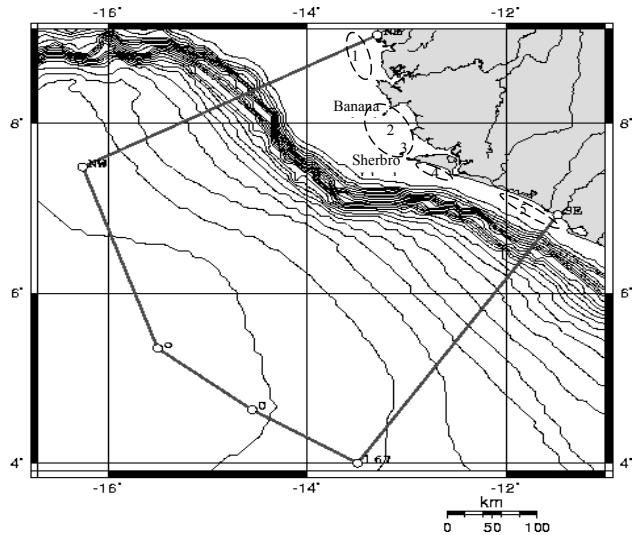


Figure 1. Map of Sierra Leone showing the model area and the major fishing grounds, namely Melatori (1), Banana Island (2), Sherbro (3), Dengar (4) and Sulima (5). Adapted from Brainerd (1980).

Zooplankton. Bainbridge (1960) reported that off Cape Sierra Leone, the greatest quantities of zooplankton occurred from October to February, when cladocerans and copepods were prevalent. From March to September, the zooplankton was less abundant, and the species composition more varied. Longhurst (1983) divides the zooplankton community off Sierra Leone into herbivorous, omnivorous and carnivorous zooplankton. The herbivores include *Eucalanus*, *Oithona*, *Paracalanus*, *Penilia*, *Oikopleura*, *Thaliacea* and *Creseis*; the omnivores include *Acartia*, *Centropages*, *Temora*, *Lucifer*, *Ostracoda*, *Mysidacea*, and *Cumacea*, while the carnivores include *Corycaeus*, *Labidocera*, *Oncaeae*, *Pontella*, *Sapphirinia*, *Schmackeria*, *Unidinella*, *Evdane*, *Hyperidae*, *Chaetognatha* and *Aglantha*. The biomass estimates for these three groups varied from 11-66 mgC·m⁻² for herbivores, 27-33 mgC·m⁻² for omnivores and 19-42 mgC·m⁻² for carnivorous zooplankton in the wet and dry season, respectively. Based on a carbon wet weight ratio of 1gC = 0.052 g wet weight (Longhurst 1983), this would corresponds to 0.74 t·km⁻², 0.58 t·km⁻² and 0.59 t·km⁻² for herbivores, omnivores and carnivores, respectively, which is unrealistically low. Thus, the biomasses were estimated by using turnover rates obtained from Villy Christensen (*Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC, pers. comm.): 40 year⁻¹ for herbivorous zooplankton and 10 year⁻¹ for carnivorous zooplankton.

The diet of zooplankton was derived from that used in the Azores (Guénette and Morato 2001). Therein, small zooplankton consumed 90% phytoplankton and 10% detritus, while large zooplankton diet consisted of 10% detritus, 10% phytoplankton, 78% small zooplankton and 2% cannibalism.

Benthos. The benthos of the continental shelf of tropical West Africa closely resembles that of the Mediterranean and Western Europe (Longhurst 1959). Densities off Gambia and Senegal, however, are usually higher than that off Sierra Leone. Moreover, in Sierra Leone, densities are higher in the estuaries than on the open shelf (Longhurst 1959). The mollusk species include *Ostrea* (*Crassostrea*) *tulipa*, *Arca senilis*, *Cymbium neptuni*, *C. proboscideum* and *Tonna galea* (Okera 1976). *Chama*, *Donax*, *Tellina* and *Tagelus angulatus* are species that are sought for human food, with the rock oyster (*Crassostrea denticulata*) and the gastropod *Cymbium* also of importance (Okera 1976).

In Sierra Leone, the thermocline separates two distinctly different benthos communities. Above the thermocline, the species composition is characterized by a *Venus* community (Longhurst 1983), which is mainly found on sand and shell-sand, and an *Amphioplus* community associated with mud, shelly, and sandy mud. The species in the *Venus* community include *Aloidis sulcata*, *Lathyrus filosus*, *Clavatula muricata*, *Venus declivis*, *Crepidula porcellana*, *Strombus bubonius*, *Glycimeris* spp., *Clavatula nifat*, *Mactra glabrata*, *Diogenes pugilator*, *Paguristes* spp., *Branchiostoma* spp., some brachyuran crabs and porcellanids. As well, there is an *Amphioplus* community on mud, shelly and sandy mud, also above the thermocline, which includes *Amphioplus congensis*, *Ochetostoma mercator*, *Sipunculus titubans*, *Callianassa guineensis*, *Upogebia* spp., *Alpheus floridanus*, *Tellina nymphalis*, *Cultellus tenuis* and *Aloidis dautzenbergi*.

The benthos below the thermocline is comprised of pennatulids, holothurians, crinoids, galatheid crabs and polychaetes, especially the quill worm *Hyalonoecia*, which is also found very frequently in the stomachs of demersal fish. The relative distribution of individual species of this deep benthos follows the nature of the substrate rather than depth, down to the shelf break at 200 m (Longhurst and Pauly 1987).

The biomass of the benthos community was calculated by assuming that 1gC = 0.1 g wet weight (Longhurst 1983), which gives a biomass of 12.4 t·km⁻² and 14.0 t·km⁻² respectively for muddy and sandy substrates. These values are similar to the 10 t·km⁻² estimated for the biomass off the Saint Ann shelf by Longhurst (1959). However, the benthos of Guinea has a much larger biomass, of 120 t·km⁻² on the continental shelf, and 59 t·km⁻² over the whole area of the EEZ (Guénette and Diallo, this vol.). Thus, the biomass was estimated using an Ecotrophic efficiency of 0.95 and the P/B and Q/B estimates (1.8 year⁻¹ and 25 year⁻¹, respectively) of Longhurst (1983).

The diet composition of the benthos diet was adapted from the diet for sea stars and other benthos in the Azores (Guénette and Morato 2001): 2% of the diet was assumed to be cannibalism (sea stars and other predators on benthic animals), 15% was derived from small zooplankton, 3% from primary producers, while the remainder (80%) consisted of detritus.

Crustaceans and cephalopods. The crustaceans include commercial crabs, shrimps and lobsters as well as all other, non-zooplanktivorous crustaceans. Estimating the biomass of this group was not

possible, and this were left for Ecopath to estimate, using P/B (5.5 year^{-1}) and Q/B (20 year^{-1}) ratio assumed to be similar to those in Guinea (Guénette, and Diallo, this vol.). The diet of crustaceans was assumed to be similar to that of shrimps, crabs and lobsters in the Azores (Guénette and Morato 2001). Crustaceans consumed mostly benthos (50%), large and small zooplankton (10% each), detritus 25% and 5% of the group fell victim to cannibalism.

The cephalopods include both commercial and non-commercial species of squid, cuttlefish and octopus. Their biomass was estimated by Ecopath after the diet composition and the P/B and Q/B ratios obtained for Guinea (Guénette and Diallo, this vol.) were entered into the present model.

Marine mammals. The marine mammals, assumed to be the same as the Guinéan model (see Guénette and Diallo, this vol.), were divided into baleen whales and toothed whales (which also include dolphins). The baleen whales included minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*), sei (*B. borealis*), Bryde's whale (*B. edeni*), blue whales (*B. musculus*), fin whales (*B. physalus*) and humpback whales (*Megaptera novaeangliae*). Toothed whales include the pygmy sperm whale (*Kogia breviceps*), dwarf sperm whale (*K. simus*), sperm whale (*Physeter macrocephalus*), Gervais' beaked whale, (*Mesoplodon europaeus*), Cuvier's beaked whale (*Ziphius carvirostris*), pygmy killer whale (*Feresa attenuata*), short-finned pilot whale (*Globicephala macrorhynchus*), killer whale (*Orcinus orca*), melon-headed whale (*Peponocephala electra*), false killer whale (*Psuedorca crassidens*), common dolphin (*Delphinus delphis*), Atlantic hump-backed dolphin (*Sousa teuszii*), striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*), short-snouted spinner dolphin (*S. clymene*), long-snouted spinner dolphin (*S. longirostris*), pan-tropical spotted dolphin (*S. attenuata*), Atlantic spotted dolphin (*S. frontalis*), rough-toothed dolphin (*Steno bredanensis*), bottlenose dolphin (*Tursiops truncates*) and Risso's dolphin (*Grampus griseus*).

Table 1. Diet (%weight) of baleen and toothed whales (adapted from Kaschner *et al.* 2001).

	Functional groups	Baleen whales	Toothed whales
2	Toothed whales	—	0.04
3	Turtles	—	0.04
4	Birds	—	0.04
14	Small pelagic invertebrate feeders	3	1.00
15	Scads, horse mackerel and mackerel	3	1.00
16	Bonga shad	—	1.00
17	Sardinellas	3	1.00
26	Mullets	—	3.00
28	Medium demersal invertebrate feeders	—	3.00
29	Small demersal predators	—	3.00
31	Small demersal invertebrate feeders	—	3.00
33	Small bathy-demersal invertebrate feeders	2	3.00
35	Medium bathypelagic invertebrate feeders	2	—
36	Small bathypelagic predators	2	—
37	Mesopelagics	4	6.00
38	Cephalopods	4	68.0
40	Benthos	—	5.00
41	Large zooplankton	75	—

The biomass of baleen and toothed whales were assumed to be similar to that estimated for Morocco by Stanford *et al.* (2001): $0.03 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ and $0.06 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ respectively. Trites and Heise (1996) suggest P/B ratios of 0.02 and 0.07 year^{-1} respectively. Diet composition (Table 1) and gross conversion efficiencies of 4.8 and 14.6 year^{-1} , respectively for baleen and toothed whales were estimated from Kaschner *et al.* (2001).

Turtles. The turtles include the loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*), the green sea turtle (*Chelonia mydas*), which has been observed to nest in Sierra Leone and the leatherback turtle (*Dermochelys coriacea*), which nests on Sherbro (Fretey 2001). Olive Ridley sea turtle has been sighted on the Isle of Baki in Sierra Leone and the hawksbill sea turtle (*Eretmochelys imbricata*) is also present, and associated with coral reefs and mangroves (Fretey 2001). The biomass ($0.01 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$), diet, gross conversion efficiency (3.5) and annual turnover rate (0.15 year^{-1}), of turtles were assumed to be similar to the values obtained for Guinea (Guénette and Diallo, this vol.).

Birds. The biomass, diet, turnover rate and gross conversion efficiency of birds were assumed to be similar to those of Guinea (Guénette and Diallo, this vol.).

Fish. The fish groups used here were defined to be the same as that in the Guinea model of Guénette and Diallo (this vol.). The main pelagic stocks in the Sierra Leone area are sardinellas and bonga shad, which are caught mainly by artisanal fisheries (Troadec and Garcia 1980; Vakily 1992), while the main demersal stocks include catfish, mullets, threadfins, sickle- and spadefish, and other predators and invertebrate feeders.

Since the late 1950s, the fish stocks of West Africa have been much depleted, and their species composition have changed (Longhurst 1983). Moreover, up to 1990, the catches officially reported by Sierra Leone to FAO do not necessarily reflect the actual catches taken from the area, as they do not include catches made by foreign vessels (Vakily 1992). However, a time series of such catches is available for the years 1971 to 1990 (Vakily 1992). Biomass estimates are available from various trawl surveys, viz. the Guinean Trawl Survey (GTS) of 1964 (Williams 1964, 1968), an ex-USSR 'semi-quantitative' survey in 1978, and a Spanish trawl (STS) survey in 1990 (Ramos Martos *et al.* 1991).

REFERENCE PERIOD 1964

The GTS carried out in 1964 covered depths from 15–600 m depths along six transects in Sierra Leone. The area from 0–500 m covers 28 727 km², which is the area used for to prorate the biomass for the total area of 168 068 km². The biomass for 1964 was calculated by applying retention factors for each group. The retention factor is a measure of the fraction of the total biomass that was in the path of the trawl that was assumed to be actually retained by the net (Table 2). These retention factors are in accordance with those used for Guinea (Guénette and Diallo, this vol.).

Table 2. Biomass (tonnes) of marine species off Sierra Leone for 1964, based on the Guinean Trawl Survey (Brainerd 1980), 1978, an ex-Soviet trawl survey, and for 1990, a Spanish trawl survey (Ramos Martos *et al.* 1991).

	Functional Groups	Assumed retention	1964 Biomass (t)	1978 Biomass (t)	1990 Biomass (t)
5	Large deep sharks and rays	0.10	9 124	916	4 562
6	Large coastal sharks and rays	0.10	7 584	265	2 412
7	Medium deepwater sharks and rays	0.01	—	—	1 815
8	Medium coastal sharks and rays	0.10	6 960	60	8 514
9	Large tuna	0.01	156 167	—	—
10	Small tuna	0.10	19	492	—
11	Large pelagic predators	1.00	2 876	1 324	—
12	Jacks	1.00	4 246	1 806	—
13	Small pelagic predators	0.01	278 995	30 226	—
14	Small pelagic invertebrate feeders	0.10	741	12 816	—
15	Scads, horse mackerel and mackerel	0.10	24 039	23 776	—
16	Bonga shad	0.50	—	—	—
17	Sardinellas	0.10	24 039	1 925	—
18	Groupers	0.50	2 687	1 283	14 437
19	Croakers	0.50	6 563	2 687	352
20	Giant African threadfin	0.10	—	—	—
21	Large demersal predators	0.50	17 251	7 765	2 053
22	Large demersal invertebrate feeders	0.50	2 090	222	499
23	Medium demersal predators	0.50	17 266	80 243	14 343
24	Catfish	0.10	2 671	1 638	—
25	Sickle- and spadefish	0.50	1 509	45	52
26	Mullets	0.10	19	35	1 666
27	Lesser African threadfin	0.50	1 236	450	289
28	Medium demersal invertebrate feeders	0.50	25 728	4 465	1 660
29	Small demersal predators	0.50	2 815	3 132	5 070
30	Royal threadfin	0.10	390	483	—
31	Small demersal invert feeders	0.50	24 094	29 971	3 250
32	Large bathydemersal predators	0.01	390	506	3 202
33	Small bathydemersal invertebrate feeders	0.01	52 446	—	2 729

34	Large bathypelagic predators	0.01	—	—	—
35	Medium bathypelagic invert feeders	0.01	—	—	—
36	Small bathypelagic predators	0.01	—	—	—
37	Mesopelagics	0.01	—	—	—
	Total demersal biomass		671 945	206 534	66 905

According to FAO statistics, total annual catch of marine species in Sierra Leone waters for 1964 was 29 100 t. As is often the case though, these catch statistics were highly aggregated. On the other hand, Brainerd (1980) gave a detailed account of the demersal catches made by ten foreign trawlers operating off Sherbro Island in 1964. These catches included 2 365 t caught by vessels from Sierra Leone, Liberia, Japan, the Côte d'Ivoire, Senegal and Ghana (Brainerd 1980). Catches by vessels from the ex-USSR were not available, although it is known that ex-USSR vessels fished for shrimp in Sierra Leone during 1964 (J. Alder, *Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC, pers. comm.). The species composition of the catches made by these ten vessels were used to disaggregate the FAO catch statistics to the extent possible (Table 3).

Table 3. Catches (t) reported to FAO by Sierra Leone for 1964.

	Functional groups	Industrial catches	Artisanal catches	Total catches
6	Large coastal sharks and rays	58	—	58
8	Medium coastal sharks and rays	78	64	142
11	Large pelagic predators	46	—	46
15	Scads, horse mackerel and mackerel	3	—	3
16	Bongo shad	—	4 700	4 700
17	Sardinella	—	10 600	10 600
19	Croakers	627	1 473	2 100
20	Giant African threadfin	7	—	7
21	Large demersal predators	90	1 510	1 600
24	Catfish	143	—	143
25	Sickle- spadefish	287	—	287
27	Lesser African threadfin	428	—	428
28	Medium demersal invertebrate feeders	173	27	200
29	Small demersal predators	397	597	994
31	Small demersal invertebrate feeders	25	7 567	7 592
38	Crustaceans	3	97	100
39	Cephalopods	—	100	100
	Total	2 365	26 735	29 100

The catches reported to FAO by Sierra Leone included those catches consisted predominantly of artisanal fisheries catches (Table 3). The group reported as '*Dasyatis*' by the industrial fishery was broken down into large and small coastal sharks and rays (Groups 6 and 8), by taking account of their relative biomasses at that time. Medium sharks were considered to be only coastal (Group 8), as the biomass of deep water sharks was not available from the GTS. The catch of small perciforms was divided into small demersal predators and invertebrate feeders (Groups 29 and 31), based on their relative abundance in the GTS catches.

REFERENCE PERIOD 1978

Demersal biomass estimates for 1978 (Table 2) were obtained from ex-USSR trawl surveys similar to that referred to in AtlantNIRO (1987), while the corresponding catches were obtained from various sources.

The catches for 1978 included data obtained for the national trawl and artisanal fleets, as well as the foreign fleets from the USSR, Ghana (Brainerd, 1980), Korea (Lim and Zhang 1980) and from Spain's prawn fishery (FAO 1992). However, the catch data from three Spanish hand-liners (Brainerd 1980) that started operating in May 1978 were not available. The catch of the Sierra Leone artisanal fishery in 1978 amounted to approximately 43 000 t of mostly small pelagic fishes. Catch statistics also list 13.4 t of unidentified catch, here assumed to consist of benthic invertebrates. The national industrial fleet consisted of 9 midwater and bottom trawlers, and caught approximately 6 000 t (Brainerd 1980).

The 65 foreign vessels operating in Sierra Leone waters in 1978 included shrimp trawlers as well as stern trawlers capable of bottom and midwater fishing (Brainerd 1980). The total annual catch of all fishing fleets combined were 120 000 t and Table 4 gives a breakdown by species and fishing fleets. For the catches of the foreign industrial fishing fleets the following assumptions were made to disaggregate catches further into functional groups:

Table 4. Catches (tonnes) by the artisanal fishery, the national industry and foreign industrial fishing fleets in Sierra Leone waters, in 1978 (compiled and adjusted from various sources, see text).

Functional groups	Artisanal	National	USSR	Ghana	Spanish	Korea	Total
7 Medium deep sharks and rays	–	53	65	–	–	–	118
8 Medium coastal sharks and rays	1 466	20	1 848	1	–	–	3 335
9 Large tuna	–	–	218	–	–	7	225
10 Small tuna	544	42	175	2	–	–	762
11 Large pelagic predator	753	459	1 752	10	–	3	2 978
12 Jacks	473	3	8 050	165	–	198	8 889
14 Small pelagic invertebrate feeders	2 862	–	3 557	–	–	–	6 419
15 Scads and mackerels	22	13	707	13	–	17	771
16 Bonga shad	19 599	–	–	–	–	–	19 599
17 Sardinellas	6 913	–	25 209	1	–	584	32 707
18 Groupers	–	–	8	–	–	–	9
19 Croakers	4 111	2 178	2 332	172	–	2	8 794
20 Giant African threadfin	572	43	207	4	–	7	832
21 Large demersal predators	115	223	487	42	–	12	879
22 Large demersal invertebrate feeders	–	–	1	–	–	1	1
23 Medium demersal predators	48	17	3 942	17	–	199	4 223
24 Catfish	772	336	600	3	–	7	1 717
25 Sickle- & spadefish	68	471	25	1	–	1	566
26 Mullets	1 061	–	–	–	–	–	1 061
27 Lesser African threadfin	381	406	–	17	–	–	803
28 Medium dem. invertebrate feeders	1 164	1 014	4 510	63	–	13	6 763
29 Small demersal predator	–	338	851	339	–	8	1 536
30 Royal threadfin	1 596	–	–	27	–	–	1 623
31 Small demersal invertebrate feeders	71	69	15 456	70	–	87	15 753
38 Cephalopods	–	–	230	2	–	558	790
39 Crustaceans	143	14	71	2	39	15	285
40 Benthos	13	–	13	–	–	–	26
Total	42 746	5 699	70 315	950	39	1 719	121 468

Ghanaian fleet: Catches included 439 t of unidentified fish, here assumed to be proportional to those groups caught by the national industrial fleet, which were not separately listed in the catch statistics of the Ghanaian fleet (Group # 15, 23, 29, and 31);

Korean fleet: The total catch of the Korean fleet operating off West Africa was approximately 63 000 t in 1978, of which 1 700 t were caught off Sierra Leone (Lim and Zhang 1980). The Korean catches included 824 t of unidentified fish, here apportioned to all those groups occurring in the ex-USSR catch statistics, which had no separate mentioning in the Korean catch statistics (Group # 9, 11, 12, 15, 17, 20, 24, and 25);

USSR fleet: The total catch was about 70 000 t. This included 17 891 t mixed juvenile fish, which was apportioned to all relevant groups proportionally to their relative abundance in the total catch (Group # 7, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 28, 29, and 31). The USSR catch also included 17 708 t of “inedible” fish (according to Brainerd 1980), which, using the same approach, were apportioned to Group # 7, 8, 11, 14, 21, 22, 23, 28, 29, 31, and 40.

REFERENCE PERIOD 1990

The catch data used for 1990 were obtained from the *Sea Around Us Project* catch database of catches (Reg Watson, *Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC, pers. comm.) and the fleet composition was assumed to be similar to that of the 1978 model.

In 1990 the artisanal fishery in Sierra Leone comprised some 6400 fishing crafts ranging from small dugout canoes to the 15 m long planked 'Ghana boats' (Vakily 1992). According to Vakily (1992) the total annual catch was about 50 000 t, but when using the *Sea Around Us Project* database, the catch was estimated at approximately 41 000 t.

About 128 shrimp trawlers were operating in the early 1990 on the Sherbro shelf of Sierra Leone (Showers 1991, cited in Vakily, 1992). The average number of industrial fishing vessels in the 1980s was approximately 170, which has increased to about 300 in 1987, the last year for which Vakily (1992) provides data. Offshore, tunas and other large pelagics were exploited in 1990, but no monitoring was taking place; details are only available for the seven vessels of the ex-USSR tuna fleet, which caught 8 000 t (Vakily 1992). The tuna catch for 1990 was estimated, based on the FAO tuna catch atlas (www.fao.org/fi/statist/FISOFT/FISHPLUS.asp) at approximately 3 600 t. The total catch obtained from the SAUP database for 1990 was approximately 130 000 t, and the catch breakdown is given in Table 5.

Table 5. Catches recorded in Sierra Leone waters for 1990 (compiled from different sources, see text).

	Functional Group	Artisanal fleet	Industrial fleet	Total catch
6	Large coastal sharks and rays	—	0.3	0.3
7	Medium deep sharks and rays	—	74	74
8	Medium coastal sharks and rays	152	193	345
9	Large tuna	—	3609	3609
10	Small tuna	1444	578	2023
11	Large pelagic predators	375	1108	1483
12	Jacks	160	2848	3008
13	Small pelagic predators	—	47	47
14	Small pelagic invertebrate feeders	9217	11452	20668
16	Bonga shad	19986	—	19986
17	Sardinellas	5226	19500	24726
18	Groupers	—	39	39
19	Croakers	1175	1339	2515
21	Large demersal predators	1056	7020	8076
23	Medium demersal predators	1	114	115
24	Catfish	214	263	477
25	Sickle- and spadefish	12	89	101
26	Mullets	173	—	173
27	Lesser African Threadfin	217	241	458
28	Medium demersal invertebrate feeders	171	821	992
29	Small demersal predators	—	1463	1463
30	Royal threadfin	145	2	147
31	Small demersal invertebrate feeders	14	3007	3020
33	Small bathydemersal invertebrate feeders	—	2	2
34	Large bathypelagic predators	—	16	16
38	Cephalopods	—	3797	3797
39	Crustaceans	599	595	1194
40	Benthos	3	3	6
	Total	41214	88428	129642

Relative biomass estimates are available from the 1990 Spanish trawl survey (Ramos Martos *et al.* 1991); however, no trawling speed is given in the abovementioned reference, and therefore the total biomass could not be calculated. Instead, the biomass was inferred indirectly, based on a few key assumptions:

First, it was assumed that the 1964 biomass (approximately 181 000 t for demersal species), was close to the unexploited biomass (B_0) of the Sierra Leone ecosystem. Of course, the Sierra Leone ecosystem had been fished by artisanal and industrial fisheries before 1964, but the catch was very low, so it can be assumed that the biomass could be close to B_0 ;

The second assumption is that the catch of 1990 was close to Maximum Sustainable Yield (MSY). From the *Sea Around Us Project* database and Figure 2 in Vakily (1992), it can be inferred that the catch in the late

1980s was more or less stable, and it is therefore assumed that the system had reached 'MSY.' [Note that the *Sea Around Us Project* database (Reg Watson, *Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC, pers. comm.) indicates catches of about 130 000 t, i.e., lower than in Vakily (1992)].

The third assumption is that the Fox's version of the surplus production model (Fox 1970) applies, thus, $B_{MSY} = 0.37 \cdot B_0$.

This leads to an estimated biomass of 67 000 t of demersal fishes for Sierra Leone in 1990. Given their 1990 catch, this corresponds to a fishing mortality of 1.9 year^{-1} , which is rather high, implying that the 1964 and 1990 biomass are too low. This suspicion is confirmed when we estimate the values of M which would satisfy the famous equation of Gulland (1971):

where P_y is the potential yield (i.e., an as yet unrealized 'MSY'). Given our assumed values of MSY and B_0 , this would lead to an estimate of $M \approx 1.4 \text{ year}^{-1}$, which is about 2-3 times the value of M for the species making up the bulk of the demersal biomass. This suggests that the 1964 and 1990 demersal biomass estimates from Sierra Leone are too low, notwithstanding that the Gulland equation tends to overestimate P_y , and hence the M estimate calculated here. On the other hand, the two biomass estimates, for 1964 and 1990, nicely bracket the 1978 estimate based on the ex-USSR data (Figure 2), suggesting coherence.

CONCLUSION

The structured information presented appears sufficient for the construction of three quantitative food web models, representing the years 1964, 1978, and 1990, especially if the recent version of Ecopath is used, which allows adjusting the diet composition of one period to that of another, with different biomasses, assuming that a group's 'electivity' via-à-vis other groups, i.e., their food preference, remain constant (V. Christensen, *Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC, pers. comm.).

During the construction of these models, however, the possibility will have to be considered that demersal biomasses may have been systematically underestimated off Sierra Leone, and/or that demersal catches are overestimated, a less likely possibility.

In any event, these models, in turn, can be used to identify the biomasses which enable a transition from a high biomass system in the 1960 to a low in the 1990s, and to determine the fleet configuration which would allow a reversal of this trend, while continuing to provide options for earning foreign currencies from fishing licenses and supplying local markets with fish, both urgently needed to help rebuild the economy of Sierra Leone.

REFERENCES

- AtlantNIRO, 1987. Report of the results of the joint fisheries investigations in Sierra Leonean waters in 1983-86. ATLANT NIRO
Kaliningrad, U.S.S.R.
Bainbridge, V. 1960. The Plankton of Inshore Waters off Freetown, Sierra Leone. Her Majesty's Stationery Office, London.

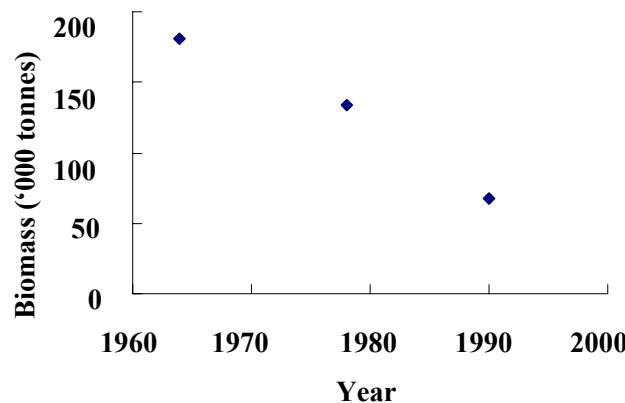


Figure 2. Estimated biomass of demersal species off Sierra Leone from a stratified random survey (1964), a ‘semi-quantitative’ trawl survey (1978) and inferences from surplus production modeling (1990), suggesting a steady decline from the 1960s to the 1990s that is compatible with the high catches of demersal species. This trend is likely to be correct, even if the absolute biomass values need re-estimation.

- Brainerd, T. R. 1980. The demersal fisheries of Sierra Leone with notes on recent research surveys, p. 25-50. In: Report of the second ad hoc working group on Coastal demersal stocks from Southern Mauritania to Liberia (CECAF Statistical Divisions 34.3.1 and 34.3.3). FAO, Dakar, Senegal.
- FAO. 1992. Groupe de travail COPACE sur les ressources demersales du plateau et du talus continental de la Guinée-Bissau, de la Guinée et de la Sierra Léone. (Conakry, 4-9 février 1991). COPACE/PACE Séries 91/54. FAO, Rome. 206 p.
- Fox, W.W. 1970. An exponential yield model for optimizing exploited fish populations. Trans. Am. Fish. Soc. 99:80-88.
- Fretey, J. 2001. Biogeography and conservation of Marine Turtles of the Atlantic Coast of Africa. CMS Technical Series Publication 6, UNEP/CMS Secretariat. Bonn, Germany. 426 p.
- Guénette, S., and T. Morato. 2001. The Azores Archipelago, 1997, p. 241-270. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and analyses. Fisheries Centre Research Reports 9(4). University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada. [Available online from www.fisheries.ubc.ca].
- Gulland, J.A. (Editor). 1971. The fish resources of the oceans. FAO/Fishing News Books, Ltd., Surrey, England. 255 p.
- Jalloh, A. 1992. Estimation of the biomass of Carangids in Sierra Leone Waters, based on joint Sierra Leone - Soviet Fishery Surveys 1976 to 1990. B.Sc (Honours). Fourah Bay College, University of Sierra Leone, Freetown, Sierra Leone.
- Kaschner, K., R. Watson, V. Christensen, A.W. Trites and D. Pauly. 2001. Modeling and mapping trophic overlap between marine mammals and commercial fisheries in the North Atlantic, p. 35-45. In: D. Zeller, R. Watson, and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: catch, effort and national/regional data sets. Fisheries Centre Research Reports 9(5). University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada. [Available online from www.fisheries.ubc.ca].
- Lim, J. Y. and C. I. Zhang. 1980. Status of demersal catch by Korean trawlers in two CECAF statistical divisions 34.3.1 and 34.3.3, 1977-1978, p. 78-101. In: Report of the second ad hoc working group on Coastal demersal stocks from Southern Mauritania to Liberia (CECAF Statistical Divisions 34.3.1 and 34.3.3). FAO, Dakar, Senegal.
- Longhurst, A.R. 1959. Benthos densities off tropical West Africa. J. Cons. int. Explor. Mer. 25(1): 21-28.
- Longhurst, A. 1983. Benthic-Pelagic Coupling and Export of Organic Carbon from a Tropical Atlantic Continental Shelf-Sierra Leone. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 17: 261-185.
- Longhurst, A. and D. Pauly. 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press Inc. San Diego. 406 p.
- Okera, W. 1976. Bulletin of the Intitute of Marine Biology and Oceanography. 1(1), Fourah Bay College, University of Sierra Leone.
- Pauly, D. and V. Christensen. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. Nature 374: 255-257.
- Pauly, D., M. Soriano-Bartz and M.L.D. Palomares. 1993b. Improved construction, parameterization and interpretation of steady-state ecosystem models, p. 1-13. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Ramos Martos, A., S. Yraola, L. Fernandez Peralta, and J. F. Gonzalez-Jimenez. 1991. [Report of the fisheries survey cruise "Guinea 90"].
- Showers, P.A.T. 1991. Status of shrimp stocks of Sierra Leone. Paper presented at the National Seminar on Fishery Industries Development, 25-29 November 1991. Freetown, Sierra Leone. (Mimeo).
- Ssentongo, G. W., and M. Ansa-Emmim. 1986. Marine fishery resources of Sierra Leone: a review of exploited fish stocks. Programme for the development of Fisheries in the Eastern Central Atlantic. CECAF/ECAF 86/34, FAO, Rome.
- Stanford, R., K. Lunn S. and Guénette. 2001. A preliminary ecosystem model for the Atlantic coast of Morocco in the mid-1980s, p. 314-344. In: S. Guénette, V. Christensen and D. Pauly (eds.) Fisheries impacts on North Atlantic ecosystems: models and analyses. Fisheries Centre Research Report 9(4). University of British Columbia, Vancouver, BC, Canada. [Available online from www.fisheries.ubc.ca].
- Trites, A., and K. Heise. 1996. Marine mammals, p. 51-55. In: D. Pauly, V. Christensen and N. Haggan (eds.) Mass-Balance Models of North-eastern Pacific ecosystems. Fisheries Centre Reports Vol. 4 (1). University of British Columbia, Vancouver.
- Troadec, J. P., and S. Garcia. 1980. The fish resources of the Eastern Central Atlantic. Part 1: The resources of the Gulf of Guinea from Angola to Mauritania. FAO Fisheries Technical Paper 186.1, FAO, Rome.
- Vakily, J. M. 1992. Assessing and managing the marine fish resources of Sierra Leone, West Africa. Naga, Iclarm Quarterly 15:31-35.
- Williams, F. 1964. Report on the Guinean Trawl Survey. Organization of African Unity: Scientific, Technical and Research Commission, Lagos, Nigeria.
- Williams 1968. Report of the Guinean Trawl Survey. Vol I, II, III Publ. Sci. Tech. Res. Comm. Organ. Af. Unity. 159 p.

BIODIVERSITY OF THE NAMIBIAN EXCLUSIVE ECONOMIC ZONE: A BRIEF REVIEW WITH EMPHASIS ON ONLINE DATABASES¹

Maria Lourdes D. Palomares and Daniel Pauly

*The Sea Around Us Project, Fisheries Centre, University of British Columbia,
2259 Lower Mall, Vancouver, B.C. V6T 1Z4; Email: m.palomares@fisheries.ubc.ca*

ABSTRACT

A summary of available information on Namibian marine biodiversity is presented including the species' scientific and common names in English and Afrikaans, when available. This also includes a listing, when reported, of preferred habitat, status, national and international protective measures by species as well as biological information specific to Namibian locales. This review is based on data currently available from various sources through the Internet, i.e., searchable databases such as FishBase, a global database on fishes of the world, which was updated to include recently published information, including that presented in other chapters of this volume. An updated version of this national database will be maintained and kept available online (at www.seaaroundus.org) illustrating the type of 'minimum databases' that we believe maritime countries should create and maintain.

¹ The complete version of this paper, available as a pdf file at www.seaaroundus.org, should be cited as: Palomares, M.L.D., Pauly, D. 2004. Biodiversity of the Namibian Exclusive Economic Zone: a brief review with emphasis on online databases, p. 53-74. In: U.R. Sumaila, D. Boyer, M.D. Skogen and S.I Steinshamn (eds.) *Namibia's fisheries: ecological, economic and social aspects*. Eburon Academic Publishers. Delft, Netherlands.

ANALYSES

MASS-BALANCE MODELS OF OCEANIC SYSTEMS IN THE ATLANTIC¹

Marcelo Vasconcellos

*Centro de Estudos em Economia e Meio Ambiente,
Universidade Federal do Rio Grande,
Caixa Postal 474, Rio Grande, RS Brasil;
Email: marcelo.vasconcellos@vetorial.net*

Reg Watson

*Fisheries Centre, University of British Columbia,
2259 Lower Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4; Email: r.watson@fisheries.ubc.ca*

ABSTRACT

This report describes the methods and data sources used to estimate ecological parameters and to construct mass-balance models of oceanic ecosystem of the Atlantic using the Ecopath with Ecosim (EwE) software. Six models were constructed representing oceanic ecosystems of the North, Central and South Atlantic for the 1950s and the late 1990s (1997-1998). The first section of this report characterizes some of the fundamental characteristics of oceanic ecosystems which were captured in a model template for oceanic areas. The subsequent sections are devoted to individual functional groups, composed of species or group of species that share similar ecological functions, habitats and demographic characteristics, or represent important fisheries resources, such as tunas and swordfish. The last sections describe the approach used to balance the models in EwE and the adjustments made to the late 1990s model so that it could represent the ecosystem state in 1950.

A MODEL TEMPLATE FOR OCEANIC ECOSYSTEMS

What would be the essential characteristics of oceanic ecosystems that one needs to capture in an ecological model? Oceanic ecosystems present low overall productivity, and are dominated by pelagic (plankton-nekton) species communities. Approximately half of the total area of the open ocean is between the latitudes 25°N and 25°S, and 75% is between 45°N and 45°S, meaning that most oceanic ecosystems are within the tropical and subtropical zones (Mann 1984). Of importance to fisheries management is the fact that a large proportion of oceanic areas are beyond the margins of the continental shelves and mostly beyond the EEZs of countries, meaning that resources in these high seas areas are accessible to fleets of all countries (although some form of access control may apply, such as the quota allocations for tunas and billfishes).

The open ocean is characterized by horizontal and vertical physical-biological discontinuities which are useful for defining system boundaries and model structure. Based on geographical discontinuities in the physical processes affecting the stability of the mixed layer, Longhurst (1998) defined four major biomes in the world's oceans: Westerlies, Trades, Polar and Coastal biomes. According to the author the large oceanic areas of the Atlantic fall mostly within the Westerlies and Trades biomes. While in the first the main physical processes affecting the depth of the mixed layer are winds and irradiance, in the Trades biome it is the geostrophic adjustment to the trade wind regimes that conditions the dynamics of the mixed layer (Longhurst, 1998). Within each biome Longhurst (1998) defines biogeochemical provinces

¹ Cite as: Vasconcellos, M., Watson, R. 2004. Mass balance of Atlantic oceanic systems, p. 171-214. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver.

distinguished by their unique patterns of surface chlorophyll fields, primary productivity, mixed layer topography and related physical forcing (climatic and oceanographic), photic depth and surface nutrient fields. Figure 1 present a map with the location of the biomes and provinces that are used here to characterize the oceanic ecosystem of the Atlantic. The names of the biogegeochemical provinces are provided in Table 1. Models were constructed to represent three oceanic areas over 200 m depths: A North Atlantic model, composed of provinces of the North Atlantic Westerly Winds biome (NADR, GFST, NASW, NASE); a Central Atlantic model, composed of the provinces of the Trade Wind biome (NATR, WTRA and ETRA); and a South Atlantic model, composed of the only province of the Westerly Wind biome in the southern ocean (SATL). The total area of the oceanic provinces represented in the models is ca. 50×10^6 km², which is roughly equally divided among the three modeled areas (Table 1).

Table 1. Area of models and biogegeochemical provinces of the oceanic ecosystems of the Atlantic.

Model	Province	Code	Area (km ²)
North Atlantic	North Atlantic Drift	NADR	3,477,925
	Gulf Stream	GFST	1,086,696
	Northwest Atlantic Sub-tropical Gyral	NASW	5,784,896
	Northeast Atlantic Sub-tropical Gyral	NASE	4,379,757
			14,729,274
Central Atlantic	North Atlantic Tropical Gyral	NATR	7,895,149
	Western Tropical Atlantic	WTRA	5,199,487
	Eastern Tropical Atlantic	ETRA	5,324,555
			18,419,191
South Atlantic	South Atlantic Gyral	SATL	17,618,486
Total	-	-	50,766,952

Vertical discontinuities in the open ocean are determined by vertical gradients of light, temperature and abundance of organisms (Longhurst and Pauly 1987). Legand *et al.* (1972) and Longhurst and Pauly (1987) distinguished two vertical systems in the open ocean: a superficial one occupying the 0–450 m layer of the ocean and consisted of phytoplankton, mesoplankton, micronektonic and nektonic species; and a deeper system, below 450 m depth, which has no phytoplankton, low mesoplankton biomass, and had mesopelagic and intrusive bathypelagic micronekton and nekton. The authors structured the biota into five main components (top predatory fish, cephalopods, micronektonic fish, euphausiids and other large crustaceans) which are further divided according to their vertical distribution. Vertically migrating species (such as mesopelagic fish) are in the deeper system during the day and in the superficial system at night. For this reason mesopelagic fish are often considered important vertical transporters of organic matter (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980).

Mann (1984) proposed a vertical structure for the open ocean fish communities according to 4 zones. An epipelagic zone (correspondent to the euphotic zone) extending down to a depth of 200 m. In this zone the main predators are sharks, tunas, billfish and swordfish, although some tuna may feed to a depth of about 400 m. The mesopelagic zone extends from 200 m to about 1000 m.

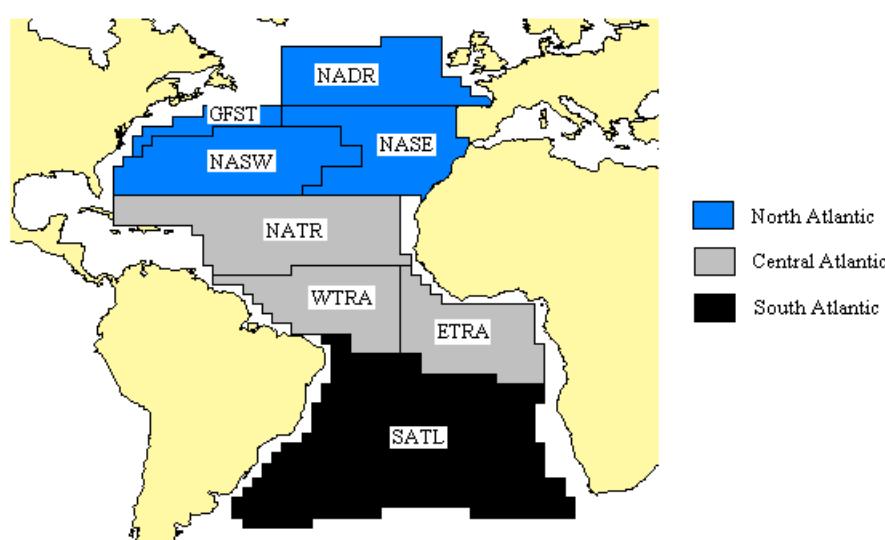


Figure 1. Map of the biogegeochemical provinces (Longhurst, 1998) that compose each oceanic ecosystem of the Atlantic as defined in this contribution.

Characteristics of this zone is the constant presence of a "deep scattering layer" which is normally dominated by myctophids, gonostomatids and sternoptychids (Mann, 1982). At night a large proportion of the mesopelagic fauna migrates to the epipelagic zone. The bathypelagic zone starts below 1000 m. Bathypelagic fish fauna are characterized by dark colour, small eyes, weak musculature and large mouths, and are best represented by the angler fish (ceratioids) and species of the genus *Cyclothona* (Mann, 1984). These species are adapted to the low food availability of the environment, i.e., they decreased the amount of energy expenditure associated with feeding and reproduction (e.g., angler fishes have developed elaborate lures to attract prey close to their mouth). Close to the bottom of the ocean, Mann (1984) recognizes two distinct groups of bottom dwelling fish. The "sit and wait" predators (e.g. *Bathysaurus* and chlorophthalmids), which lack swimbladders and are negatively buoyant, and the benthopelagic fishes including a wide ranging species with swimbladders such as rat-tails (Macrouridae), deep-sea cods (Moridae) and brotulids that live close to the bottom. These organisms are largely supported by the carcasses of dead animals sinking from above. Mann (1984) also cites the existence of a community of large amphipods of the family Lysianassidae, shrimps and other decapods which may serve as food for the benthic fish community.

Many authors have contributed to the conceptualization of the trophic relationships and the transfer of organic matter between the vertical layers of the open ocean. Longhurst and Pauly (1987) described three pathways by which organic material is produced and transformed by consumption by larger organisms in the pelagic ecosystem: the first is the microbial loop, in which dissolved organic material, originated mostly from plant cells, is utilized by bacterial and fungal cells of small size, which are consumed by a variety of heterotrophic protists, which are then consumed by larger zooplankton. The second pathway is based on the growth of picoplankton (e.g. cyanobacteria) which is consumed mostly by protists, but also by salps and tunicates. Because copepods cannot graze on cyanobacteria, the authors presumed that these cells are grazed initially by heterotrophic nanoplankton. The third pathway is the classical food chain, based on the consumption by zooplankton of phytoplankton cells such flagellates, coccolithophores, dinoflagellates and diatoms (Longhurst and Pauly, 1987).

Diel vertical migrations are ubiquitous for all organisms in the oceanic ecosystem. In these areas a large fraction of the zooplankton and nekton perform extensive vertical migrations, rising to the surface after dusk and descending to 200-500 meters at dawn. A two layered trophic model has been suggested by Longhurst and Pauly (1987) to represent this pattern in the tropical oceanic ecosystem. Associated with the epiplankton are tunas feeding on smaller fish (Gempylidae and Bramidae) and small euphausiids which feed on smaller components of the epiplankton. Lying deeper, in the daytime below 250 m depth, are interzonal fish (Myctophidae and Gonostomatidae) and large euphausiids. These organisms rise at dusk to feed nocturnally on smaller species of the epiplankton, but are not fed upon by tunas and fish of the surface layer which cease feeding at night. In this two-layered ecosystem energy is mostly transported downward below the euphotic zone, where it is utilized by large bathypelagic, nonmigrating predators and by omnivorous and carnivorous deep zooplankton. As noted by Longhurst and Pauly (1987), only in special cases there is an active transport of energy upward, by feeding excursions of larger surface biota (bigeye tuna, sperm whales) toward deeper zones.

The two layered model of Longhurst and Pauly (1987) mirrors the description of pelagic food webs described by (Roger and Grandperrin 1976). Analyzing the stomach content of tunas caught in longlines the authors showed that the micronektonic fishes ingested by albacore and yellowfin tunas are mostly epipelagic fish, and that the contribution of the abundant migratory mesopelagic fish is rather small. Analysing the stomach content of the epipelagic fish found in the stomach of tunas, (Roger and Grandperrin 1976) showed that the euphasiids found in the stomachs of the epipelagic fishes were mainly nonmigrating *Stylocheiron* species which stays in the upper layer during the day. The authors therefore concluded that the epipelagic fish eaten by tunas are also day-feeders, preying upon zooplankton organisms that stay in the upper layer during the day. This study has demonstrated that each link in the food chain leading to tunas has food sources restricted only to the biomass which stays between the upper layers of the ocean (0 to 450 m) during daytime. Roger and Granperrin (1976) proposed that the day-night pattern of feeding in the epipelagic zone is responsible for a large downward flow of energy that supports the large biomass of organisms in the deeper layer of the ocean (the "energy valve" concept).

Vinogradov (1970) proposed yet another mechanism by which organic matter is actively transferred from the surface to the deeper layers of the ocean. Studying the pattern of vertical migrations (both diurnal and seasonal) adopted by organisms at different depth layers of tropical and temperate oceans, this author

proposed that the animals descending from the more productive surface layers must serve as food for the population of the depths. These species in turn can descend to even greater depths and serve as food for the more deep-sea animals. Thus according to the author organic material is actively transferred downward through a "ladder of migrations" of planktonic and micronektonic animals.

At the bottom of the deep oceans life is supported by four main sources of organic matter (Rowen, 1981): the rain of particles from the pelagic environment, dead carcasses, the "ladder of migration" of micronektonic organisms, and turbidity currents that carry organic matter from the continental shelves towards the slope and abyssal zones. The contribution of the latter tends to be small. (Rowe, Smith *et al.* (1986) showed, for instance, that only a small proportion of the phytodetritus in continental shelves of the Northwest Atlantic is exported to deeper zones. Once in the system, the organic matter is consumed by bathypelagic organisms, by demersal fishes and crustaceans that migrate off the bottom to scavenge, or sink to the bottom into the benthic layer. In the benthic layer the organic matter can be consumed by benthic invertebrates or heterotrophic bacteria. The remaining detritus is buried into the ground (Rowen, 1981).

Table 2. Input parameters of the North Atlantic model for the late 1990s.

Functional group	B (kg·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	Landings (kg·km ⁻²)
Baleen whales	24.634	0.020	4.394		0.000
Toothed whales	51.144	0.020	6.689		0.000
Beaked whales	0.536	0.020	8.806		0.000
Seabirds	0.204	0.078	72.779		0.000
Pelagic sharks		0.390	10.000	0.9	1.731
Yellowfin	0.015	1.050	15.530		0.005
Bluefin	2.030	0.500	4.000		0.731
Skipjack	0.463	1.350	19.610		0.162
Albacore	0.000	0.800	9.600		0.000
Bigeye	26.944	0.750	17.160		9.430
Swordfish	0.059	0.700	4.000		0.030
Billfishes	0.051	0.404	4.690		0.010
Large planktivorous fish		0.112	1.800	0.1	0.006
Large epipelagic fish	2.204	0.690	8.938		0.661
Medium epipelagic fish		1.080	7.671	0.9	15.909
Small epipelagic fish		2.053	12.549	0.9	0.017
Large mesopelagic fish		0.150	3.550	0.9	0.000
Small mesopelagic fish	1724.369	1.983	18.250		0.000
Small bathypelagic fish		1.040	3.650	0.9	0.000
Medium bathypelagic fish		0.190	0.290	0.9	0.000
Large bathypelagic fish		0.270	0.490	0.9	0.662
Small bathydemersal fish slope	45.054	0.345	0.628		21.619
Large bathydemersal slope	53.246	0.175	0.318		10.519
Small bathydemersal abyss	121.430	0.378	0.687		0.000
Large bathydemersal abyss	189.631	0.209	0.380		0.000
Small squids		4.600	36.500	0.9	0.163
Large squids		4.600	36.500	0.9	0.000
Benthic cephalopods		1.150	2.300	0.9	0.000
Meiobenthos	1234.000	2.250	22.650		0.000
Macrobenthos	545.000	1.000	9.850		0.000
Megabenthos	493.000	1.100	6.700		0.000
Heterotrophic bacteria	28167.000	18.450	25.000		0.000
Small zooplankton shallow	118184.639	17.300	57.700		0.000
Large zooplankton shallow	7377.317	8.700	29.000		0.000
Small zooplankton deep	46164.009	17.300	57.700		0.000
Large zooplankton deep	1392.264	8.700	29.000		0.000
Phytoplankton	13500.000	259.274			0.000
Detritus					

Based on the background information presented above, a model template was developed to serve as tool to both evaluate hypotheses about fluxes of biomass in the oceanic food web and to evaluate the ecosystem

impacts of fisheries in oceanic ecosystem of the Atlantic. Characteristics of the model template developed here are: 1) a multilayered structure that represents the plankton and nekton of the epipelagic, mesopelagic, bathypelagic and bathydemersal zones; 2) the detailed representation of benthic fauna and microbial loop; and 3) the detailed representation of swordfish and tuna species, notably the main fisheries resources in oceanic areas. Tables 2-4 present the functional groups and the input parameters for each oceanic ecosystems of the Atlantic. Sources and methods used to estimate each parameter are described in the following sections.

Table 3. Input parameters of the Central Atlantic model for the late 1990s.

Functional group	B (kg·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	Landings (kg·km ⁻²)
Baleen whales	20.642	0.020	4.394		0.000
Toothed whales	42.856	0.020	6.689		0.000
Beaked whales	0.449	0.020	8.806		0.000
Seabirds	0.125	0.078	73.562		0.000
Pelagic sharks	0.000	0.390	10.000	0.9	0.372
Yellowfin	0.078	1.050	15.530		0.027
Bluefin	0.008	0.500	4.000		0.003
Skipjack	2.605	1.350	19.610		0.912
Albacore	0.155	0.800	9.600		0.078
Bigeye	8.942	0.750	17.160		3.130
Swordfish	0.302	0.700	4.000		0.151
Billfishes	1.657	0.416	4.137		0.331
Large planktivorous fish		0.112	1.800	0.1	0.000
Large epipelagic fish	6.753	0.693	8.938		2.026
Medium epipelagic fish		1.080	7.671	0.9	0.800
Small epipelagic fish		2.053	12.549	0.9	0.000
Large mesopelagic fish		0.150	3.550	0.9	0.000
Small mesopelagic fish	3253.854	3.757	18.250		0.000
Small bathypelagic fish		1.040	3.650	0.9	0.000
Medium bathypelagic fish		0.190	0.290	0.9	0.000
Large bathypelagic fish		0.270	0.490	0.9	0.000
Small bathydemersal fish slope	15.938	0.355	0.645		0.576
Large bathydemersal slope	18.835	0.160	0.291		1.075
Small bathydemersal abyss	93.452	0.343	0.623		0.000
Large bathydemersal abyss	145.938	0.202	0.368		0.000
Small squids		4.600	36.500	0.9	0.276
Large squids		4.600	36.500	0.9	0.000
Benthic cephalopods		1.150	2.300	0.9	0.000
Meiobenthos	984.000	2.250	22.650		0.000
Macrobenthos	369.000	1.000	9.850		0.000
Megabenthos	394.000	1.100	6.700		0.000
Heterotrophic bacteria	22542.999	18.450	25.000		0.000
Small zooplankton shallow	76767.265	17.300	57.700		0.000
Large zooplankton shallow	17567.677	8.700	29.000		0.000
Small zooplankton deep	18858.584	17.300	57.700		0.000
Large zooplankton deep	5931.747	8.700	29.000		0.000
Phytoplankton	20250.000	146.382			0.000
Detritus					

FISHERIES LANDINGS

Fisheries landing statistics for each biogeochemical province of the Atlantic were obtained from the *Sea Around Us Project* database. In this database FAO fisheries landing statistics were disaggregated spatially in cells 1/2 degree of latitude x 1/2 degree longitude applying a rule based procedure that account for the known distribution limits of each taxa, oceanographic features and the fishing access rights of each reporting country. Details on the procedure are provided by (Watson *et al.* 2004). For the purpose of the models here described the spatially disaggregated catches were reaggregated by biogeochemical provinces within each of the oceanic ecosystems of the Atlantic, as defined in section 2. Table 5 shows the average landings of each taxon in each functional group and area for the period 1997-1998 and for 1950.

Table 4. Input parameters of the South Atlantic model for the late 1990s.

Functional group	B (kg·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	Landings (kg·km ⁻²)
Baleen whales	21.580	0.020	4.394		0.000
Toothed whales	44.804	0.020	6.689		0.000
Beaked whales	0.470	0.020	8.806		0.000
Seabirds	0.137	0.081	73.757		0.000
Pelagic sharks	0.000	0.390	10.000	0.9	0.094
Yellowfin	0.066	1.050	15.530		0.023
Bluefin	0.003	0.500	4.000		0.001
Skipjack	3.988	1.350	19.610		1.396
Albacore	0.446	0.800	9.600		0.223
Bigeye	0.100	0.750	17.160		0.035
Swordfish	0.291	0.700	4.000		0.145
Billfishes	0.586	0.409	4.212		0.117
Large planktivorous fish		0.113	1.800	0.1	0.000
Large epipelagic fish	0.208	0.690	8.938		0.062
Medium epipelagic fish		1.080	7.671	0.9	0.043
Small epipelagic fish		2.053	12.549	0.9	0.000
Large mesopelagic fish		0.150	3.550	0.9	0.000
Small mesopelagic fish	1164.093	2.445	18.250		0.141
Small bathypelagic fish		1.040	3.650	0.9	0.000
Medium bathypelagic fish		0.190	0.290	0.9	0.000
Large bathypelagic fish		0.270	0.490	0.9	0.000
Small bathydemersal fish slope	7.509	0.412	0.748		0.965
Large bathydemersal slope	8.874	0.207	0.376		0.571
Small bathydemersal abyss	109.387	0.378	0.687		0.000
Large bathydemersal abyss	170.823	0.209	0.380		0.000
Small squids		4.600	36.500	0.9	0.000
Large squids		4.600	36.500	0.9	0.000
Benthic cephalopods		1.150	2.300	0.9	0.000
Meiobenthos	1073.000	2.250	22.650		0.000
Macrofauna	414.000	1.000	9.850		0.000
Megabenthos	429.000	1.100	6.700		0.000
Heterotrophic bacteria	24562.000	18.450	25.000		0.000
Small zooplankton shallow	107402.947	17.300	57.700		0.000
Large zooplankton shallow	3537.318	8.700	29.000		0.000
Small zooplankton deep	27809.732	17.300	57.700		0.000
Large zooplankton deep	986.818	8.700	29.000		0.000
Phytoplankton	13500.000	192.982			0.000

DAILY RATION AND Q/B OF DEEP WATER ORGANISMS

Deep sea organisms have life history strategies adapted to live in a cold, dark, and very unproductive environment with low oxygen concentrations. These life history strategies are translated into morphological, behavioral and metabolical adaptations that preclude the use of some widely accepted rules for estimating consumption rates. Mahault *et al.* (1995) showed that the respiration rate of benthic megafauna organisms in shallower water tend to be between 4 and 10 times that of deep sea organisms. Likewise, Childress *et al.* (1980) estimated high food conversion efficiencies for bathypelagic fishes. According to these authors this decrease in metabolism appears to be more an adaptation to life in the deep sea than to the effect of temperature alone. This appendix explains the procedure used to calculate the daily ration, and consequently the Q/B, of bathypelagic, bathydemersal and deep sea benthic organisms based on a published relationship between respiration rate and weight of deep sea organisms (Mahaut *et al.*, 1995).

Assuming that the energy devoted to growth and metabolism total approximately 73% of the total ingested energy of an average carnivore (Brett and Groves, 1979; Childress *et al.*, 1980), the total energy consumed by an individual (C, in Kcal) of weight i is:

Table 5. Landings in kg·km⁻² by taxa and functional groups for each oceanic area of the Atlantic.

Groups/taxa	1997-98			1950		
	North	Central	South	North	Central	South
Yellowfin, <i>T.albacares</i>	81.80	502.98	405.85	0.00	0.00	0.00
Bluefin, <i>T. thynnus</i>	11277.18	51.81	20.14	15228.61	16.53	0.00
Skipjack, <i>K. pelamis</i>	2503.05	16790.29	24593.89	705.00	0.00	0.00
Albacore, <i>T.alalunga</i>	1.37	1431.12	3931.41	28578.94	0.00	0.00
Bigeye, <i>T. obesus</i>	145550.35	57643.36	615.62	809.00	0.00	0.00
Swordfish, <i>X. gladius</i>	456.36	2784.30	2560.23	1679.15	0.00	0.00
Billfishes	156.14	6102.15	2063.84	0.00	0.00	0.00
<i>M. nigricans</i>	48.35	5266.26	1625.71			
<i>Tetrapturus</i> spp.	6.89	160.01	322.99			
<i>I. platypterus</i>	13.02	80.40	46.19			
<i>Tetrapturus</i> spp.	0.00	0.79	0.98			
Billfishes	87.88	594.69	67.97			
Pelagic sharks	26714.28	6848.07	1648.59	4087.11	0.00	0.00
Blue shark	173.68	374.66	1374.55			
Greenland shark	5.17	0.00	0.00			
<i>Isurus</i>	7.30	56.63	0.00			
Longfin mako	0.21	0.59	0.00			
Porbeagle	203.17	0.00	0.00	252.11		
Requiem sharks	3107.03	6331.31	0.00	390.56	839.66	
Shortfin mako	0.00	81.34	258.87			
Silky shark	0.00	0.31	0.00			
Various sharks nei	23217.73	3.23	15.16	3444.43		
Large Plank. fish	96.16	0.00	0.00	584.55	0.00	0.00
Basking shark	96.16	0.00	0.00	584.55		
Large epipelagic fish	10203.10	37315.65	1098.52	6085.76	5326.43	0.00
Atlantic bonito	371.96	0.43	0.00			
Blackfin tuna	598.56	2130.22	65.40	96.82	323.03	
<i>Cobia</i>	0.34	171.55	1.65	0.10	6.45	
Mackerels, snoeks, cutlassfishes	6438.07	19195.03	98.33			
Mackerels, tunas, bonitos	340.56	0.00	0.00	4368.89	45.53	
Serra Spanish mackerel	0.00	5126.12	773.27		219.54	
<i>Scomberomorus</i>				48.95	154.33	
King mackerel				1053.36	2770.82	
<i>Sphyraena</i>	2453.61	10692.30	159.88	517.65	1806.74	
Medium epipelagic fish	245546.35	14736.09	763.88	27152.15	2295.56	2120.69
Atlantic mackerel				293.69		
Atlantic horse mackerel	33204.07	6.21	0.00	2727.35		
<i>Caranx</i>	17.96	50.43	6.11		77.14	
Chub mackerel	83220.38	0.00	588.82	1198.35	1.06	
Frigate tuna	1586.62	6956.97	0.00	559.59	2152.57	2079.90
Jacks and pompanos	1514.22	7256.06	75.58			
Jacks, mullets, sauries	223.59	466.42	93.36	27.06	51.28	40.79
Pelagic fishes nei	9680.49	0.00	0.00	11957.09		
Trachurus	116099.01	0.00	0.00	10389.02		
Crevalle jack					13.52	
Small epipelagic fish	266.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
Longspine spinefish	266.00					
Flyingfishes				487.57	720.16	
Small mesopelagic fish	0.00	0.00	2483.43	0.00	0.00	0.00
Hector's lanternfish			2483.43			
Large bathypelagic fish	10212.18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

Table 5. Continued.

Groups/taxa	1997-98			1950		
	North	Central	South	North	Central	South
Atlantic pomfret	2997.85			1676.24		
Black scabbardfish	7214.33					
Small bathydemersal fish (slope)	247324.60	10601.93	16994.22	17272.43	3465.55	81.58
Argentina	24212.70	0.00	0.00			
Axillary seabream	1047.80	0.00	0.00			
<i>Beryx</i>	192.56	0.32	1727.63			
Black seabream	15.87	0.00	0.00			
Blackbelly rosefish	0.00	388.73	1589.44			
Blackspot seabream	2234.23	0.00	0.00	885.84		
Blue whiting	162336.48	0.00	0.00	5787.88		
Bogue				314.23		
Bramble, sleeper and dogfish sharks	556.70	232.65	0.00			
Bulls-eye	92.90	0.00	0.00			
Cods, hakes, haddocks	0.00	2476.90	8544.16			
Common pandora	93.50	0.00	0.00	483.90		
Conger and garden eels	142.16	747.79	1.44			
Cuckoo ray	833.21	0.00	0.00			
Cutlassfishes	578.78	790.07	44.08			
Dogfish sharks	3144.70	0.00	0.00	1989.98		
East Atlantic red gurnard	30.87	0.00	0.00			
European conger				1552.27		
Forkbeard	267.00	0.00	0.00			
Large-eye dentex	1030.37	0.00	0.00	2090.36		
Lefteye flounders	0.16	0.71	0.00			
Megrim	6492.29	0.00	0.00	428.35		
<i>Pagellus</i>	25.12	0.00	0.00			
Redfishes, basses, congers	6657.38	5964.76	4807.83	2334.06	3465.55	81.58
Sand sole	70.57	0.00	0.00			
Scorpionfishes or rockfishes	1230.98	0.00	0.00			
<i>Sebastes</i>	27266.60	0.00	0.00			
Senegalese hake	3616.82	0.00	0.00			
Silvery John dory	0.21	0.00	0.00			
Slimeheads	530.40	0.00	0.00			
Torpedo	3.43	0.00	0.00			
Tub gurnard	0.14	0.00	0.00			
Wedge sole	233.76	0.00	0.00	444.34		
White snake mackerel	0.00	0.00	279.64			
Witch	4386.89	0.00	0.00	155.07		
Large bathydemersal fish (slope)	86151.90	19802.15	10057.49	24652.52	1178.07	287.75
American conger	0.00	0.00	0.00			
<i>Anarhichas</i>	1926.88	0.00	0.00	539.34		
Angler	3925.41	0.00	0.00	396.59		
Argentine hake					35.50	
Atlantic halibut	585.29	0.00	0.00	3490.83		
Black-bellied angler	201.18	0.00	0.00			
Blue ling	3595.14	0.00	0.00	129.30		
Cusk-eels	1.79	124.05	176.47			
Dusky grouper	7.84	0.00	0.00			
European conger	2794.91	0.00	0.00			
European hake	8621.80	0.00	0.00	16326.45		
Great northern tilefish				28.60		

Table 5. Continued.

Groups/taxa	1997-98			1950		
	North	Central	South	North	Central	South
Greater forkbeard	2564.73	0.00	0.00	116.96		
John dory	906.64	0.00	0.00			
Largehead hairtail	26912.06	66.22	15.53		78.99	
Leafscale gulper shark	66.02	0.00	0.00			
Ling	3900.34	0.00	0.00	910.96		
Longnosed skate	84.97	0.00	0.00			
<i>Molva</i>	2305.59	0.00	0.00			
Onion-eye grenadier	84.23	0.00	0.00			
Orange roughy	1233.72	0.00	493.74			
Patagonian toothfish	0.00	0.00	560.52			
Piked dogfish	585.61	0.00	0.00			
Pink cusk-eel	0.00	0.00	1509.75		4.28	
Portuguese dogfish	176.85	0.00	0.00			
Rabbit fish	9.13	0.00	0.00			
Red grouper	0.00	6.30	0.00			
Roundnose grenadier	14621.16	0.00	0.00			
Sea lamprey	5.12	0.00	0.00			
<i>Seriola</i>	909.61	1462.93	199.47			
Shagreen ray	12.90	0.00	0.00			
Shallow-water Cape hake	0.00	0.00	3.60		5.82	
Silver scabbardfish	2762.18	0.00	0.00	2215.59		
Skates and rays	5557.55	18142.66	7097.40	383.73	1099.08	242.14
Spotted wolffish	188.11	0.00	0.00			
Thornback ray	116.79	0.00	0.00			
Thorny skate	214.96	0.00	0.00			
Tope shark	20.69	0.00	1.01			
Wolf-fish	776.28	0.00	0.00	114.16		
Wreckfish	476.42	0.00	0.00			
Small squids	2508.26	5087.40	0.00	799.55	0.00	0.00
European flying squid	1423.33	0.00	0.00			
Squids, cuttlefishes, octopuses	1084.92	5087.40	0.00			
Northern shortfin squid				799.55		

$$C_i = (\Delta W + Resp) / 0.73 \dots \quad (5)$$

where ΔW is the caloric growth and *Resp* the energy expired. ΔW is estimated by the first derivative of von Bertalanffy growth equation (as in (Pauly 1994))

To convert from growth in wet weight to calorific growth, we assume that the energy density of deep water fish averages 0.6 Kcal·g⁻¹ (Childress *et al.*, 1980).

Resp is estimated based on the relationship between respiration rate (day^{-1} ; expired weight of carbon per individual weight of carbon) and total weight (W; mgC) of deep sea organisms proposed by Mahaut *et al.* (1995):

Assuming an organic carbon content in dry organic matter of 51.8 % (Mahaut *et al.*, 1995), an average of 70 % content of water in fish wet weight (Christensen and Pauly 1993), and the calorific value of fish wet weight of 0.6 Kcal·g⁻¹, the conversion factor between mgC into Kcal is estimated at 0.003861.

Using the daily ration and the daily growth the food conversion efficiency, K_i , was computed as follows

Q/B (year) was then computed, according to Palomares and Pauly (1998) as

In this equation the value of W_t is obtained from published length-weight relationships ($W = a \cdot L^b$), or when these were available, by assuming isometric growth in weight, i.e. $W = a \cdot L^3$ (Palomares and Pauly 1998). N_t is estimated from exponential decrease in numbers with age and a total mortality rate (Z) calculated using Pauly (1980) equation. Table 6 presents the Q/B values computed for bathydemersal (*Lepidopus caudatus*) and bathypelagic fish (*Alepocephalus rostratus* and *Aphanopus carbo*). The mean of the gross efficiencies (0.55) was used to estimate Q/B from P/B estimates for the other bathydemersal and bathypelagic fish groups in the model.

Table 6. Estimated Q/B and gross ecological efficiency (P/Q) for key bathydemersal and bathypelagic fish species. P/B estimated using Pauly (1980) relationship between natural mortality rate, growth parameters, and mean temperature (8 °C).

Species	K (year ⁻¹)	L _∞ (cm)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	P/Q
<i>Lepidopus caudatus</i> ^a	0.238	200	0.26	0.52	0.50
<i>Alepocephalus rostratus</i> ^a	0.090	45	0.19	0.29	0.65
<i>Aphanopus carbo</i> ^b	0.251	139	0.27	0.49	0.55

Growth parameters from (a) Morales-Nin (2001) and (b) Morales-Nin and Sena-Carvalho (1996).

MARINE MAMMALS

Following (Kaschner *et al.* 2001) and Trites and Heise (1996), marine mammals were divided in three functional groups: **Ballen whales** (Mysticetes), **Toothed whales** (Odontocetes) and **Beaked whales** (family Ziphidae). Species specific abundance estimates, mean body weights, standardized diet compositions and feeding rates, obtained from the marine mammal database for the North Atlantic (Kaschner *et al.* 2001), were used to compute biomass (only for North Atlantic provinces), Q/B and diets of each functional group. P/B estimates were obtained from other published ecosystem models (Trites and Heise 1996; Trites *et al.* 1999). Parameter values for marine mammals in the provinces of the Central and South Atlantic were tentatively assumed to be similar to the North Atlantic provinces. Table 7 shows parameter values for individual species of marine mammals included in the model of the North Atlantic.

SEA BIRDS

The sea birds group is composed of species that inhabit mid-oceanic islands and pelagic migratory species that spend their lives at sea far from land, except when nesting. Typical of this group are the species of the order Procellariformes, which are divided in four families: Diomedeidae (albatrosses), Procellariidae (petrels and shearwaters), Hydrobathidae (storm petrels) and Pelecanoididae (diving petrels); the order Pelecaniformes (gannets, frigatebirds and tropicbirds), and the order Lariformes (terns and noddy; Croxall *et al.* 1984; Prince and Morgan 1987). For most of the species in this group the only available abundance and biomass data come from censuses of breeding populations. However, given the fact that many of them are also highly migratory (such as most Procellariformes), the estimation of abundance and biomass in each modeled areas had to take into consideration the amount of time each species spend in the oceanic region.

Table 7. Biomasses ($\text{kg}\cdot\text{km}^{-2}$) and consumption/biomass ratios (year^{-1}) of marine mammal species included in the North Atlantic Oceanic ecosystem (from Kaschner *et al.*, 2001).

	Scientific name	Common name	Q/B	Biomass
Ballen whales	<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	Minke	6.290	293670.3
	<i>Balaenoptera borealis</i>	Sei	5.214	54809.0
	<i>Balaenoptera edeni</i>	Bryde's	5.256	72687.5
	<i>Balaenoptera musculus</i>	Blue	3.629	25754.3
	<i>Balaenoptera physalus</i>	Fin	4.103	844768.5
	<i>Eubalaena glacialis</i>	Northern right	4.879	4798.7
	<i>Megaptera novaeangliae</i>	Humpback	4.629	94455.2
	<i>Delphinapterus leucas</i>	Beluga or white	11.560	689.8
	<i>Delphinus delphis</i>	Common dolphin	15.162	6525.5
	<i>Feresa attenuata</i>	Pygmy killer	14.559	41.8
Toothed whales	<i>Globicephala macrorhynchus</i>	Short-finned pilot	9.954	9945.6
	<i>Globicephala melas</i>	Long-finned pilot	9.437	457648.6
	<i>Grampus griseus</i>	Risso's dolphin	12.368	7260.9
	<i>Kogia breviceps</i>	Pygmy sperm	12.969	113.0
	<i>Kogia simus</i>	Dwarf sperm	14.508	58.8
	<i>Lagenodelphis hosei</i>	Fraser's dolphin	14.668	723.3
	<i>Lagenorhynchus acutus</i>	Atlantic white-sided dolphin	14.758	1921.2
	<i>Lagenorhynchus albirostris</i>	White-beaked dolphin	13.561	4430.0
	<i>Orcinus orca</i>	Killer	7.763	9553.7
	<i>Peponocephala electra</i>	Melon-headed	14.403	186.6
	<i>Phocoena phocoena</i>	Harbour porpoise	18.357	4276.3
	<i>Physeter macrocephalus</i>	Sperm	5.025	749131.3
	<i>Pseudorca crassidens</i>	False killer	10.199	3144.3
	<i>Sousa teuszii</i>	Atlantic hump-backed dolphin	15.307	15.4
	<i>Stenella attenuata</i>	Pantropical spotted dolphin	15.807	4415.4
	<i>Stenella clymene</i>	Clymene dolphin	16.914	106.9
	<i>Stenella coeruleoalba</i>	Striped dolphin	14.116	24795.4
	<i>Stenella frontalis</i>	Atlantic spotted dolphin	15.768	158.8
	<i>Stenella longirostris</i>	Spinner dolphin	17.340	1943.0
	<i>Steno bredanensis</i>	Rough-toothed dolphin	14.773	593.2
Beaked whales	<i>Tursiops truncatus</i>	Bottlenose dolphin	12.806	4012.5
	<i>Hyperoodon ampullatus</i>	Northern bottlenose	8.255	23147.8
	<i>Mesoplodon bidens</i>	Sowerby's beaked	10.731	425.5
	<i>Mesoplodon densirostris</i>	Blainville's beaked	10.747	628.2
	<i>Mesoplodon europaeus</i>	Gervais' beaked	10.991	596.2
	<i>Mesoplodon mirus</i>	True's beaked	10.777	610.9
	<i>Ziphius cavirostris</i>	Cuvier's beaked	9.516	1125.5

The first type of information used to estimate seabird biomass was the size of breeding colonies in oceanic islands. Three main sources of data were used: Williams (1984) for the South and Central Atlantic, Le Grand *et al.* (1984) for the tropical northeastern Atlantic, and van Halewyn and Norton (1984) for the islands of the eastern Caribbean and Bahamas. Parallel to the estimates of breeding populations in oceanic islands, data were also compiled for all breeding population of Procellariformes in the Atlantic. Given their life history adaptation to life in the sea, the species in this order are perhaps the most representative pelagic sea birds. According to Prince and Morgan (1987), Procellariformes breeding in high latitudes generally migrate towards more temperate regions during the winter, while species breeding in the tropics are relatively sedentary. It is also common for some species to migrate between hemispheres (Prince and Morgan, 1987). For instance, as much as 5 million Greater shearwater, *Puffinus gravis* that breed in the South Atlantic migrate during the austral winter to the North Atlantic, especially to Newfoundland and New England waters (Brown and Nettleship, 1984). Estimates of breeding populations sizes of Procellariformes were obtained from Evans (1984), Brown and Nettleship (1984), Evans (1984), Croxall (1984), Barret and Vader (1984), Barcena (1984), Williams (1984), Croxall (1984), Cooper (1984) and Brown and Nettleship (1984).

Based on the above information, the total biomass of seabirds in the Atlantic was distributed as follows. For the Procellariformes it was assumed that all breeding populations in the tropical and sub-tropical regions remain in their respective areas throughout the year. For the species that breed in the Arctic and Antarctic regions, it was assumed that they spend 1/2 year feeding in the northern, central and southern oceanic regions of the Atlantic (as defined in the models). As shown by Furness (1994), the breeding populations of shearwater and petrels of Northeast Atlantic spend between 60 days and 1 year feeding in their respective breeding areas. An equal proportion of the total number of seasonal migratory birds was allocated to each of the three regions. Moreover, in order to account for the fact that the migrant species also feed actively on the more productive shelf waters of both hemispheres (e.g., Neves, 2000 for the Southwest Atlantic), their biomass in the oceanic areas was assumed to be 50 % of the total. A more accurate distribution of seabird biomasses will be possible with more detailed information about the migratory patterns and habit preferences of each individual species. Finally, the breeding populations of Pelicaniformes and Lariformes found in oceanic islands were assumed to remain all year in their respective areas.

Species mean weights reported in the literature (Croxall, 1987; Prince and Morgan, 1987; Vooren and Fernandes, 1989; Mackinson, *in press*) were used to estimate seabirds biomasses from total numbers. P/B ratios were estimated from adult annual survival rates (Croxall, 1987). Q/B ratios were estimated using the relationship between seabirds daily ration and body weight proposed by (Nilsson and Nilsson, 1976):

where R is the food consumption per day, in grams, and W is the body weight, in grams. P/B and Q/B values for the group were calculated as the weighted average parameters of the species using the biomass contribution of each species in the group. Table 8 shows the parameters used to calculate biomass, P/B and Q/B ratios for each species. Diet information for Procellariiformes was obtained from Prince and Morgan (1987), for Pelecaniformes from (Schreiber and Clapp, 1987), and the diet of Lariformes were derived from the model of the Eastern Gulf of Mexico (Mackinson et al, *in press*).

LARGE OCEANIC PISCIVORES

This group includes highly migratory fish species which were subdivided in 8 functional groups: Yellowfin tuna, Bluefin tuna, Skipjack tuna, Albacore, Bigeye tuna, Swordfish, Billfishes and Pelagic sharks. Although these species inhabit mostly oceanic and outer shelf areas, they often migrate into shallower shelf areas for feeding. A general approach was used to calculate the proportion of the biomass of the individual populations in each oceanic basin: assuming that the stocks are under the same fishing pressure (F) throughout their distribution range, the catches taken in each basin were considered proportional to the biomasses present in the area, i.e. $\text{Catches} = F \cdot \text{Biomass}$. Biomasses were then calculated as the ratio of catches and fishing mortality. These estimates should be considered only preliminary since fishing effort, stock biomass and catchability are not spatially homogeneous, and fishing mortality ought to vary between fishing areas. However, these biases are probably smaller for the large oceanic areas covered by the models. Additional parameters for the groups were drawn from the literature cited within each individual section.

Table 8. Parameters of seabirds species in each oceanic area of the Atlantic. See below for sources and estimation procedures.

Species	Mean weight (kg)	Survival rates (% year ⁻¹)	P/B (year ⁻¹)	Daily ration (%bw)	Q/B (year ⁻¹)	Resident in low latitudes			Migrants from high latitudes		
						South Atlantic (nos)	Central Atlantic (nos)	North Atlantic (nos)	South Atlantic (nos)	Central Atlantic (nos)	North Atlantic (nos)
Procellariiformes											
Diomedidae											
<i>Diomedea exulans</i>	8.00	95	0.051	0.132	48.287				16,242		
<i>Diomedea melanophrys</i>	3.00	95	0.051	0.153	55.940				910,000		
<i>Diomedea chlororhynchos</i>	3.00	95	0.051	0.153	55.940				74,000		
<i>Diomedea chrysostoma</i>	3.00	95	0.051	0.153	55.940				129,740		
<i>Phoebetria fusca</i>	3.00	95	0.051	0.153	55.940				29,835		
<i>Phoebetria palpebrata</i>	3.00	95	0.051	0.153	55.940				16,000		
Procellariidae											
<i>Pterodroma aminjonianae</i>	1.20	93	0.073	0.176	64.182						
<i>Pterodroma mollis</i>	0.20	93	0.073	0.230	83.973				100	4,800	
<i>Pterodroma cahow</i>	1.20	93	0.073	0.176	64.182				64		
<i>Pterodroma nivea</i>	0.30	93	0.073	0.216	79.018						
<i>Pterodroma macroptera</i>	0.40	93	0.073	0.207	75.680					24,000	
<i>Pterodroma lessonii</i>	0.50	93	0.073	0.201	73.189						
<i>Pterodroma hasitata</i>	1.20	93	0.073	0.176	64.182						
<i>Pterodroma incerta</i>	0.42	93	0.073	0.206	75.129						
<i>Pterodroma brevirostris</i>	0.30	93	0.073	0.216	79.018						
<i>Bulweria bulwerii</i>	0.10	93	0.073	0.255	93.174						
<i>Calonectris diomedea</i>	0.72	93	0.073	0.190	69.294						
<i>Puffinus gravis</i>	0.55	93	0.073	0.198	72.150						
<i>Puffinus griseus</i>	0.55	93	0.073	0.198	72.150						
<i>Puffinus puffinus</i>	0.55	93	0.073	0.198	72.150						
<i>Puffinus assimilis</i>	0.55	93	0.073	0.198	72.150				100	30,027	
<i>Puffinus lherminieri</i>	0.55	93	0.073	0.198	72.150				1,784	2,200	
<i>Macronectes halli</i>	5.00	93	0.073	0.142	51.814						
<i>Macronectes giganteus</i>	5.00	93	0.073	0.142	51.814					6,620	
<i>Fulmarus glacialis</i>	0.80	93	0.073	0.187	68.207					47,324	
<i>Fulmarus glacialis</i>	0.80	93	0.073	0.187	68.207					3,162,000	
<i>Thalassarche antarctica</i>	0.70	93	0.073	0.191	69.587					20,000	
<i>Daption capense</i>	0.40	93	0.073	0.207	75.680					1,100,000	
<i>Pagodroma nivea</i>	0.30	93	0.073	0.216	79.018					200,000	
<i>Habobaena caerulea</i>	0.20	93	0.073	0.230	83.973					160,000	

Table 8. Continued.

Species	Mean weight (kg)	Survival rates (% year ⁻¹)	P/B (year ⁻¹)	Daily ration (% bw)	Q/B (year ⁻¹)	Resident in low latitudes			Migrants from high latitudes		
						South Atlantic (nos)	Central Atlantic (nos)	North Atlantic (nos)	South Atlantic (nos)	Central Atlantic (nos)	North Atlantic (nos)
Procellariidae											
<i>Pachyptila vittata</i>	0.15	93	0.073	0.240	87.676				2,000		
<i>Pachyptila salvini</i>	0.15	93	0.073	0.240	87.676				200,000		
<i>Pachyptila desolata</i>	0.15	93	0.073	0.240	87.676				44,000,000		
<i>Pachyptila belcheri</i>	0.09	93	0.073	0.259	94.658						
<i>Pachyptila turtur</i>	0.15	93	0.073	0.240	87.676				2,200		
<i>Pachyptila crassirostris</i>	0.15	93	0.073	0.240	87.676						
<i>Procellaria cinerea</i>	1.00	93	0.073	0.181	65.962				2,150		
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	0.79	93	0.073	0.187	68.336				4,020,200		
Hydrobatidae											
<i>Oceanites oceanicus</i>	0.04	90	0.105	0.293	106.902				6,638,000		
<i>Garrodia nereis</i>	0.03	90	0.105	0.306	111.616				310		
<i>Fregetta tropica</i>	0.05	90	0.105	0.283	103.383				104,200		
<i>Pelagocephala marina</i>	0.05	90	0.105	0.283	103.383				10,000		
<i>Hydrobates pelagicus</i>	0.03	90	0.105	0.306	111.616				530,000		
<i>Oceanodroma castro</i>	0.05	90	0.105	0.283	103.383						
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	0.05	90	0.105	0.283	103.383						
Pelecanoididae											
<i>Pelecanoides georgicus</i>	0.10	77	0.261	0.255	93.174				4,002,000		
<i>Pelecanoides urinatrix</i>	0.10	77	0.261	0.255	93.174				7,604,000		
Pelecaniformes											
<i>Pelecanus occidentalis</i>	3.50	85	0.163	0.150	54.662				2,500		
<i>Fregata ariel</i>	1.10	85	0.163	0.178	65.026				75		
<i>Fregata aquila</i>	1.10	85	0.163	0.178	65.026				9,000		
<i>Fregata magnificens</i>	1.50	85	0.163	0.170	62.070						
<i>Sula dactylatra</i>	2.20	93	0.073	0.161	58.604				2,500		
<i>Sula sula</i>	2.20	93	0.073	0.161	58.604				200		
<i>Sula leucogaster</i>	1.50	93	0.073	0.170	62.070				1,400		
<i>Phaeton aethereus</i>	0.70	85	0.163	0.191	69.587				1,139		
<i>Phaeton lepturus</i>	0.70	85	0.163	0.191	69.587				1,372		
									2,100		
									4,110		

Table 8. Continued.

Species	Mean weight (kg)	Survival rates (% year ⁻¹)	P/B (year ⁻¹)	Daily ration (%bw)	Q/B (year ⁻¹)	Resident in low latitudes			Migrants from high latitudes		
						South Atlantic (nos)	Central Atlantic (nos)	North Atlantic (nos)	South Atlantic (nos)	Central Atlantic (nos)	North Atlantic (nos)
Lariformes											
<i>Gelochelidon nilotica</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				10		
<i>Sterna maxima</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				210		
<i>Sterna sandvicensis</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				1,200		
<i>Sterna anaethetus</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				2,000		
<i>Sterna fuscata</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018	210,000	30,000	30,000	146,202		
<i>Sterna dougallii</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				3,910		
<i>Sterna hirundo</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				4,100		
<i>Sterna albifrons</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018				100		
<i>Anous stolidus</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018	3,400	2,613	3,800			
<i>Anous minutus</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018	156,200	481				
<i>Gygis alba</i>	0.30	87	0.139	0.216	79.018	2,960					

Yellowfin tuna, Thunnus albacares

The species is found worldwide in tropical and subtropical waters. The most acceptable hypothesis today is that all individuals in the Atlantic comprise a single stock (ICCAT 2001). The adults usually occur above the thermocline, while the juveniles are found in schools at the surface mixed with skipjack and bigeye tunas. Large and adult fish are found in deeper water and also extend their range into higher latitudes than smaller fish. Natural mortality rates between 0.8 year⁻¹ (ages 0 and 1) and 0.6 year⁻¹ (ages 2+) are normally used in stock assessments (ICCAT, 1999e). Hampton (2000) estimated M for midsized yellowfin tuna between 0.44 and 0.69 year⁻¹. Fishing mortality is estimated to be close to an F_{MSY} of 0.379 year⁻¹ (ICCAT, 2001). A fishing mortality of 0.35 year⁻¹ and a natural mortality of 0.7 year⁻¹ were used to estimate yellowfin biomass and P/B ratio.

Yellowfin tuna are opportunistic feeders, feeding on a variety of fish and invertebrates (Roger, 1993). Stomachs of fish caught in the Caribbean contained squid, larvae of stomatopods, crabs and squirrelfish (Dragovich, 1969). In the equatorial Atlantic a large proportion of the diet of small yellowfin is made of *Vinciguerria nimbaria* (Menard *et al.*, 2000), a small mesopelagic fish that seems to remain at the surface layers of the ocean during the day and thus becomes available as food for tropical tunas (Lebourges-Dhaussy *et al.*, 2000). Menard *et al.* (2000) estimated the daily rations of yellowfin tuna smaller than 90 cm and larger than 90 cm at 6.12 and 2.59 %, respectively. That corresponds to a Q/B ratio for the species between 9.2 and 21.7 year⁻¹. Cox *et al.* (*in press*) applied Q/B of 14 and 17.6 year⁻¹ for large and small yellowfin tuna for the model of the Central Pacific ocean. In the present models Q/B was set to 15.53 year⁻¹ to represent an expected average metabolic rate during the life span of the species.

Atlantic bluefin tuna, Thunnus thynnus

For assessment purposes, two stocks of bluefin tuna are currently recognized in the north Atlantic, although some level of mixing is known to occur (Clay, 1991; ICCAT, 2001b). The western stock extends from Labrador to northern South America and has the Gulf of Mexico as the main spawning area. The eastern Atlantic stock spawns mainly in the Mediterranean Sea. Both stocks are currently considered depleted and the current population biomass is well below the level of B_{MSY} (ICCAT, 2001b). In the West Atlantic bluefin tuna move seasonally from spring (May to June) spawning grounds in the Gulf of Mexico, through the Straits of Florida, to feeding grounds off the northeastern US coast. Juvenile BFT are often found in mixed schools with skipjack tuna. The species is caught with many gears including longlines, purse seines, and various handgears, and is also incidentally caught in longline fisheries for yellowfin and swordfish. Fishing mortality is estimated at 0.36 year⁻¹ (ICCAT, 2001b). ICCAT (2001b) adopts an M of 0.14 year⁻¹ in stock assessment of western BFT, which was used here to calculate the total mortality rate and P/B ratio of 0.50 year⁻¹.

Although BFT are epipelagic and usually oceanic, they often occur over the continental shelf and in embayments, especially during summer months, to feed on herring, mackerel and squids. Adults consume squids, pelagic crustaceans, and schooling fishes such as anchovies, sauries and hakes (Dragovich, 1969). The diet composition of bluefins were complemented by data reported by Orsi Relini *et al.* (1994) and Ortiz de Zarate and Cort (1986), the latter based on BFT caught in the Bay of Biscay. The average gross food conversion efficiency of fish between 0.4 and 7 kg was estimated at 0.1247 (Palomares, 1987). For a population with P/B of 0.5 year⁻¹, this represents a Q/B of ca. 4 year⁻¹. This value, adopted here, is close to the Q/B of 3.93 year⁻¹ estimated for the species using the equation proposed by Palomares and Pauly (1998).

Atlantic skipjack, Katsuwonus pelamis

There are two stocks of skipjack tuna in the Atlantic, to the east and west of 30°W (Fonteneau and Marcille, 1993). Aggregations of skipjack are associated with convergences and other hydrographic discontinuities, especially with floating objects. Skipjacks spawns in equatorial waters throughout the year, and in subtropical waters from spring to early fall. Most spawning takes place during summer months in the Caribbean, off Brazil, in the Gulf of Mexico, and in the Gulf of Guinea (Fonteneau and Marcille, 1993). Abundance indices from the Brazilian baitboat fishery and the Venezuelan purse seine fishery indicates a stable stock status in western Atlantic (ICCAT, 1999a-c), while the eastern stock is considered overfished (ICCAT, 1999a-c). Natural mortality rate was estimated at 0.94 year⁻¹ using (Pauly, 1980) empirical equation. Hampton (2000) estimated M of the exploitable size range of skipjack in the tropical Pacific at 1.9 year⁻¹ and F between 0.3 and 0.5 year⁻¹. In the Atlantic, M has been estimated between 0.6 and

0.8 year⁻¹ and F between 0.3 and 0.35 year⁻¹ (ICCAT, 1999a-c). Brown *et al.* (1991) estimated a fishing mortality of skipjack of 0.2 year⁻¹ for the Gulf of Mexico. A mid-range M of 1 year⁻¹ was used in the present models, while F was set to 0.35 year⁻¹. Diet information for skipjack was obtained from Dragovich (1969). The proportions between fish and crustacean prey was maintained the same as with other tunas species for which detailed quantitative diets were available. The daily rations of skipjack tuna in the equatorial Atlantic was estimated at 5.51 % (Menard *et al.*, 2000), corresponding to a Q/B of 19.61 year⁻¹. This value is consistent with the Q/B of 20 year⁻¹ used by Cox *et al.* (*in press*) for skipjacks in the Central Pacific.

Albacore, Thunnus alalunga

Albacore is a temperate species widely distributed throughout the Atlantic Ocean and Mediterranean Sea (Fonteneau and Marcille, 1993). For assessment purposes, the population is divided in a northern and southern Atlantic stock, separated at 5°N (ICCAT, 2001). Until the age of maturity (5 years) albacore is mainly found in surface waters, where they are targeted by surface gears. Some adult albacore are also caught using surface gears but, as a result of their deeper distribution, they are mainly caught using longlines (Fonteneau and Marcille, 1993). Young albacore are also caught by longline in temperate waters. The natural mortality rate is estimated at 0.28 year⁻¹ using Pauly's (1980) empirical equation. ICCAT (2001) uses an M of 0.3 year⁻¹, which is assumed constant for all ages. Equilibrium yield analyses for albacore indicated that current fishing mortality may be about 25 % higher than F_{MSY} , but F values as high as 140 % of F_{MSY} are also possible due to current uncertainties in stock assessment methods (ICCAT, 2001). The current estimated F values for the northern and southern Atlantic albacore stocks are 0.57 and 0.41 year⁻¹, respectively (ICCAT, 2001). In the present models an average F of 0.5 year⁻¹ was used for the three areas of the Atlantic, while M was set to 0.3 year⁻¹. (Cox *et al.*, *in press*) estimated Q/B ratios between 7.3 and 9.6 year⁻¹ for large and small albacore in the model of the Central Pacific. In the present model Q/B was set to 9.6 year⁻¹. Diet information was obtained from Dragovich (1969), Mackinson *et al.* (*in press*) and Cox *et al.* (*in press*).

Bigeye tuna, Thunnus obesus

The geographical distribution of bigeye tuna is very wide and covers almost the entire Atlantic Ocean between 50° N and 45° S (Fonteneau and Marcille, 1993). A single Atlantic-wide stock is currently accepted by ICCAT (1999). Adult bigeye dwells in deeper water than other tuna species and performs extensive vertical movements. Young fish form schools mostly mixed with other tunas such as yellowfin and skipjack tunas. Spawning takes place in tropical waters and after spawning fish tend to migrate into temperate waters. Catch information from the surface gears indicates that the Gulf of Guinea is a major nursery ground for this species (Fonteneau and Marcille 1993). Assessments of bigeye tuna indicate that the stock is overfished, and that the current biomass is only 16 % of the unexploited stock biomass (ICCAT, 1999). All stock assessment methods confirm that F has been increasing steadily since the early 1990s, but the current average F values for ages 0 to 7 varies, among methods, from 0.26 to 1.06 year⁻¹ (ICCAT, 1999). Although there is no agreement on the current F value, it is very likely that it is higher than the F_{max} of 0.35 year⁻¹ estimated by yield-per-recruit analysis. Natural mortality rate was estimated at 0.29 year⁻¹ based on Pauly (1980). ICCAT (1999) uses an M of 0.8 year⁻¹ for the juveniles and 0.4 year⁻¹ for adult bigeye. For the tropical Pacific, Hampton (2000) estimated that M varies between 0.15 and 0.9 year⁻¹ for fish larger than 40 cm. In the present model, M was set to 0.4 year⁻¹ and F to 0.35 year⁻¹. Diet information was obtained from Dragovich (1969), Fuentes *et al.* (1988) and Menard *et al.* (2000). To account for the diel feeding migrations, the proportion of zooplankton in the diet of bigeye was split between shallow water (90 %) and deep water (10 %) zooplankton groups. The daily ration of bigeye in the equatorial Atlantic was estimated at 4.82 % (Menard *et al.*, 2000), which corresponds to a Q/B of 17.16 year⁻¹.

Swordfish, Xiphias gladius

Two stocks of swordfish are currently recognized to the north and south of 5°N (NMFS, 2002). Swordfish is overfished (ICCAT, 1999; NMFS, 2002). Biomass of the north Atlantic stock was estimated at 58 % of B_{MSY} , and the current fishing mortality is estimated to be ca. 2 times F_{MSY} (ICCAT, 1999). The current status of the southern stock is more uncertain, and the biomass is estimated to be close to the level that would support MSY (ICCAT, 1999). Natural mortality rate is estimated to be between 0.21 to 0.43 year⁻¹ (Palko *et al.*, 1981), and fishing mortality rate for the northern Atlantic stock between 0.39 (males) to 0.61 year⁻¹ (females) (ICCAT, 1999). In the present models, M was set to 0.2 year⁻¹ (adopted by ICCAT), and an average F of 0.5 year⁻¹ was used for the Atlantic stocks. Adult swordfish are opportunistic feeders, having no specific prey requirements and feeding at the bottom as well as at the surface, in both shallow

and deep waters. The diet of adult swordfish is normally dominated by fish and cephalopods (Ribeiro-Simões and Andrade, 2000), while decapod crustaceans (shrimps) can also be important for smaller individuals (Velasco and Qintans, 2000). In deeper waters, the species feed primarily on pelagic fishes including small tunas, dolphinfishes, lancetfish (*Alepisaurus*), snake mackerel (*Gempylus*), flyingfishes, barracudas and squids such as *Ommastrephes* sp., *Loligo* sp. and *Illex* spp, but also take occasionally demersal fishes such as hakes, pomfrets (Bromidae), snake mackerels, cutlass fish, lightfishes (Gonostomidae), hatchet fishes (Sternopychidae), redfish, lanternfishes, and cuttlefishes (Nakamura, 1985). Important families of teleosts in the stomach contents of swordfish captured in the Caribbean were Bramidae, Dactylopteridae and Clupeidae (Barreto *et al.*, 1996). The diet of swordfish in the model was assigned as follows: 70 % on fishes, divided equally between the families and genus listed above, and 30 % on squids - assuming that the diet composition mirrors that of tunas (see previous sections). Estimates of Q/B ratio for swordfish vary between 2.93 and 5 year⁻¹ (Brown *et al.*, 1991; Cox *et al.*, *in press*). In the present models, Q/B was set at 4 year⁻¹.

Billfishes

Four species of Atlantic billfishes are recognized: blue marlin, *Makaira nigricans*, white marlin, *Tetrapturus albidus*, sailfish, *Istiophorus platypterus*, and the long spearfish, *Tetrapturus pfluegeri*. For management purposes, the species are divided in stocks for different regions of the Atlantic, with the exception of blue marlin which is recognized as a single Atlantic stock (NMFS, 2002). White marlin is currently divided in two stocks, one in the north Atlantic, the other in the south Atlantic. Sailfishes are divided between west and east Atlantic stocks.

Blue and white marlins are considered overfished. Biomasses in 1996 were estimated to be ca. 24 % and 23 % of B_{MSY}, respectively (NMFS, 1998). Both species are caught in recreational fisheries and as bycatch in tropical tuna longline fisheries. Natural mortality rates are estimated to be in the range of 0.15 to 0.30 year⁻¹ for blue marlin and 0.1 to 0.2 year⁻¹ for white marlin (ICCAT, 2001). Mid-range values were used in the present models. Sailfish is also considered overfished. The biomass of the western Atlantic stock in 1996 was ca. 60 % of B_{MSY} (NMFS, 1998). Catches are mainly taken from recreational fisheries and as bycatch in longline fisheries for tunas and swordfish. Natural mortality rate of sailfish is estimated in the range from 0.2 to 0.3 year⁻¹ (ICCAT, 2001). The status of the longbill spearfish stock is unknown, but as for others billfishes catches are taken by sportsfisheries and also as bycatch in longlines. Until recently, spearfish and sailfish were treated as a same species in the catch statistics and assessment reports (ICCAT, 2001). The same parameters were assumed for spearfish and white marlin. In lack of other estimates of fishing mortality rates for billfishes, in the present model F was set to 0.2 year⁻¹, as proposed by (Brown *et al.*, 1991) for the model of the Gulf of Mexico.

Blue marlin feed primarily on tuna-like fishes (*Auxis* sp.; *Euthynnus* sp.), squids, dolphinfishes and scombrids (NMFS, 2002). The most important prey items of white marlin in the Gulf of Mexico are squids, dolphinfishes, hardtail jack (*Caranx* sp.), followed by mackerels, flyingfishes and bonitos (Davies and Bortone, 1976). Other less common prey items are cutlassfish, puffers, herrings, barracudas, moonfishes, triggerfish, remoras, hammerhead sharks, and crabs. Teleosts are the most common prey items of sailfish, and Scombridae, primarily little tunny *Euthynnus alletteratus*, is the single most common food (Jolley, 1977). Cephalopds are the most common invertebrates, second only to scombrids. Other common fish groups are Exocoetidae, mostly halfbeaks, Carangidae, Belonidae and Clupeidae (Jolley, 1977). Predators include killer whales, bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and sharks (NMFS, 2002). Following Cox *et al.* (*in press*) Q/B ratio for blue marlin was set to 4 year⁻¹ and to 5 year⁻¹ for all other billfishes. Final P/B and Q/B ratios for billfishes were estimated as the weighted average ratios estimated for the individual species.

Pelagic sharks

The group represents the highly migratory shark species common in tropical and temperate oceanic areas of the Atlantic. Parameters were estimated for the most important species of oceanic sharks included in the management plans of institutions such as NMFS (2002) and ICCAT (2001). The species are the Atlantic blue shark, *Prionace glauca*, the porbeagle *Lamna nasus*, the longfin mako, *Isurus paucus*, the shortfin mako, *Isurus oxyrinchus*, the threshers, *Alopias vulpinus* and *Alopias superciliosus*, and the hammerhead sharks, *Sphyraena* spp. Although largely oceanic, most species may also be found on the shelf and shallow coastal areas for feeding and reproduction. For some species there is growing evidence of multiple stocks in the Atlantic (ICCAT, 2001). Tagging studies have showed, for instance, that blue sharks

on the north Atlantic constitute a single stock, and that there are two distinct stocks of porbeagles in the eastern and western regions of both North and South Atlantic (ICCAT, 2001). Pelagic sharks are mainly caught in recreational, hook-and-line, and longline fisheries, and also as bycatch in longline fisheries for swordfish and tunas. (Buencuerpo *et al.*, 1998) showed for instance that five species of large sharks seem to dominate the bycatch in swordfish longline fisheries in the northeast Atlantic: *Isurus oxyrinchus*, *Prionace glauca*, *Alopias superciliosus*, *Alopias vulpinus* and *Sphyraena zygaena*. Likewise, the blue shark is one the most frequent species in the shark bycatches from Venezuelan tuna and swordfish fisheries (ICCAT, 2001). The rate of discards of some species may be high. NMFS (2002) estimated that 75 % of the discarded sharks in U.S. fisheries are blue sharks. The population dynamics of the species in the group are poorly known, and few attempts have been made to make detailed stock assessments in the Atlantic (ICCAT, 2001). Natural mortality rates between 0.09 and 0.24 year⁻¹ were estimated based on Pauly (1980). Cox *et al.* (*in press*) estimated P/B ratios for blue and other large sharks at 0.32 and 0.39 year⁻¹, respectively. In lack of independent estimates of fishing mortality rates, in the present model P/B was set to 0.39 year⁻¹. Q/B ratios were estimated at about 10 year⁻¹ for large pelagic sharks (Stillwell and Kohler, 1992) and between 2.5 and 3.5 year⁻¹ for large sharks of the tropical Pacific (Cox *et al.*, *in press*). The former was adopted in the present models since it is closer to values reported for other large piscivores sharks in other tropical systems, e.g., 7 year⁻¹ for *Negaprion brevirostris* (Cortes, 1997); 10.5 year⁻¹ for large oceanic piscivores (Mackinson *et al.*, *in press*). Diets were obtained from Cortes (1999); ICCAT (2001); Henderson *et al.* (2001); and Vaske-Junior and Rincon-Filho (1998). Biomass was estimated by the model assuming an ecotrophic efficiency of 0.9. The high EE value is justified by the high fishing pressure on the species of the group, some of them showing signs of overfishing and collapse in different parts of the Atlantic, e.g., porbeagle shark in the northwest Atlantic (ICCAT, 2001).

LARGE OCEANIC PLANKTIVORES

The group includes large oceanic planktivorous fish, such as the giant manta ray (Mobulidae), whale shark, *Rhincondon typus*, basking shark, *Cetorhinus maximus*, and the sunfish *Mola mola*, which occur in tropical and temperate waters of all oceans. Although mostly planktivorous, practically all of the above species may also feed on small fishes and squids (Clemens and Wilby, 1961; Compagno, 1984; Cortes, 1999), and when close to shore may also feed upon benthic organisms. P/B ratio of the group was estimated as the average natural mortality rate of the individual species, assuming that fishing mortality is minor for the group (less than 100 tons of basking shark were landed annually in the North Atlantic between 1997 and 1998). Natural mortality rates and Q/B ratios were estimated with Pauly (1980) and Palomares and Pauly (1998) using growth parameters and a mean water temperature of 25°C, provided in FishBase (www.fishbase.org). Diets were derived from qualitative and qualitative information provided in FishBase, and in the references herein, and also from quantitative information available in Cortes (1999). Biomass was estimated by the model assuming an ecotrophic efficiency of 0.1, i.e., only 10 % of the production is utilized in or exported from the system.

EPIPELAGIC FISH

Epipelagic fish were divided in three functional groups according to their maximum size. **Large epipelagic fish** are species that reach a maximum size of more than 90 cm. **Medium epipelagic fish** were species with maximum length between 30 and 90 cm, and **Small epipelagic fish** represented species with less than 30 cm. Epipelagic fish occupy the warmer superficial layer of the ocean. For the estimation of production and consumption rates, it was assumed that the species inhabit waters with a mean temperature of 25°C. The representative species of each group were selected based on their occurrence in the FAO landing statistics and in the diets of other species/functional groups in the model.

Data for the following species were used to characterize the ecological parameters of **Large epipelagic fish**: *Thunnus atlanticus*, *Euthynnus* spp., *Coryphaena hippurus*, *C. equiselis*, *Sphyraena barracuda*, *Scomberomorus* spp., *Sarda sarda*, and *Rachycentron canadum*. Parameters and diets were obtained from the models of the eastern Gulf of Mexico (for mackerels and pelagic oceanic piscivores; see Mackinson *et al.*, *in press*) and the central Pacific ocean (for *C. hippurus*; see Cox *et al.*, *in press*). Complementary information was obtained from FishBase (www.fishbase.org). Although these species are targeted by commercial and recreational fisheries in many regions of the Atlantic, there are few detailed stock assessments studies available for the group. In the models on the Atlantic ocean we tentatively adopted a mean F value of 0.3 year⁻¹ reported by (Brown *et al.*, 1991) for pelagic predators in the Gulf of Mexico. P/B for the group (0.69 year⁻¹) was calculated as the sum of F and the mean natural mortality rate

of the species. As for tunas and billfishes, biomass was estimated as the ratio between landings and fishing mortality.

Data for the following species were used to characterize the ecological parameters of **Medium epipelagic fish**: *Trachurus trachurus*, *T. lathami*, *Caranx rhoncus*, *Scomber japonicus*, *Auxis thazard*, *Scomberesox saurus*, *Vomer setapinnis*, *Tetragonurus atlanticus*, *Lagocephalus lagocephalus*, *Balistes* spp., and *Remora remora*. Parameters and diets were obtained from the models of the eastern Gulf of Mexico (for *Caranx* sp., *Scomber japonicus* and *Trachurus* sp.; see Mackinson *et al.*, *in press*) and the central Pacific ocean (for small scombrids; see Cox *et al.*, *in press*). Complementary information was obtained from FishBase. A P/B of 1.08 year⁻¹, estimated by Cox *et al.* (*in press*) for small scombrids of the tropical Pacific, was considered appropriate for medium epipelagic fish (M of individual species varies between 0.26 and 1.51 year⁻¹) and was therefore used in the models of the Atlantic. Q/B was set to the average Q/B ratios estimated using Palomares and Pauly (1998) for each representative species. Biomass was left to be estimated by the model assuming an ecotrophic efficiency of 0.9.

Data for the following species were used to characterize the ecological parameters of **Small epipelagic fish**: Clupeidae (*Engraulis encrasicholus*), Exocoetidae (*Exocoetus* spp., *Hirundichthys speculiger*), *Gadiculus argenteus*, and *Macroramphosus scolopax*. Parameters and diets were obtained from the models of the eastern Gulf of Mexico (for surface pelagics and sardine-herring complex; see Mackinson *et al.*, *in press*) and the central Pacific ocean (for flying fish; see Cox *et al.*, *in press*). Complementary information was obtained from FishBase. P/B was set to 2.0 year⁻¹, the average value for small pelagics in the tropical Pacific (Cox *et al.*, *in press*) and eastern Gulf of Mexico (Mackinson *et al.*, *in press*) models. Biomass was left to be estimated by the model assuming an ecotrophic efficiency of 0.9. Childress *et al.* (1980) estimated the daily ration of small epipelagic fish at 3.6 %·day⁻¹ (Q/B of 13.14 year⁻¹). The Q/B ratio for the group (12.549 year⁻¹) was computed as the average Q/B of the representative species estimated using Palomares and Pauly (1998).

MESOPELAGIC FISH

Information on the ecology, growth, distribution and biomass of mesopelagic fish was obtained mainly from (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980). Mesopelagic fish are the species that perform large vertical migrations, spending the day in the mesopelagic zone (200 to 1000 m) and rising to the upper 200 m of the ocean during the night. The most common species of **Small mesopelagic fish** are in the families Myctophidae and Gonostomatidae. The following paragraphs describe the dominant species in each of the oceanic areas of the Atlantic according to (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980).

In the Northeast Atlantic oceanic area the dominant species are *Benthosema glaciale*, *Maurolicus muelleri*, *Notoscopelus kroeyeri*, *Lobianchia dofleini*, *Lampanyctus pusillus*, *Ceratoscopelus maderensis*, *Argyropeleceus olfersi* and the genus *Cyclothona* spp. In the Northwest Atlantic (excluding the Labrador area) the important species are *B. glaciale*, *Ceratoscopelus maderensis*, *C. warmingi*, *Diogenichthys atlanticus*, *Lopidophanes guentheri*, *Lobianchia dofleini*, *Notolychnus valdiviae* and *Stomia boa*. There are no commercial fisheries for **Small mesopelagic fish** in the Northern Atlantic.

The mesopelagic fish fauna in the Eastern Central Atlantic is very rich, including 37 families, 66 genera, and 98 species. Among them, the most abundant were *Cyclothona braueri*, *C. microdon*, *Vinciguerrria tripunctulatus*, *Argyropeleceus himigymus*, *Sternopyx diaphana*, *Benthosema suborbitale*, *Lobianchia dofleini*, *Lampanyctus pusillus*. In the Sargasso Sea area the dominant species are *Diogenichthys atlanticus*, *Ceratoscopelus warmingi*, *Notolychnus valdiviae*, *Pollochthys mauli*, *Lepidophanes gaussi*, and *Lampanyctus pusillus*. **Small mesopelagic fish** are not commercially harvested in the Central Atlantic.

Three species are important in the Southeast Atlantic: *Lampanyctodes hectoris*, *Maurolicus muelleri* and *Diaphus dumerili*. *L. hectoris* sustains a commercial purse seine fishery off South Africa. In the Southwest Atlantic the most important species are *Cyclothona microdon*, *Bathylagus antarticus*, *Gymnoscopelus braueri*, *Diaphus theta* and *Vinciguerrria nimbaria*.

Biomass of **Small mesopelagic fish** in each oceanic area of the Atlantic was obtained from maps of mesopelagic fish biomass (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980) which were digitized into a spatial database developed by one of us (R. Watson). Figure 2 shows the biomass distribution of mesopelagic fish

generated by applying a rule to the Gjøsaeter and Kawaguchi (1980) maps that limits the distribution of mesopelagic fish to a minimum depth of 200 m. P/B was calculated as the mean natural mortality rate estimated for the dominant species in each area (Gjøsaeter and Kawaguchi, 1980). Mann (1984) suggested that, for species with an annual life history (e.g. *Valenciennellus* spp.), P/B ratio is in the range of 3 to 5 year⁻¹. For species of the genus *Triphoturus* and *Lympanyctus*, which may live up to 5 years, P/B ratio is in the order of 0.56 year⁻¹. Childress *et al.* (1980) estimated the daily ration of small mesopelagic fish at 0.87 % day⁻¹ (Q/B of 3.175 year⁻¹), and the P/B ratio at 0.987 year⁻¹. Mann (1984) reported estimates of daily feeding ration of adult myctophiids in the order of 4 %

of the body weight per day. Likewise, Gorelova (1986) estimates the daily ration of migratory bathylagid fish at 5 %, which corresponds to a Q/B of 18.25 year⁻¹. The difference between Q/B estimated by Gorelova (1986) and Childress *et al.* (1980) are according to the former due to the fact that Childress *et al.* (1980) did not account for the time migrating mesopelagic species spend in warmer surface layers of the ocean, where metabolic rates ought to be higher than in colder, deeper waters. In the present models Q/B was set to 18.25 year⁻¹, but both Childress *et al.* (1980) and Gorelova (1986) estimates were used during the model balancing as extremes in the possible range of values for the group. The species feed mainly on copepods and euphausiids. Diet compositions of oceanic mesopelagic fish were obtained from Hopkins and Baird (1977) and from Kinzer (1977). To account for the diel feeding migrations, the proportion of zooplankton in the diet of mesopelagic fish was split between shallow water (90 %) and deep water (10 %) zooplankton groups.

Due to their larger size and differences in life history, the mesopelagic fish *Gempylus serpens* and *Alepsaurus ferox* (found in stomach contents of *T. alalunga*) were grouped into a **Large Mesopelagic fish** group. Both species feed actively on mesopelagic fauna and perform marked diel migrations between the surface and 1000 m (Post 1984). To account for the diel feeding migrations, the proportion of zooplankton in the diet of Large mesopelagic fish was split between shallow water (90%) and deep water (10%) zooplankton groups. The P/B, Q/B and diet of Large Mesopelagic fish were obtained from FishBase assuming a mean temperature of 15 °C. Biomass was left to be estimated by the model, assuming an ecotrophic efficiency of 0.9.

BATHYPELAGIC FISH

To characterize the ecological parameters of bathypelagic fish, biological data were obtained for representative species in distinct size categories. **Large bathypelagic fish** were considered species that reach a maximum length of more than 90 cm. **Medium bathypelagic fish** were species with maximum length between 30 and 90 cm, and **Small bathypelagic fish** represented species reading less than 30 cm. These species were selected based on their occurrence in fisheries landings, the presence in the stomach contents of other species in the model, and data from the literature. The main sources used in this characterization were Marshall (1971), Miya and Nishida (1997), Gorelova (1986), Cowles and Childress (1995), Morales-Nin and Sena-Carvalho (1996), Carrasson and Matallanas (1990), Gartner and Zwerner (1989) and FishBase (www.fishbase.org).

The **Small Bathypelagic fish** are mainly represented by the gonostomatid fish of the genus *Cyclothone* spp. The genus (2 to 7 cm total length) tend to be one of the most abundant components of the bathypelagic fish fauna down to 2500 m (Marshall, 1971; Miya and Nishida, 1997)). Other representative

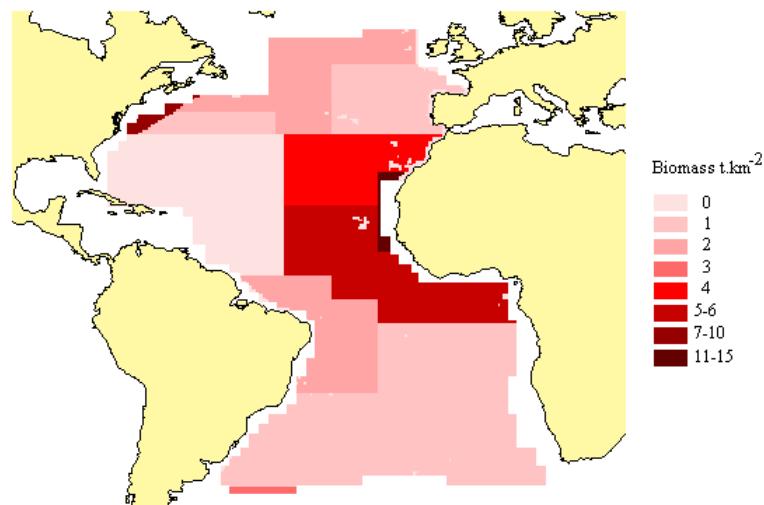


Figure 2. Distribution of small mesopelagic fish biomass, based on Gjøsaeter and Kawaguchi (1980) and a rule that limits the distribution to depths > 200 m.

small bathypelagic fish species are *Gonosthoma bathyphilum*, *Lampanyctus macdonaldi*, *Scopelogadus beanii*, *Bathylagus nigribenys*, *Sternopyx diaphana*, *Argyropelecus olfersi* and *Melanocetus spp.* (the angler fish). Q/B of small bathypelagic fish was estimated at 3.65 year⁻¹, based on a daily ration of 1% estimated by Gorelova (1986) for bathypelagic bathylagids. (Childress *et al.*, 1980) estimated the daily ration of small bathypelagic fish at 0.68 % day⁻¹ (Q/B of 2.48 year⁻¹), and a P/B ratio of 1.042 year⁻¹. The high food conversion efficiency of small bathypelagics (0.42), compared to small epi and mesopelagic fishes, is according to the authors attained with a life history strategy that gives high priority to growth.

The **Medium Bathypelagic fish** were represented by the species *Macroparalepis* sp., *Serrivomer beanii*, *S. brevidentatus*, *Alepocephalus rostratus*, *Halargyreus johnsonii* and *Psenes pellecidus*. Parameters for the **Large Bathypelagic fish** fauna were based on data for *Eurypharynx pelecanoides*, *Aphanopus carbo* and *Brama brama*. P/B and Q/B ratios for medium and large bathypelagic fish were estimated using growth and metabolic rates for *Alepocephalus rostratus* and *Aphanopus carbo*, respectively.

It has been suggested that the biomass of bathypelagic fish is probably 2 orders of magnitude lower than that of mesopelagic fish (Marshall, 1971; Mann, 1984). In the present models the biomass of all three size classes of bathypelagic fish was left to be estimated by the model assuming an ecotrophic efficiency of 0.9. The diet of bathypelagic fish remains unclear, and two possible routes have been suggested (Mann, 1984): the first that bathypelagic fish prey upon migrant bathypelagic organisms that obtain food in the mesopelagic-epipelagic zone (Vinogradov's "ladder of migration"); the other that bathypelagic fish feed mainly upon sinking detritus and carcasses. Both pathways are represented in the present models based on qualitative and quantitative diet information available in FishBase about the dominant species in each size class.

BATHYDEMERSAL FISH

The bathydemersal fish fauna is characteristically more diverse and abundant than that of the bathypelagic zone. By the early 1990s Haedrich and Merret (1992) reported that there were at least 308 species of deep demersal fish known in the Atlantic. The group includes important fishery resources, such as the orange roughy *Hoplostethus atlanticus*, the patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides*, grenadiers and ratails (Macrouridae), hagfish *Eptatretus* spp., and many other shelf demersal resources that extend their distribution range towards the continental slope (Table 5). One of the reasons for the larger biomass at the bottom of the ocean seems to be the higher availability of food from the epipelagic and mesopelagic zone that sinks and accumulates in the deep ocean (Mann, 1984).

The most comprehensive studies on bathydemersal fish fauna are in the North Atlantic. Based on biomass and size composition data on deep demersal fishes from the Porcupine Seabight and the Madeira Abyssal plain in the eastern North Atlantic (40°–30°N), Haedrich and Merret (1992) drew a number of conclusions relevant to the present models of the Atlantic oceanic ecosystems. The authors recognized five depth zones with relative integrity in topography and species diversity: the upper slope (200–600 m, which correspond to the upper mesopelagic zone), the middle slope (600–1000 m, lower mesopelagic), lower slope (1000–2000 m, upper bathypelagic), upper rise (2000–3000 m, deep bathypelagic), lower rise/abyss (3000–4600 m, deeper bathypelagic). The dominant families across the different zones and sampling gears were Macrouridae, Alepocephalidae, Moridae, and Synaphobranchidae. For each bathymetric zone, Haedrich and Merret (1992) provide estimates of the mean biomass, fish size spectrum, and production/biomass ratios. Based on this information the author suggested different feeding strategies of deep demersal fish communities. Smaller fish predominate in the upper slopes, where they feed mainly on vertically migrating animals from the upper mesopelagic. The largest fish occur between the lower slope and upper rise, where foraging/scavenging is the most common feeding mode. Deeper, the authors found a more fixed size composition reflecting two feeding modes, foraging/scavenging performed by larger fish, and the smaller species which depend on small particles within the benthic layer. Re-expressing the size spectra data as biomass spectra allowed Haedrich and Merret (1992) to differentiate two zones based on the relative contribution of different sizes of fish to the total energy flow in the deep sea: the continental slope depths (200–2000 m) and the continental rise/abyss depths (2000–5400 m). Bathydemersal fish biomass in the slope ranges from 0.64 to 3.10 t·km⁻² and in the abyss zone from 0.05 to 1.81 t·km⁻² (Haedrich and Merret, 1992).

Information about the biomass and depth distribution of bathydemersal fish fauna for other regions of the Atlantic is scarce. A similar pattern of zonation of megabenthic fauna (invertebrates and fish) was found by Haedrich *et al.* (1980) for the Northwest Atlantic. In this area, species abundance and diversity tend to be greatest at the transition from lower continental slope to upper rise, with the lowest values at greatest depths. Haedrich and Rowe (1977) estimated that the biomass of demersal fish at depths 500–2500 m in the Western Atlantic ranged from 5.78 t·km⁻² to less than 1.0 t·km⁻². Martini (1998) reports hagfish *Myxine glutinosa* densities of up to 500,000 ind·km⁻² for the Gulf of Maine (600–800 m). Based on photographs and trawling samples, Christiansen and Thiel (1992) showed that macrourids and synaphobranchids (deep-sea eels) dominated the biomass of benthic megafauna in the mid-northeastern Atlantic ocean, with a mean biomass of 4.68 t·km⁻².

Merret and Marshall (1981) analyzed the composition and relative abundance of demersal fish off northwest Africa (8–27°N) at depths between 200–6000 m. In this area, the authors found that density of fish declines exponentially to about 2000 m, where the density is two orders of magnitude lower than at 200 m. From 2000 m to the deepest parts of the ocean, density declines more slowly. Comparing abundance indexes from other areas, Merret and Marshall (1981) concluded that the biomass of slope fish off west Africa is higher than that observed in more temperate areas of the North Atlantic. The authors noticed other important differences between west Africa and North Atlantic oceanic areas (e.g., higher diversity and smaller mean size of fish off Africa) which were attributed to the greater productivity caused by the upwelling along the African coast. This environmental setting supports a more abundant and diverse fish fauna, while favouring species of small mean size with less need for nutrient storage.

Information on bathydemersal fish fauna in the southern Atlantic ocean is based on the paper by Pakhorukov (2001). The author reports the list of dominant species and an estimate of the mean fish density at 2015 m over the Rio Grande Plateau, Southwest Atlantic. The most abundant species were *Bathygadus* sp., *Coelorinchus* sp., *Coryphaenoides* sp., *Hymenocephalus* sp., *Aldrovandia* spp., *Chaunax suttkusi*, *Epigonus denticulatus*, *Etmopterus* spp., and *Trachyscorpia capensis*. The average fish density in the area was 3.91 specimens/1000 m⁻². Assuming an average individual weight of 1000 g, this represents ca. 3.91 t·km⁻².

Summarizing the available data on bathydemersal fauna, Mann (1984) concluded that the fish biomass near the floor of the ocean is close to 1 t·km⁻² on the abyssal plains and to about 5 t·km⁻² on the continental slopes. The brief review presented above corroborates Mann's conclusion. The lack of more detailed assessments of the abundance of demersal fish fauna in the central and southern Atlantic precludes, however, a more accurate representation of the differences among these systems.

In the present models of the Atlantic oceanic ecosystems, four groups of bathydemersal fish were defined, based on size and depth zonation proposed by Haedrich and Merret (1992) for the North Atlantic: the **Large and Small (<1000 g)** **Bathydemersal fish of the continental slope** (200–2000 m) and of the **continental rise/abyss zone** (>2000 m). A list of dominant species in each functional group and each oceanic area were obtained from Merret and Marshall (1981), Haedrich *et al.* (1980), Pakhorukov (2001) and Haedrich and Merrett (1988).

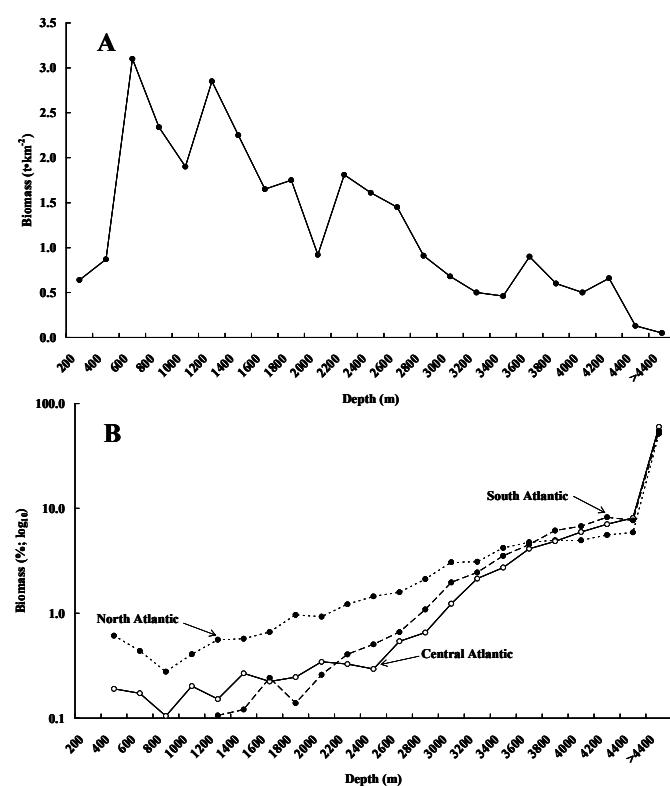


Figure 3. A. Biomass distribution by depth based on Haedrich and Merret (1992); B. Biomass as percentage of the total area of bathymetric zones in each basin.

Biomass and size spectrum data by bathymetric zone for the North Atlantic (Haedrich and Merret, 1992) were used to estimate the biomass of each functional group in each oceanic basin. The first step was to calculate, based on Haedrich's (1992) data, the percentage of the total biomass by depth zone composed of small and large bathydemersal fish (Table 9). Second, the total biomass in each oceanic area was computed by multiplying the biomass depth profile proposed by Haedrich (1992) by the total area of each bathymetric zone in each oceanic basin (Figure 3). Then, for each oceanic area, the biomass of small and large bathydemersal fish was calculated by applying the percentages computed in the first step. Results are shown in Table 9.

Table 9. Estimated biomass of small and large bathydemersal fish in the slope (200-2000 m) and abyss (>2000 m) zones of the Atlantic oceanic ecosystems.

Depth zone Group	Percent total biomass		North Atlantic		Central Atlantic		South Atlantic	
	Small (<1000g)	Large (>1000 g)	Small (t·km ⁻²)	Large (t·km ⁻²)	Small (t·km ⁻²)	Large (t·km ⁻²)	Small (t·km ⁻²)	Large (t·km ⁻²)
Slope	45.83	54.17	0.045	0.053	0.016	0.019	0.008	0.009
Rise/Abyss	39.04	60.96	0.121	0.190	0.093	0.146	0.109	0.171

As for bathypelagic fish, lower metabolic rates are expected for bathydemersal fish as a consequence of biological adaptations to life in the deep sea. The oxygen consumption of a rattail (*Coryphenooides* sp.) at 1230 m is, for instance, two orders of magnitude lower than that of a cod of similar weight and measured at a similar temperature (Mann, 1984). Macpherson (1985) estimated the daily ration of fish in the upper continental shelf and slope off west Africa between 0.5 and 2 % of the wet body weight per day (Q/B between 1.82 and 7.3 year⁻¹). In the present models we used the average gross efficiency of 0.55 estimated for bathydemersal and bathypelagic fish to calculate Q/B from P/Bs. P/B ratios were estimated applying Pauly's (1980) empirical equation for the dominant species in each functional group, with mean temperatures between 4 and 11°C.

The diet of bathydemersal fish seems to be made of three main sources (Mann, 1984): large particles on which they scavenge, benthic epifauna and infauna. Mann (1984) suggested that benthic infauna is probably the least important among the food sources. Pelagic prey, especially vertically migrating fish and zooplankton, can be important in bathydemersal fish diets. Haedrich and Merret (1992) showed that, in the Porcupine Seabight in the North Atlantic, 35 % of the demersal fish species fed on pelagic prey, 52 % fed on a mixed diet, and that only 13 % of depend on benthos for food. Diet for slope species were obtained from Santos and Borges (2001), Drazen et al. (2001), Jakobsdóttir (2001), Martin and Christiansen (1997) and Gordon and Gordon (1984). Complementary information was obtained from FishBase (www.fishbase.org). Distinctions between the diet of small and large bathydemersal fish were based on species-specific diets (when available) or on size specific diets of the same species. For instance, it has been noted for many macrourid species that the smaller, juveniles tend to feed predominantly on benthic organisms, while larger individuals consume increasingly larger, more pelagic prey such as fish, squid and large crustaceans (Merrett and Haedrich, 1997). This ontogenetic shift in diet is explained by both an increase in scavenging for large food particles falling from the epipelagic and mesopelagic zones (Drazen et al., 2001) and by the increase in vertical migration with size (Haedrich and Henderson, 1974). For instance, Pearcy (1991) reported the capture of bathydemersal macrourid fish in the water column ca. 900 m off the bottom. Complementary diet information was obtained from the description of the diet of dominant bathydemersal fish fauna off west Africa (Merret and Marshall, 1981).

CEPHALOPODS

Cephalopods were divided in three functional groups, representing distinct ecological niches. The species of octopus (Octopoda) and cuttlefish (Sepioidea) were grouped in a **Benthic cephalopods** group. Although some species of Octopoda are also bathypelagic (Voss, 1988), few species have been caught between 1500 m from the surface and 100 from the bottom (Clarke, 1996). The benthic deep-sea octopuses live just above the bottom of the ocean and have a limited ability to swim. They are classified in the suborders Cirrata and Incirrata and include species of the families Cirroteuthidae, Stauroteuthidae, Opisthoteuthidae, Bathypolypodinae, Pareledoninae, and Graneledoninae (Voss, 1988). Of the 77 species of deep-water octopods, 43% occur in the tropical and warm temperate regions of the ocean (Voss, 1988). This author suggested that there is a high correlation between species richness and primary productivity, with few species in less productive areas.

The squids (Teuthoidea) were split in two functional groups: **Small** and **Large squids**. The representation of two groups of squids is supported by differences in feeding habits, since smaller/juvenile squids feed preferentially on zooplankton and macrocrustaceans while larger/adult squids feed mainly on fish (Nixon, 1987). Cannibalism is common for both small and large squids (Nixon, 1987). Also, as suggested by Pauly *et al.* (1998), the split between small and large squids would separate families such as Gonatidae (ML<50 cm), Onychoteithidae and Architeuthidae (ML>50 cm), the latter two important food sources of toothed whales. According to Arnold (1979) almost all oegopsid families (Ommastrephidae, Onychoteuthidae, Gonatidae, Architeuthidae and Enoplateuthidae) occur in oceanic waters and occupy epipelagic, mesopelagic and bathypelagic zones. The species of Ommastrephidae and Onychoteuthidae are known to seasonally migrate horizontally between feeding and spawning areas on the shelf and off-shore deeper waters (Clarke, 1996). Some species are adapted to live in the surface waters (e.g. *Onychia* spp. and *Cranchia* spp), while other spend their entire life at depths greater than 500 m (Clarke, 1996). The pelagic cephalopod assemblage in the epi-mesopelagic zone (0-1000 m) of the Eastern Gulf of Mexico has been shown to be very diverse (47 species were identified), with a biomass estimated between 10.1 and 42.0 kg·km⁻² (Passarella and Hopkins, 1991). The most abundant species were from the families Enoplateuthidae and Cranchiidae. Most of the species sampled in this area showed a diel vertical migration pattern occurring in the upper 200 m at night and staying 100 and 400 m during the day (Passarella and Hopkins, 1991). In the Gulf stream system, *Illex* sp. is the most abundant species of pelagic cephalopod, followed by species of the Enoplateuthidae and Cranchiidae families (Dawe and Stephen, 1988). These species also have a strong vertical migratory behavior, becoming concentrated in the surface layers during the nights and diving deeper during the day (Dawe and Stephen, 1988). The ommastrephid squids represent important fisheries resources. In the Atlantic ocean five species are particularly abundant and some of them support important fisheries since the 1970s (Arnold, 1979): *Illex illecebrosus* in the slope waters of Northwest Atlantic, *I. coindeti* in the Gulf of Guinea, *I. argentinus* in the Southwest Atlantic, *Ommastrephes calor* in the Northeastern coast of the Atlantic, *O. pteropus* in the South Atlantic, and *Todarodes sagittatus* in the whole eastern Atlantic. These oceanic squids approach the surface at night when they are susceptible to jigging fisheries.

Characteristic of squid stocks is the large variations in abundance caused by the combined effect of fluctuations in year-class strength and a short life cycle. Direct estimates of population biomasses exists for only a few commercially exploited species, most of them occurring on the shelf waters (Boyle and Boletzky, 1996). For instance, Lange and Sissenwine (1983) estimated that the minimum stock biomass of the exploitable population of *I. illecebrosus* in the Northwest Atlantic during the 1970s ranged from 3,400 t to 264,000 t, illustrating the marked variability of the stock. Biomass assessment of oceanic species is normally hampered by their difficult sampling and complicated life cycles and distribution patterns (Clarke, 1987; Piatkowski *et al.*, 2001). The few available estimates of oceanic squid abundance were made indirectly, based on the estimated consumption by top predators, such as sperm whales, seals and birds. Arnold (1979), for instance, reports results from studies in which the biomass of oceanic squid resources is estimated at between 8 and 60 times greater than that of shelf resources. (Clarke, 1987) estimated the amount of squids consumed by top predators in the Antarctic Sea at ca. 35 Mt·year⁻¹. Using the same rationale on a global scale, the author estimated that biomass of squids required to sustain the world population of sperm whales annually is about 100 million t. Similar studies in the North Atlantic estimated that over 2.4 Mt of cephalopods are consumed by sperm whales (Santos *et al.*, 2001) and ca. 103,000 t are consumed by seabirds in the Eastern North Atlantic (Furness, 1994). Following the same logic, in the models of the Atlantic oceanic ecosystem we opted to leave the biomass of cephalopds to be estimated by the model based on consumption requirements of their predators and on an ecotrophic efficiency of 0.9.

Most squids have a fast growth and short life cycles, dying after spawning normally when they are between 1 and 3 year olds (Arnold 1979). Species of small (*I. illecebrosus* and *Todarodes* sp.) and large (*Dosidicus gigas*) squids have an estimated life span of 1 year (Mangold, 1987; Arguelles *et al.*, 2002). On the other hand, species of deep sea octopods grow at slower rates. For instance, *Bathyopilopus arcticus* have a life span of at least 4 years (Mangold, 1987). Caddy (1983) reports estimated natural mortality rates for *Illex* spp. in the range between 1 and 1.5 year⁻¹. Considering that the average life span of small and large squids is 1 year, and assuming that 99 % of squids in a population die after 1 year with an exponential decrease in numbers, the natural mortality rate is estimated at 4.6 year⁻¹. This value was therefore accepted as an estimate of the P/B ratio for small and large squids. Applying the same reasoning for benthic cephalopds (life span of 4 years), the P/B ratio for the group is estimated at 1.15 year⁻¹.

O'Dor and Wells (1987) reported gross efficiency and daily feeding rates for benthic and pelagic cephalopods. For the benthic cephalopods (*Octopus* spp., *Eledone* sp. and *Sepia* sp.) the daily feeding rates vary among species and temperatures between 1.3 and 8.8 % of the body weight, and the gross conversion efficiency between 43 and 69 %. For pelagic cephalopods the daily feeding rate is estimated between 3.5 and 10 % (depending on the temperature) and the gross efficiency at 29 % (Amaratunga, 1983; O'Dor and Wells, 1987). The high food conversion efficiency of cephalopods is in part explained by the ability most species have of avoiding metabolic waste by not ingesting, for instance, the hard crustacean exoskeleton (Boucher-Rodoni *et al.*, 1987), and also by a highly efficient (up to 70 %) incorporation of food into the body tissues (Nixon, 1987). The Q/B of benthic cephalopds was estimated by the model from P/B and a gross conversion efficiency of 0.5 (50 %). The Q/B of small and large squids was estimated at 36.5 year⁻¹, based on a daily ration of 10 % of body weight.

According to Arnold (1979) squids are active predators and occupy the same trophic level as mackerel. As a general rule, squids feed on macrozooplankton when young and shift the diet to small fish when adult. For instance the diet of *I. illecebrosus* on the Grand Banks shift with as the species grow, the small individuals feeding mostly on inshore crustaceans and the larger ones on capelin, redfish, cod and haddock (Squires, 1957; Arnold, 1979). Some level of cannibalism is also evident among ommastrephid squids (Arnold, 1979). Information about cephalopods diets was extracted from Nixon (1987). The author provides diet information (mostly qualitative data) for species representative of each cephalopod family, which were turned into diet matrix for the three functional groups. As a general rule it was considered that fish and squids increase in importance for Large squids, and Benthic cephalopods have a diet dominated by macrobenthic and meiobenthic organisms.

BENTHIC INVERTEBRATES

Four benthic functional groups are represented in the models: **Megabenthos**, **Macrobenthos**, metazoan **Meiobenthos** and **Heterotrophic bacteria**. The megabenthos has as important components the mobile epifauna, which is dominated by amphipods (e.g. Lysianassidae), shrimps and other decapods, coelenterates and echinoderms (Hessler *et al.*, 1978; Dahl, 1979). Meiobenthos are normally organisms with less than 0.5 mm in length that live interstitially in the sediment ((Mackinson *et al.*, *in press*). The distinction between macrofauna and meiofauna is made based on the mesh sieves used by benthic ecologists. For instance, benthic meiofauna is referred to as the animals that pass through 500 um mesh sieves and are retained in 37 to 44 um mesh openings. The meiofauna is normally dominated by nematods, harpacticoids, ostracods, turbellarians, kinorhynchs, and gastrotrichs (Rowe, 1981), although foraminifers may become important with depth (Gooday *et al.*, 1992). Bivalves are the dominant organisms in the deep-sea benthic macrofauna in the northeastern Atlantic (Gage, 1992), which may also include polychaetes, small (> 0.5 mm but < 20 mm) crustaceans and small echinoderms. Most of the biomass of the benthic macrofauna is found along the margins of the continental shelves. The biomass in the abyssal plains under the central open gyres is about 1 % of the biomass of the continental shelves and slopes (Rowe, 1981).

Rowe (1971) demonstrated that the biomass of the benthic macrofauna follows a negative exponential relationship with depth of the type

where a is a constant directly related to surface primary productivity. According to the author, each oceanic basin has a characteristic regression influenced by the magnitude of primary production and the magnitude of change of primary production from shallow to deep offshore waters. Using the available data from Pacific and Atlantic oceanic basins, Rowen (1981) re-expressed the above relationship in the form of a linear regression

$$\text{Biomass} (\log_{10} \text{mg wet weight} \cdot \text{m}^{-2}) = 3.86 - 0.0003 \cdot \text{Depth (m)} \dots \quad (12)$$

This equation was used here to map the predicted macrobenthic biomass by depth and to calculate the mean biomass in each oceanic province of the Atlantic. The same approach was used to compute meiobenthos biomass based on an equation proposed by (Tietjen, 1992). Tietjen (1992) demonstrated similar relationship between metazoan meiobenthos and depth for the Atlantic Ocean, where biomass decreases by 56 % from 500-2000 m and reaches, at 5000 m, 10 % of the value measured at 500 m.

According to the author the decline in meiobenthos biomass with depth is expressed by a logarithmic relationship of the type

$$\text{Biomass } (\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2}) = 1268 - 143.8 \cdot \log_e \text{Depth (m)} \dots \quad (13)$$

To convert biomass from carbon to wet weight a conversion factor of $0.06 \text{ gC} = 1 \text{ g}$ wet weight was used (Walsh, 1981). Figures 4 and 5 show the predicted biomass distribution of macrobenthos and meiobenthos in the oceanic provinces of the Atlantic. As depth was the only dependent variable for both cases, the maps mirror the bathymetric profiles of each basin. More accurate distribution maps of benthos biomass will need other set of dependent variables, mainly surface primary productivity, which has been proposed as the main factor controlling the biomass of benthos in the deep sea (Rowe, 1971).

Tietjen (1992) also suggested that the biomass ratios between the different benthic size groups vary little across oceanic basins (depths between 450 and 5000 m). Bacterial biomass is normally one to two orders of magnitude greater than meiofaunal biomass (biomass ratio bacteria/meiobenthos = 22.9), which tends to be within an order of magnitude of

Table 10. Biomass ($\text{t}\cdot\text{km}^{-2}$) of benthic functional groups in the oceanic ecosystem of the Atlantic.

	North Atlantic	Central Atlantic	South Atlantic
Megabenthos ^c	0.493	0.394	0.429
Macrobenthos ^a	0.545	0.369	0.414
Meiobenthos ^b	1.234	0.984	1.073
Bacteria ^c	28.167	22.543	24.562

a. based on Rowe (1981); b. based on Tietjen (1992); c. calculated using meiobenthos biomass and the biomass ratios proposed by Tietjen (1992)

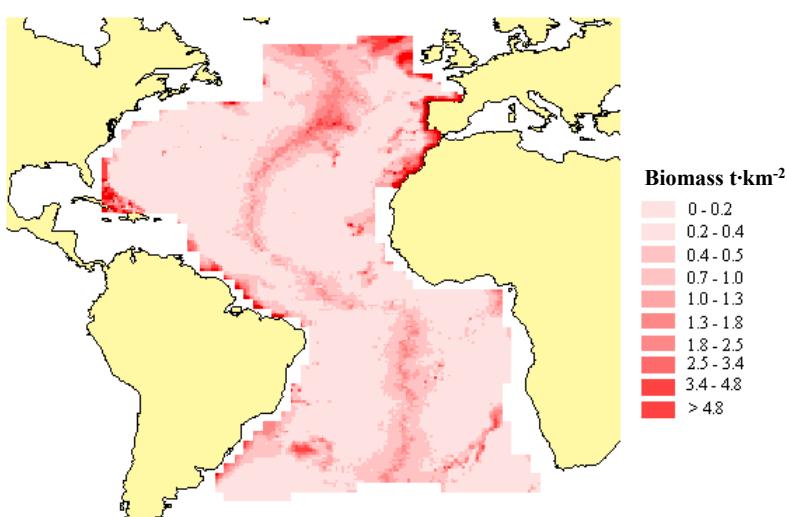


Figure 4. Biomass distribution of Macrofauna as predicted by the relationship between biomass and depth of Rowen (1981).

megabenthos and meiobenthos in the Northeast Atlantic at 1.65 and 0.3 t·km⁻², respectively. (Christiansen and Thiel, 1992) estimated a mean biomass of benthic megafauna of 6.5 t·km⁻² in the mid-Northeast Atlantic (depth 2837 to 5806 m). As for bacteria, Deming and Yager (1992) demonstrated that their biomass decreases logarithmically with depth, from values as high as 6000 mgC·m⁻² (ca. 100 t·km⁻²) in the shallow seas to ca. 10 mgC·m⁻² (0.166 t·km⁻²) in the deep sea. According to Lochte (1991) the bulk (75 %) of the deep sea bacterial biomass occur in the sediment, compared to 15 % in the surface water down to 100 m, and 10 % in the meso-bathypelagic zone.

The metabolical rates of benthic communities in the deep sea tend towards the same level as the ones measured at the same temperature in shallow environments (Mahault *et al.*, 1995). Likewise, bacterial mineralization and growth rates in the deep sea tend to be similar to those measured in shallow water environments (Deming, 1992; Mahault *et al.*, 1995). Therefore, in the present models P/B and Q/B ratios of bacteria and benthic communities were considered similar to the ones reported for other cold water environments. Longhurst and Pauly (1987) report P/B estimates for benthic communities in the Bristol Channel and Celtic Sea ranging from 0.56 year⁻¹ for communities dominated by bivalves to 1.28 year⁻¹ for communities with many fast-growing polychaetes and small bivalves. P/B ratio of benthic macrofauna in the northeastern Atlantic (2500 m) was estimated at 0.98 year⁻¹ (Gage, 1992). The P/B of benthic communities estimated for the Eastern Bering Sea (Trites *et al.*, 1999) and Southern B.C shelf (Jarre-Teichmann and Guenette 1996) ranged from 0.4 to 1.8 year⁻¹ for megabenthos, from 0.7 to 1.3 year⁻¹ for macrobenthos, and from 1.5 to 3 year⁻¹ for meiobenthos. In the same models, the estimated Q/B ratios ranged from 4.4 to 9 year⁻¹ for megabenthos, from 7.7 to 12 year⁻¹ for macrobenthos, and from 12 to 33.3 year⁻¹ for meiobenthos. Mid-range values for both parameters were used in the oceanic model of the Atlantic (Tables 2-4). The P/B ratio of bacteria (18.45 year⁻¹) was assumed the same as the value estimated by (Polovina, 1996) for the Alaska Gyre model. Q/B was estimated from P/B assuming a gross food conversion efficiency of approximately 60 %. Diets of benthic functional groups were also considered similar to the ones estimated for the ecosystem models referred to above.

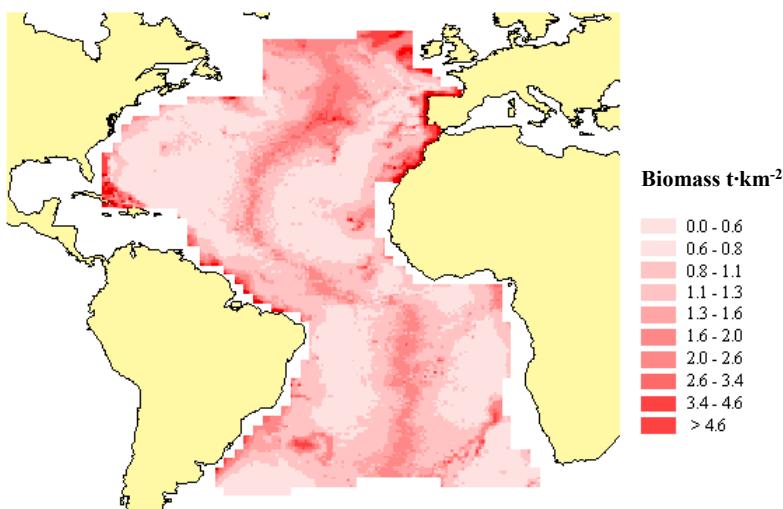


Figure 5. Biomass distribution of Meiobenthos as predicted by the relationship between biomass and depth of Tietjen (1992).

ZOOPLANKTON

To represent differences in size and in the vertical distribution of zooplankton biomass, four zooplankton functional groups were defined, representing **Small and Large zooplankton of shallow waters** (0-1000 m) **and deep waters** (>1000 m). As such, the model provides better ecological constrains to the predicted biomass of other functional groups in each bathymetric zone. Following (Vinogradov, 1970), the **Small Zooplankton** group included organisms of the micro-mesoplankton, of sizes up to 3-4 cm. Included in the **Large Zooplankton** groups are organisms of the macroplankton, of sizes larger than 3-4 cm, consisting mainly of decapods, large euphasiids, mysids and gelatinous plankton.

Zooplankton biomass was obtained from the world atlas of surface (0-100 m) zooplankton biomass (FAO, 1981) and from depth profiles of zooplankton abundance for the Atlantic ocean (Vinogradov, 1970; Longhurst and Williams, 1979; Koppelman and Weikert, 1992; Vinogradov *et al.*, 1998; Dadou *et al.*, 2001). Vinogradov (1970) showed that the biomass of zooplankton decrease exponentially with depth, and that each area of the ocean can be characterized by a regression equation with different constants for initial abundance at the surface and the rate of decrease with depth. Zooplankton profiles in most low latitude tropical regions follows a pattern in which a near surface layer of high abundance is separated by a stratum of rapidly decreasing abundance (planktocline) from the deeper zone of relatively uniform low abundance (Longhurst and Williams, 1979). In contrast, in some higher latitude regions, particularly in the periphery of the central waters close to the slope zone, many authors have found a pattern of marked enrichment of zooplankton at depths of 400 to 1000 m (Vinogradov, 1970; Longhurst and Williams, 1979; Koppelman and Weikert, 1992; Vinogradov *et al.*, 1998). The processes behind these patterns in the vertical distribution of zooplankton varies, and have been associated to the advection of plankton-reach, subarctic intermediate waters (Vinogradov, 1970) and to mechanism of diapausing and zooplankton feeding strategies in latitudes with deep winter mixing (Longhurst, 1998). Vinogradov *et al.* (1998)

showed, for instance, that the deep concentrations of zooplankton in the frontal zone between the Labrador and Gulf Stream currents consist almost exclusively of macroplankton carnivores and scavengers, mostly shrimps, which rely on the plankton dying off within the frontal zone as source of food. In the North Atlantic drift region, the deep zooplankton layer is a typical winter feature; as summer progresses, the zooplankton profiles approach the vertical patterns found in tropical regions (Longhurst, 1998). As a general rule, zooplankton biomass below 1000 m follows a pattern of exponential decrease with depth (Koppelman, 1992).

To integrate zooplankton biomass over depth in the oceanic regions of the Atlantic, the following procedure was used. Each $\frac{1}{2}$ degree square in the Atlantic was assigned a value for the surface zooplankton biomass based on the atlas of zooplankton biomass distribution redraw from FAO (1981). The map produced by FAO (1981) categorizes zooplankton biomass in four classes, and in order to obtain absolute biomass values for each spatial cell, representative biomass values within each class had to be selected. Thus an average biomass of $25 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ was elected for the $<50 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ class; for the $51\text{--}200 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ class a value of $125 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$; for the $201\text{--}500 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ class a value of $350 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$, and for the $>500 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ class a value of $500 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. The latter was chosen based on published estimates of zooplankton biomass in highly productive regions of the Atlantic. Three studies support the choice for the minimum limit in the higher biomass class proposed by FAO (1981). For the Benguela system, Armstrong (1987) estimated zooplankton biomass for the upper 100 m between 0.54 and $3.76 \text{ g dry weight} \cdot \text{m}^{-2}$. Taking the maximum value reported by Armstrong *et al.* (1987), and converting it to wet weight (or displacement volume) using the equation proposed by Bode *et al.* (1998), the wet weight biomass is estimated at $403 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. Also, Bode *et al.* (1998) reports zooplankton biomass values in a coastal upwelling system off Spain between 33.6 and $1,169 \text{ mg wet weight} \cdot \text{m}^{-3}$. Finally, Vinogradov *et al.* (1998) estimated an average depth (0–200 m) integrated zooplankton biomass of $64.7 \text{ g wet weight} \cdot \text{m}^{-2}$ in a productive boreal region of the Northwest Atlantic. That is equivalent to an average zooplankton biomass of $323 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. A biomass of $500 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ was therefore considered a reasonably good reference value for the expected zooplankton biomass in the highly productive zones of the ocean.

Each biogeochemical provinces was assigned a vertical profile of zooplankton biomass distribution obtained by fitting an exponential function ($\text{Biomass} = a \cdot \text{Depth}^{-b}$) to data drawn from the literature (Figure 6; Table 11). For the North Atlantic Drift province a profile was constructed to represent the occurrence of below surface maximum in zooplankton biomass. In this case the exponential mode was fitted only to data below 600 m. Table 11 presents the best fit parameters for each province. The profiles present the predicted change in zooplankton biomass relative to the average biomass in the 0–100 m layer. The depth integrated zooplankton biomass ($t \cdot \text{km}^{-2}$) for each biogeochemical province and for each depth strata (0–1000 m, and $>1000 \text{ m}$) was then calculated using a spatial database (FishMap; R. Watson, *the Sea Around Us Project*, Fisheries Centre, UBC) that integrates surface biomass values and the vertical profiles. Figures 7 and 8 show the predicted biomass

Table 11. Parameters of exponential function ($B \text{ rel.} = a \cdot \text{Depth}^{-b}$) fitted to data on zooplankton biomass with depth for different biogeochemical provinces of the Atlantic: GFST, Gulf Stream (Vinogradov, 1970); NADR, North Atlantic Drift (Koppleman and Wiekert, 1992); NAS (E and W), North Atlantic Subtropical Gyral (Vinogradov, 1970); CNRY, Eastern Canary Coastal (Vinogradov, 1970); Trade Wind Biome (Vinogradov, 1970; Dadou *et al.*, 2001), applied to provinces NATR, WTRA, ETRA and also the south Atlantic Westerly province (SATL).

Parameters	GFST	NADR	NAS (E and W)	CNRY	Trade Wind Biome
a	29.203	37.916	204.336	71.545	349.513
b	0.729	0.814	1.149	0.932	1.278

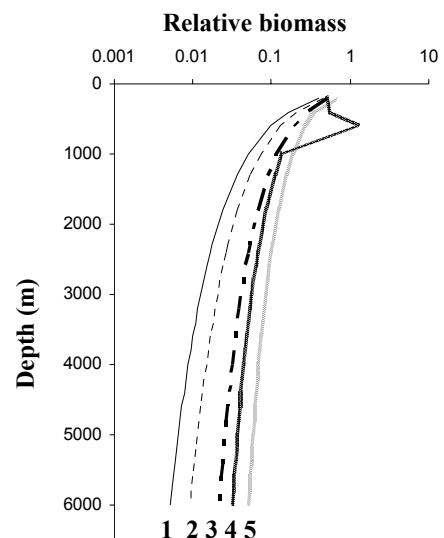


Figure 6. Vertical profiles of zooplankton biomass relative to the biomass in the surface layer (0–100 m) in each biogeochemical provinces: 1 (Trade Wind Provinces); 2 (CNRY); 3 (NASE and NASW); 4 (NADR); and 5 (GFST). See text and Table 11 for details about data sources and parameters.

distribution of shallow and deep zooplankton groups.

Table 12. Percentage of macrozooplankton in the total zooplankton biomass at depth in the equatorial and tropical zones of the Pacific ocean (source Vinogradov, 1970).

Depth range (m)	Equatorial zone	Tropical zone
	12°N-12°S	40°N-12°N; 12°S-40°S
0 – 50	0.0	0.0
50 – 100	22.5	0.0
100 – 200	1.6	0.0
200 – 500	22.3	10.5
500 – 1000	34.2	25.0
1000 – 2000	74.0	14.2
2000 – 4000	8.0	0.0

Vinogradov (1970) noted that, contrary to mesozooplankton, the macrozooplankton organisms occupy comparatively narrower vertical ranges in the deep waters, have an irregular distribution, and do not show a steady decrease in biomass with depth. The author suggests a pattern of vertical distribution in which macrozooplankton is mostly concentrated in middepth layers of the ocean, and occur in very low numbers below 2000 m. (Blackburn 1977) showed similar results for the tropical Pacific. The author estimates that macrozooplankton is less than 4 % of the mesoplankton biomass in the upper 200 m, and becomes more important in deeper layers of the ocean. Table 12 shows the proportion of the total zooplankton biomass by depth made of macrozooplankton in the tropical and equatorial zones of the Pacific according to Vinogradov (1970). These proportions are used here to divide the total zooplankton biomass between small and large zooplankton by depth.

Average proportions of large and small zooplankton in each depth stratum in each area of the Atlantic were calculated based on the proportions shown in Table 12 and on the vertical profiles of zooplankton biomass of each province (Table 11, Figure 6). That is, the proportions of macrozooplankton in the layers of 0–1000 m and >1000 m in each oceanic province were calculated as the average proportions reported by Vinogradov (1970), weighted by the expected biomass at depth estimated with the vertical profiles of each province. Vinogradov's equatorial data was applied to the Central Atlantic provinces, while the tropical data were applied to the Southern and Northern Atlantic provinces. Finally, to obtain average proportions for the modelled areas, the proportion of macrozooplankton by depth and province was weighted by the total area of the provinces in each area of the Atlantic. Results for each oceanic area of the Atlantic are shown in Table 13. The estimated biomass of each zooplankton functional group is shown in Tables 2 to 4.

Table 13. Proportion of large zooplankton (macrozooplankton) by depth in the Atlantic.

Depth range (m)	North Atlantic	Central Atlantic	South Atlantic
0–1000	0.059	0.186	0.032
>1000	0.029	0.239	0.034

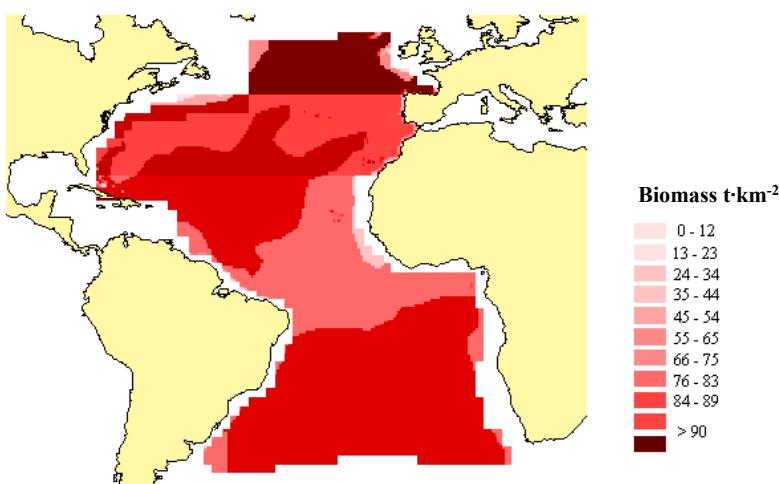


Figure 7. Distribution of zooplankton biomass between 0 and 1000 m depth.

same as the values estimated for mesozooplankton and carnivorous zooplankton, respectively, in the Gulf of Mexico (Mackinson *et al.*, *in press*). For small zooplankton P/B was set to 17.3 year⁻¹ and Q/B to 57 year⁻¹. For large zooplankton P/B was set to 8.7 year⁻¹ and Q/B to 29 year⁻¹.

Longhurst and Pauly (1987) report daily turnover rates of mesozooplankton in tropical Atlantic between 0.15 and 0.62. Assuming a daily turnover rate of 0.3, P/B of Small zooplankton is estimated at 109 year⁻¹, which is considerably higher than the values used in other ecosystem models (Browder, 1993; Venier and Pauly, 1997; Trites *et al.*, 1999; Cox *et al.*, 2002; Mackinson *et al.*, *in press*). Alternatively, in the present models the P/B and Q/B ratios for small and large zooplankton were assumed the

Most species of macrozooplankton are carnivorous, feeding on mesozooplankton organisms (Vinogradov, 1970), whereas a mix of predators, herbivores and detritivores is characteristic of the mesoplankton groups (Longhurst, 1998). Longhurst (1998) estimated the contribution of each mesozooplankton trophic mode in the Trade and Westerlies biomes (Table 14), which are used here to define the diet of Small zooplankton. To represent Vinogradov's "ladder of migration" the diet of deepwater zooplankton was split between shallow (30 %) and deep water (70 %) small zooplankton. The diet of deep water small zooplankton was divided between detritus and shallow and deep water small zooplankton.

PHYTOPLANKTON

Primary production data for each oceanic region of the Atlantic was obtained from the GoMor database (Marine Environment Unit, Joint Research Centre, European Commission) (Figure 9). Blackburn (1981) suggested that phytoplankton biomass within the equatorial divergence is normally between 15 and 30 mgChl·m⁻², while values between 5 and 25 mgChl·m⁻² are expected for areas under the Subtropical gyres. Therefore, phytoplankton biomass for the central Atlantic was considered the average value for equatorial areas (22.5 mgChl·m⁻² or 20.25 t·km⁻²) and for the Northern and Southern Atlantic the average of Subtropical gyres (15 mgChl·m⁻² or 13.5 t·km⁻²). A

Carbon:Chlorophyll ratio of 54 (Fasham *et al.*, 1985) was used to convert biomass from mgChl to mgC. To convert phytoplankton biomass and primary productivity from gC to wet weight, a conversion ratio of 0.06:1 was used (Walsh, 1981). The P/B ratios for each area were then computed based on the average primary productivity and phytoplankton biomass (Tables 2 to 4).

DETritus

The sources of organic matter to the deep sea are phytoplankton, other pelagic phytodetritus, carcasses and feces from pelagic animals, and materials from the continents carried to the deep seas by oceans or downslope transport. Detritus was estimated by the model assuming that organic material from other sources of mortality and non-assimilated food (20 %) of each group are exported to the detritus group.

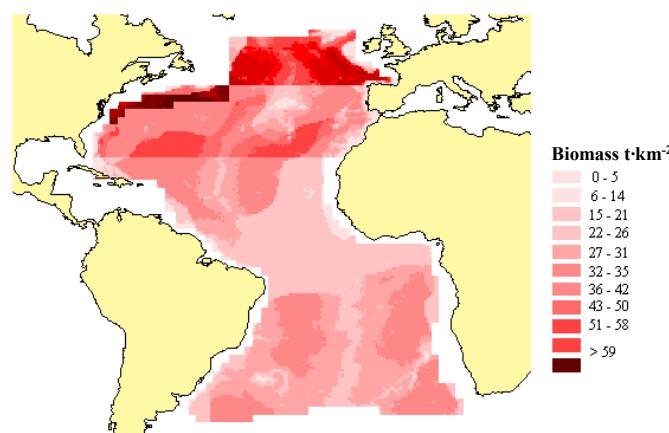


Figure 8. Distribution of zooplankton biomass bellow 1000 m depth.

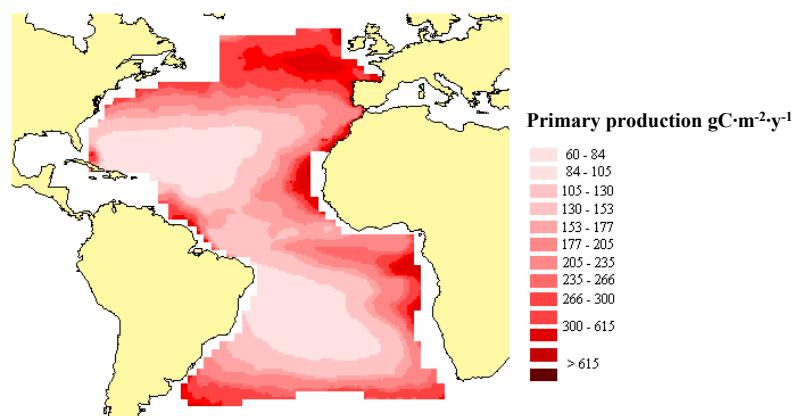


Figure 9. Primary production for 1999 (source: GoMor database).

Table 14. Percentage contribution of zooplankton trophic groups to the total carbon biomass in the Westerlies and Trades biomes of the Atlantic (source Longhurst, 1998).

Biomes	Trophic mode			
	Predators	Herbivores	Omnivores	Detritivores
Westerlies	33.43	21.85	43.79	0.93
Trades	42.96	30.94	25.27	0.84

MODEL BALANCING: LATE 1990S

The approach used to balance the models was to leave unchanged as much as possible the biomasses; P/B and Q/B ratios for the groups for which these parameters were estimated independently. Thus, model balancing was carried mostly by adjusting the diet matrix so that the system could support the estimated biomasses and fluxes between groups. The only exceptions in which biomasses had to be changed were: Small Bathydemersal fish of slope regions in the North Atlantic; Large epipelagic fish; and Small zooplankton groups (see below). Diet adjustments were done in a way as to avoid changing the essential trophic linkages that characterize the functional groups.

In the North Atlantic model, the most important causes of imbalances and the approach used to adjust the model are described below:

1. The high EEs of whales and seabirds were lowered by adjusting their proportions in the diets of pelagic sharks and toothed whales. The remaining proportions were allocated to epipelagic groups and large squids (in the case of toothed whales);
2. The biomasses estimated by Ecopath for groups 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 26 and 27 were all unrealistically high, and where causing imbalances to other groups in the system. Diets for these groups were adjusted by decreasing the level of canibalism and eliminating dubious or unimportant trophic linkages (such as the predation of Large mesopelagic fish on Epipelagic fish and the predation of Small squids on Medium epipelagic fish). As a general rule, canibalism was limited to values between 1 and 5 % of the diet (the representation of different size classes for each functional group was the mechanism adopted to avoid having high canibalism rates in the model in the first place). The adjustments made were sufficient to release the predation pressure on all groups and to bring the model close to balance. The final biomass of Small and Large squids estimated by Ecopath ($0.37 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$ or ca. 6 Mt) is in the same order of magnitude of the total consumption of cephalopods by top predators in the North Atlantic (Santos *et al.*, 2001), which was estimated at 2.4 Mt based on sperm whale consumption alone;
3. The proportion of tunas in the diet of Pelagic sharks and Large epipelagic fish had to be adjusted in order to account for differences in biomass of each tuna species. For instance, in the North Atlantic albacores are much less abundant than bigeye, while the proportions of these species in the diet of sharks was initially assumed the same. Diets were therefore adjusted to reflect the relative abundance of each tuna species, allowing more predation to the most abundant groups;
4. The biomass of Large epipelagic fish (initially estimated based on landings and an F of 0.3 year^{-1}) was not enough to support the predation. Therefore, this biomass was left to be estimated by Ecopath using EE of 0.9.
5. The fishing mortality of Small bathydemersal fish (slope), estimated by Ecopath from input catch and biomass values, was too high for the group. That showed potential problems in either catch data or biomass values estimated from the literature. The catch of blue whiting in the NADR province was adjusted to reflect the fact that ca. 40 % of the species' catch in the Northeast Atlantic comes from ICES area VIa (Gordon, 2001), which is outside of the model area. EE however remained unchanged. The approach used was therefore to set EE for the group to 0.9. Biomass estimated by Ecopath ($0.08110 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$) was almost twice the value estimated from the literature ($0.045505 \text{ t} \cdot \text{km}^{-2}$). The possibility that catches are too high due to errors in the procedure used to allocate catches by provinces cannot be ruled out and need to be addressed in a later stage;
6. Imbalances at the bottom of the food web were corrected by adjusting the proportions of diets among small and large zooplankton and between bacteria and detritus. Canibalism was decreased to 1 % for all zooplankton groups and the remaining diet proportions allocated to phytoplankton (in the case of shallow zooplankton) and to detritus in the case of deep zooplankton groups. The model remained unbalanced because more detritus was being consumed than accumulated. The main cause of imbalance was the consumption of detritus by small zooplankton groups. At this point in the balancing the EE of small zooplankton was relatively small (between 0.1 and 0.2), meaning that the demand for small zooplankton in the system was much lower than the

zooplankton production. Therefore, in order to balance the model, the biomass of small zooplankton was decreased from 118 to 90 t·km⁻² (ca. 20 % decrease) for the shallow water group, and from 46 to 20 t·km⁻² (56 %) for the deep water group. The decision to lower the small zooplankton biomass was consistent with the lower biomass estimates reported in other models of open oceanic systems (Polovina, 1996; Cox *et al.*, 2002).

The final diet matrix obtained after balancing the North Atlantic model was used as starting point to balance the models of the Central and South Atlantic. Only three groups were not balanced (EE>1) in the Central Atlantic model: Bluefin tuna, Large epipelagic fish and Detritus. As for the North Atlantic model, the proportion of tuna species in the diet of Pelagic sharks and Large epipelagic fish were adjusted to represent the relative biomass of the tuna species. In the Central Atlantic predation was assumed higher on bigeye and skipjack than on yellowfin and bluefin tunas. The biomass of Large epipelagic fish was left to be estimated by the model assuming an EE of 0.9. Finally to balance the Detritus group the biomass of Small zooplankton was decreased from 76.7 to 66 t·km⁻² (ca. 13 % decrease).

In the South Atlantic model, the unbalanced groups were Bluefin, Bigeye tuna, Large epipelagic fish, Phytoplankton and Detritus. As in the other two models, the proportion of tunas in the diets of predators were adjusted to reflect the abundance of each species (Skipjack>Albacore>Bigeye>Yellowfin>Bluefin). The EE of Large epipelagic fish was set to 0.9. Finally to lower the consumption of phytoplankton and detritus, the biomass of Small zooplankton was decreased from 107.4 to 65 t·km⁻² (39 % decrease) for shallow zooplankton and from 27.8 to 16 t·km⁻² (42 % decrease) for deep water zooplankton.

Final parameters values of the balanced models are presented in Tables 15, 16 and 17.

PARAMETERS ADJUSTMENTS FOR THE 1950S MODEL

To construct models of the Atlantic oceanic ecosystem in 1950 the following adjustments were made to the balanced models of the recent period (1997-1998):

1. Input landing values of each functional group for the year 1950. Landing statistics for the year 1950 and for each biogeochemical province were obtained from SAU database applying the same procedure as outlined in section 3;
2. Input biomass values for tunas and swordfish based on reported unexploited stock biomass, fishing mortality rates and landing values for the year 1950. Time series of stock biomass and fishing mortality rates for tunas and swordfish were obtained from ICCAT stock assessment reports (references for each species were presented in section 6). Unfortunately, not all stock assessment reports had the same temporal coverage, and assumptions had to be made to set biomass for some of the species. Estimated F values for yellowfin, bigeye and swordfish for the mid-1950s were 0.01, 0.016 and 0.028 year⁻¹, respectively. For the other species the earliest estimates of F was 0.03 year⁻¹ for skipjack in 1969, 0.223 year⁻¹ for bluefin in 1970 and 0.175 year⁻¹ for albacore in 1975. A first attempt was made to estimate biomasses by assuming that fishing mortality rates for tunas in the early 1950s were probably in the same order of magnitude as the earliest F estimates for yellowfin, bigeye and swordfish. Therefore, F for tunas, swordfish and billfishes was set to 0.01 year⁻¹. Results obtained were generally unrealistic. For instance, the estimated biomass of albacore from F and catch data was 3 orders of magnitude higher than the present time biomass, and less bigeye was estimated for the 1950s than for the present time model. In the case of yellowfin tuna, no catches were reported for 1950 which precluded the biomass estimation. Therefore, different approaches had to be used to estimate 1950s biomasses in each model.

In the North Atlantic model, the biomasses of yellowfin, bigeye and skipjack were estimated based on the ratio between unexploited stock (i.e., 1950s biomass) and the current stock biomasses presented in the ICCAT stock assessment reports. The ratios were approximately 1.98 for yellowfin, 3 for bigeye and 3 for skipjack. For albacore, the reported ratio of 4 resulted in a biomass much smaller than the catch of 1950. Instead, albacore biomass was estimated from the catch and an F value of 0.1 year⁻¹. The same approach had to be used for swordfish since the reported ratio between the biomasses in the 1950s and the late 1990s (3.6) resulted in an F value of 0.5 year⁻¹ which was too high for the 1950s. For bluefin tuna, no information was available in

ICCAT reports to obtain a ratio between biomasses. Therefore, bluefin tuna biomass was also estimated based on the ratio between the catch and an F of 0.1 year⁻¹ (F of 0.01 year⁻¹ resulted in an estimated 40 times decrease in biomass from 1950 to the present, which seemed unrealistic).

Table 15. Final parameters of the North Atlantic model for the recent period. Values in bold were estimated by the model.

Functional group	B (kg·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	Landings (kg·km ⁻²)
Baleen whales	24.634	0.020	4.394	0.755	0.000
Toothed whales	51.144	0.020	6.689	0.657	0.000
Beaked whales	0.536	0.020	8.806	0.319	0.000
Seabirds	0.204	0.078	72.779	0.255	0.000
Pelagic sharks	6.643	0.390	10.000	0.900	1.731
Yellowfin	0.015	1.050	15.530	0.762	0.005
Bluefin	2.030	0.500	4.000	0.977	0.731
Skipjack	0.463	1.350	19.610	0.843	0.162
Albacore	0.000	0.800	9.600	0.625	0.000
Bigeye	26.944	0.750	17.160	0.557	9.430
Swordfish	0.059	0.700	4.000	0.730	0.030
Billfishes	0.051	0.404	4.690	0.528	0.010
Large planktivorous fish	6.490	0.112	1.800	0.100	0.006
Large epipelagic fish	13.777	0.690	8.938	0.900	0.661
Medium epipelagic fish	112.968	1.080	7.671	0.900	15.909
Small epipelagic fish	859.276	2.053	12.549	0.900	0.017
Large mesopelagic fish	0.001	0.150	3.550	0.900	0.000
Small mesopelagic fish	1724.369	1.980	18.250	0.706	0.000
Small bathypelagic fish	62.888	1.040	3.650	0.900	0.000
Medium bathypelagic fish	69.549	0.190	0.290	0.900	0.000
Large bathypelagic fish	23.169	0.270	0.490	0.900	0.662
Small bathydemersal fish slope	81.102	0.345	0.628	0.900	16.020
Large bathydemersal slope	53.246	0.175	0.318	0.689	5.582
Small bathydemersal abyss	121.430	0.378	0.687	0.448	0.000
Large bathydemersal abyss	189.631	0.209	0.380	0.467	0.000
Small squids	293.465	4.600	36.500	0.900	0.163
Large squids	80.386	4.600	36.500	0.900	0.000
Benthic cephalopods	8.791	1.150	2.300	0.900	0.000
Meiobenthos	1234.000	2.250	22.650	0.259	0.000
Macrobenthos	545.000	1.000	9.850	0.231	0.000
Megabenthos	493.000	1.100	6.700	0.112	0.000
Heterotrophic bacteria	28167.000	18.450	29.000	0.647	0.000
Small zooplankton shallow	90000.000	17.300	57.700	0.324	0.000
Large zooplankton shallow	7377.317	8.700	29.000	0.230	0.000
Small zooplankton deep	20000.000	17.300	57.700	0.123	0.000
Large zooplankton deep	1392.264	8.700	29.000	0.138	0.000
Phytoplankton	13500.000	259.274	—	0.898	0.000
Detritus	—	—	—	1.000	—

Table 16. Final parameters of the Central Atlantic model for the recent period.
Values in bold were estimated by the model.

Functional group	B (kg·km ⁻²)	P/B (year ⁻¹)	Q/B (year ⁻¹)	EE	Landings (kg·km ⁻²)
Baleen whales	20.642	0.020	4.394	0.708	0.000
Toothed whales	42.856	0.020	6.689	0.432	0.000
Beaked whales	0.449	0.020	8.806	0.319	0.000
Seabirds	0.125	0.078	73.562	0.310	0.000
Pelagic sharks	1.724	0.390	10.000	0.900	0.372
Yellowfin	0.078	1.050	15.530	0.396	0.027
Bluefin	0.008	0.500	4.000	0.764	0.003
Skipjack	2.605	1.350	19.610	0.378	0.912
Albacore	0.155	0.800	9.600	0.963	0.078
Bigeye	8.942	0.750	17.160	0.555	3.130
Swordfish	0.302	0.700	4.000	0.715	0.151
Billfishes	1.657	0.416	4.137	0.481	0.331
Large planktivorous fish	1.539	0.112	1.800	0.100	0.000
Large epipelagic fish	11.114	0.693	8.938	0.900	2.026
Medium epipelagic fish	44.780	1.080	7.671	0.900	0.800
Small epipelagic fish	628.895	2.053	12.549	0.900	0.000
Large mesopelagic fish	0.558	0.150	3.550	0.900	0.000
Small mesopelagic fish	3253.854	3.757	18.250	0.155	0.000
Small bathypelagic fish	20.715	1.040	3.650	0.900	0.000
Medium bathypelagic fish	22.377	0.190	0.290	0.900	0.000
Large bathypelagic fish	5.535	0.270	0.490	0.900	0.000
Small bathydemersal fish slope	15.938	0.355	0.645	0.682	0.576
Large bathydemersal slope	18.835	0.160	0.291	0.607	1.075
Small bathydemersal abyss	93.452	0.343	0.623	0.521	0.000
Large bathydemersal abyss	145.938	0.202	0.368	0.526	0.000
Small squids	226.259	4.600	36.500	0.900	0.276
Large squids	67.357	4.600	36.500	0.900	0.000
Benthic cephalopods	5.099	1.150	2.300	0.900	0.000
Meiobenthos	984.000	2.250	22.650	0.244	0.000
Macrobenthos	369.000	1.000	9.850	0.181	0.000
Megabenthos	394.000	1.100	6.700	0.089	0.000
Heterotrophic bacteria	22542.999	18.450	29.000	0.624	0.000
Small zooplankton shallow	66000.000	17.300	57.700	0.704	0.000
Large zooplankton shallow	17567.677	8.700	29.000	0.123	0.000
Small zooplankton deep	18858.584	17.300	57.700	0.419	0.000
Large zooplankton deep	5931.747	8.700	29.000	0.060	0.000
Phytoplankton	20250.000	146.382	—	0.777	0.000
Detritus	—	—	—	1.000	—

Table 17. Final parameters of the South Atlantic model for the recent period. Values in bold were estimated by the model.

Functional group	B kg·km ⁻²	P/B year ⁻¹	Q/B year ⁻¹	EE	Landings kg·km ⁻²
Baleen whales	21.580	0.020	4.394	0.693	0.000
Toothed whales	44.804	0.020	6.689	0.357	0.000
Beaked whales	0.470	0.020	8.806	0.319	0.000
Seabirds	0.137	0.081	73.757	0.273	0.000
Pelagic sharks	0.466	0.390	10.000	0.900	0.094
Yellowfin	0.066	1.050	15.530	0.350	0.023
Bluefin	0.003	0.500	4.000	0.749	0.001
Skipjack	3.988	1.350	19.610	0.331	1.396
Albacore	0.446	0.800	9.600	0.893	0.223
Bigeye	0.100	0.750	17.160	0.677	0.035
Swordfish	0.291	0.700	4.000	0.715	0.145
Billfishes	0.586	0.409	4.212	0.489	0.117
Large planktivorous fish	0.415	0.113	1.800	0.100	0.000
Large epipelagic fish	2.479	0.690	8.938	0.900	0.062
Medium epipelagic fish	5.958	1.080	7.671	0.900	0.043
Small epipelagic fish	569.886	2.053	12.549	0.900	0.000
Large mesopelagic fish	1.603	0.150	3.550	0.900	0.000
Small mesopelagic fish	1164.093	2.445	18.250	0.639	0.141
Small bathypelagic fish	0.649	1.040	3.650	0.900	0.000
Medium bathypelagic fish	2.150	0.190	0.290	0.900	0.000
Large bathypelagic fish	2.093	0.270	0.490	0.900	0.000
Small bathydemersal fish slope	7.509	0.412	0.748	0.994	0.965
Large bathydemersal slope	8.874	0.207	0.376	0.650	0.571
Small bathydemersal abyss	109.387	0.378	0.687	0.414	0.000
Large bathydemersal abyss	170.823	0.209	0.380	0.454	0.000
Small squids	221.587	4.600	36.500	0.900	0.000
Large squids	70.418	4.600	36.500	0.900	0.000
Benthic cephalopods	3.799	1.150	2.300	0.900	0.000
Meiobenthos	1073.000	2.250	22.650	0.246	0.000
Macrobenthos	414.000	1.000	9.850	0.150	0.000
Megabenthos	429.000	1.100	6.700	0.094	0.000
Heterotrophic bacteria	24562.000	18.450	29.000	0.551	0.000
Small zooplankton shallow	65000.000	17.300	57.700	0.291	0.000
Large zooplankton shallow	3537.318	8.700	29.000	0.320	0.000
Small zooplankton deep	16000.000	17.300	57.700	0.113	0.000
Large zooplankton deep	986.818	8.700	29.000	0.131	0.000
Phytoplankton	13500.000	192.982	—	0.871	0.000
Detritus	—	—	—	0.986	—

In the Central Atlantic model the biomass of bluefin was estimated as the ratio between catches and an F of 0.1 year⁻¹. Since there were no catches reported for the other species, the biomass of yellowfin, albacore, skipjack, bigeye and swordfish were estimated base on the ratios between unexploited stock and the current stock. The biomasses in the South Atlantic model were calculated using the ratios between unexploited stock and current stock sizes.

3. The P/B ratios of tunas and swordfish were adjusted according to total mortality rates estimated with the F values for 1950.
4. The EE values of the high trophic level groups that are exploited and that had EE entered as an input parameter in Ecopath (Pelagic sharks, Large Epipelagic fish and Large Bathypelagic fish) were also adjusted. For instance, an EE of 0.9 was entered for Pelagic sharks in the model for the late 1990s to reflect the fact that the group was heavily fished. In the 1950s, EE had to be adjusted to reflect that fisheries were less intensive and that predation is low for the group. Thus, for the 1950s model, EEs of these groups were set according to the contribution of the predation mortality to the total natural mortality rate (M) in the late 1990s model; EE was set to 0.31 for Pelagic sharks; 0.81 for Large epipelagic fish; and 0.79 for Large bathypelagic fish. An EE of 0.03 (calculated in the same way) was used to estimate the biomass of Billfishes in the 1950s model.
5. The biomass of whales were also adjusted. The biomass of whale groups was probably higher in the 1950s than in the present time period. For instance, based on genetic work, Roman and Palumbi (2003) estimated that there were approximately 400,000 humpbacks, 480,000 fins and 300,000 minkes in the North Atlantic. However, in order to use his estimates, some type of adjustment had to be made (as proposed by Kaschner *et al.* (2001) to account for the fact that not all whales were present in the oceanic areas all the time. In the absence of other information, it was tentatively assumed that the biomass of whales in 1950 was twice the current level.

The balancing of the 1950s model relied as much as possible on biomass adjustments leaving the diet matrix similar to the late 1990s model. In this sense, the 1950s model served as a way to address the question of how much biomass could be supported by the current system structure. For the North Atlantic model, two groups became unbalanced with the new input parameters: Skipjack tuna and Small mesopelagic fish. Predation by albacore was the main source of mortality of skipjack tuna. Instead of decreasing the biomass of Albacore (which would bring the F for group too high for the 1950), the biomass of Skipjack was increased by approximately 4 times. In the case of mesopelagic fish, the main source of predation was Small and Large squids, which had their biomass estimated based on predation pressure (mainly of Toothed whales) and an EE value of 0.9. To balance the model the biomass of Toothed whales was decreased from 0.102 to 0.079 t·km⁻², the EE of squids increased to 0.95. To bring the model to balance the proportion of Small squids in the diet of Large squids was decreased to 0.15 and the proportion of Mesopelagic fish in the diet of Small squids decreased to 0.15, the remaining diet proportions allocated to Large zooplankton groups.

For the Central Atlantic model, the EE of Pelagic sharks was decreased to 0.25 because biomass estimated with an EE of 0.3 was approximately the same as in the present time model. Because of the predation by Toothed whales the Bathydemersal fish groups had EEs slightly over 1 in the Central Atlantic. To balance the model the biomass of Toothed whales was decreased from 0.085 to 0.078 t·km⁻².

The model of the South Atlantic could not be balanced unless a biomass value was entered for Pelagic sharks. Biomass of Pelagic sharks was therefore set to 0.0009 t·km⁻² (approximately twice the present time model), with EE being estimated at 0.23. Two groups remained unbalanced: Small mesopelagics and Small bathydemersal slope fish. The model was balanced by decreasing the biomass of Toothed whales to 0.078 t·km⁻², increasing the biomass of Small mesopelagics from 1.16 to 1.3 t·km⁻², increasing the biomass of Small Bathymersal fish from 0.007 to 0.008 t·km⁻², and by decreasing the proportion of Small mesopelagics in the diet of Large squids from 0.2 to 0.15. The remaining diet proportions were allocated to Deepwater large zooplankton. The final parameters for the 1950s models are presented in Tables 18 to 20.

Table 18. Final parameters of the North Atlantic model for 1950. Values in bold were estimated by the model.

Functional group	B kg·km ⁻²	P/B year ⁻¹	Q/B year ⁻¹	EE	Landings kg·km ⁻²
Baleen whales	49.268	0.020	4.394	0.693	0.000
Toothed whales	79.000	0.020	6.689	0.357	0.000
Beaked whales	1.072	0.020	8.806	0.319	0.000
Seabirds	0.204	0.078	72.779	0.273	0.000
Pelagic sharks	9.986	0.390	10.000	0.900	0.265
Yellowfin	0.030	0.700	15.530	0.350	0.000
Bluefin	98.667	0.240	4.000	0.749	0.987
Skipjack	6.000	1.030	19.610	0.331	0.046
Albacore	18.900	0.400	9.600	0.893	1.852
Bigeye	80.831	0.400	17.160	0.677	0.052
Swordfish	1.080	0.300	4.000	0.715	0.109
Billfishes	0.082	0.404	4.690	0.489	0.000
Large planktivorous fish	12.302	0.112	1.800	0.100	0.038
Large epipelagic fish	22.194	0.690	8.938	0.900	0.394
Medium epipelagic fish	306.364	1.080	7.671	0.900	1.759
Small epipelagic fish	1437.178	2.053	12.549	0.900	0.032
Large mesopelagic fish	67.879	0.150	3.550	0.900	0.000
Small mesopelagic fish	1724.369	1.980	18.250	0.639	0.000
Small bathypelagic fish	197.122	1.040	3.650	0.900	0.000
Medium bathypelagic fish	247.122	0.190	0.290	0.900	0.000
Large bathypelagic fish	67.239	0.270	0.490	0.900	0.109
Small bathydemersal fish slope	108.154	0.345	0.628	0.994	1.119
Large bathydemersal slope	53.246	0.175	0.318	0.650	1.597
Small bathydemersal abyss	121.430	0.378	0.687	0.414	0.000
Large bathydemersal abyss	189.631	0.209	0.380	0.454	0.000
Small squids	344.755	4.600	36.500	0.900	0.052
Large squids	113.264	4.600	36.500	0.900	0.000
Benthic cephalopods	20.184	1.150	2.300	0.900	0.000
Meiobenthos	1234.000	2.250	22.650	0.246	0.000
Macro benthos	545.000	1.000	9.850	0.150	0.000
Megabenthos	493.000	1.100	6.700	0.094	0.000
Heterotrophic bacteria	28167.000	18.450	28.500	0.551	0.000
Small zooplankton shallow	90000.000	17.300	57.700	0.291	0.000
Large zooplankton shallow	7377.317	8.700	29.000	0.320	0.000
Small zooplankton deep	20000.000	17.300	57.700	0.113	0.000
Large zooplankton deep	1392.264	8.700	29.000	0.131	0.000
Phytoplankton	13500.000	259.274		0.871	0.000
Detritus				0.986	

Table 19. Final parameters of the Central Atlantic model for 1950. Values in bold were estimated by the model.

Functional group	B kg·km ⁻²	P/B year ⁻¹	Q/B year ⁻¹	EE	Landings kg·km ⁻²
Baleen whales	41.284	0.020	4.394	0.664	0.000
Toothed whales	78.000	0.020	6.689	0.537	0.000
Beaked whales	0.898	0.020	8.806	0.290	0.000
Seabirds	0.125	0.078	73.562	0.598	0.000
Pelagic sharks	6.401	0.390	10.000	0.250	0.046
Yellowfin	0.155	0.700	15.530	0.065	0.000
Bluefin	0.009	0.240	4.000	0.714	0.001
Skipjack	7.813	1.030	19.610	0.130	0.000
Albacore	0.622	0.400	9.600	0.385	0.000
Bigeye	26.825	0.400	17.160	0.166	0.000
Swordfish	1.088	0.300	4.000	0.002	0.000
Billfishes	0.051	0.416	4.137	0.030	0.000
Large planktivorous fish	5.715	0.112	1.800	0.100	0.000
Large epipelagic fish	14.206	0.693	8.938	0.810	0.289
Medium epipelagic fish	98.111	1.080	7.671	0.900	0.125
Small epipelagic fish	1177.740	2.053	12.549	0.900	0.039
Large mesopelagic fish	2.233	0.150	3.550	0.900	0.000
Small mesopelagic fish	3253.854	3.757	18.250	<u>0.292</u>	0.000
Sm. Bathypelagic fish	62.940	1.040	3.650	0.900	0.000
Medium bathypelagic fish	70.743	0.190	0.290	0.900	0.000
Large bathypelagic fish	23.487	0.270	0.490	0.790	0.000
Small bathydemersal fish slope	15.938	0.355	0.645	1.000	0.188
Large bathydemersal slope	18.835	0.160	0.291	0.659	0.064
Small bathydemersal abyss	93.452	0.343	0.623	0.962	0.000
Large bathydemersal abyss	145.938	0.202	0.368	0.957	0.000
Small squids	426.664	4.600	36.500	0.900	0.000
Large squids	122.700	4.600	36.500	0.900	0.000
Benthic cephalopods	11.064	1.150	2.300	0.900	0.000
Meiobenthos	984.000	2.250	22.650	0.246	0.000
Macrobenthos	369.000	1.000	9.850	0.266	0.000
Megabenthos	394.000	1.100	6.700	0.095	0.000
Heterotrophic bacteria	22542.999	18.450	28.300	0.624	0.000
Small zooplankton shallow	66000.000	17.300	57.700	0.710	0.000
Large zooplankton shallow	17567.677	8.700	29.000	0.162	0.000
Small zooplankton deep	18858.584	17.300	57.700	0.419	0.000
Large zooplankton deep	5931.747	8.700	29.000	0.067	0.000
Phytoplankton	20250.000	146.382		0.777	0.000
Detritus				1.000	

Table 20. Final parameters of the South Atlantic model for 1950. Values in bold were estimated by the model.

Functional group	B kg·km ⁻²	P/B year ⁻¹	Q/B year ⁻¹	EE	Landings kg·km ⁻²
Baleen whales	43.160	0.020	4.394	0.604	0.000
Toothed whales	78.000	0.020	6.689	0.360	0.000
Beaked whales	0.939	0.020	8.806	0.278	0.000
Seabirds	0.137	0.081	73.757	0.475	0.000
Pelagic sharks	0.900	0.390	10.000	0.232	0.000
Yellowfin	0.131	0.700	15.530	0.010	0.000
Bluefin	0.015	0.240	4.000	0.025	0.000
Skipjack	11.965	1.030	19.610	0.080	0.000
Albacore	1.785	0.400	9.600	0.233	0.000
Bigeye	0.300	0.400	17.160	0.141	0.000
Swordfish	1.046	0.300	4.000	0.000	0.000
Billfishes	0.007	0.409	4.212	0.030	0.000
Large planktivorous fish	0.800	0.113	1.800	0.100	0.000
Large epipelagic fish	1.755	0.690	8.938	0.810	0.000
Medium epipelagic fish	7.136	1.080	7.671	0.900	0.120
Small epipelagic fish	992.731	2.053	12.549	0.900	0.000
Large mesopelagic fish	6.412	0.150	3.550	0.900	0.000
Small mesopelagic fish	1300.000	2.445	18.250	0.952	0.000
Small bathypelagic fish	2.139	1.040	3.650	0.900	0.000
Medium bathypelagic fish	7.324	0.190	0.290	0.900	0.000
Large bathypelagic fish	6.151	0.270	0.490	0.790	0.000
Small bathydemersal fish slope	8.000	0.412	0.748	0.981	0.005
Large bathydemersal slope	8.874	0.207	0.376	0.870	0.016
Small bathydemersal abyss	109.387	0.378	0.687	0.721	0.000
Large bathydemersal abyss	170.823	0.209	0.380	0.791	0.000
Small squids	390.712	4.600	36.500	0.900	0.000
Large squids	122.754	4.600	36.500	0.900	0.000
Benthic cephalopods	6.699	1.150	2.300	0.900	0.000
Meiobenthos	1073.000	2.250	22.650	0.247	0.000
Macrofauna	414.000	1.000	9.850	0.165	0.000
Megabenthos	429.000	1.100	6.700	0.097	0.000
Heterotrophic bacteria	24562.000	18.450	29.000	0.551	0.000
Small zooplankton shallow	65000.000	17.300	57.700	0.297	0.000
Large zooplankton shallow	3537.318	8.700	29.000	0.484	0.000
Small zooplankton deep	16000.000	17.300	57.700	0.114	0.000
Large zooplankton deep	986.818	8.700	29.000	0.193	0.000
Phytoplankton	13500.000	192.982		0.871	0.000
Detritus				0.990	

FINAL COMMENTS

The models constructed in this report can be improved in many different ways. Particular attention has to be given to obtaining better biomass estimates for whales and seabirds for both time periods in all areas of the Atlantic. More information on biomass distribution of bathydemersal fish and invertebrate fauna, particularly for the Central and South Atlantic, will also improve considerably the representation of regional differences through the mass-balance models. The 1950s model is still preliminary and should be used ultimately only as a possible scenario for changes in biomasses of selected groups between the 1950s and the present time. In this sense, more efforts should be put in using the available biomass time series of exploited groups (mainly tunas and swordfish) and time series of primary productivity to construct and test more realistic scenarios of change in oceanic ecosystems over time.

REFERENCES

- Amaratunga, T. 1983. The role of cephalopods in the marine ecosystem, p. 379-415. In: J. F. Caddy (ed.) Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fisheries Technical Paper. 231.
- Arguelles, J., P. Villegas and C. Castillo. 2002. Determinacion de la edad del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) mediante la lectura de anillos diarios en estatolitos. Facultad de Ciencias Biologicas, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Armstrong, D.A., B.A. Mitchell-Innes, F. Verheyen-Dua, H. Waldron and L. Hutchings. 1987. Physical and biological features across an upwelling front in the southern Benguela, p. 171-190. In: A. I. L. G. Payne, J. A. and K. H. Brink (eds.). The Benguela and comparable ecosystems. South African Journal of Marine Science (Cape Town) 5.
- Arnold, G.P. 1979. Squid. A review of their biology and fisheries. Ministry of Agriculture Fisheries and Food. Directorate of Fisheries Research. Lowestoft. 29 p.
- Barcena, F., A.M. Teixeira and A. Bermejo. 1984. Breeding seabird populations in the Atlantic sector of the Iberian Peninsula, p. 335-346. In: J. P. E. Croxall, P. G. H. and R. W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication 2.
- Barret, R.T. and W. Vader. 1984. The status and conservation of breeding seabirds in Norway, p. 323-334. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication 2.
- Barreto, M.A., L.A. Marcano, J.J. Alio, X. Gutierrez and A. Zerpa. 1996. Feeding of *Xiphias gladius* in the area of Venezuela Caribbean. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 45(2): 337-342.
- Blackburn, M. 1977. Studies on pelagic animal biomasses, p. 283 - 300. In: N.R. a. Z. Andersen, B.J. New (eds.) Oceanic sound scattering prediction. Plenum Press, New York. 860 p.
- Bode, A., M. Alvarez-Ossorio and N. Gonzalez. 1998. Estimations of mesozooplankton biomass in a costal upwelling area off NW Spain. Journal of Plankton Research 20(5): 1005-1014.
- Boucher-Rodoni, R., E. Boucaud-Camou and K. Mangold. 1987. Feeding and digestion, p. 85-108. In: P.R. Boyle (ed.) Cephalopod life cycles. London, Academic Press. Vol. II.
- Boyle, P.R. and S. V. Boletzky. 1996. Cephalopod populations: definition and dynamics. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 351: 985-1002.
- Browder, J.A. 1993. A pilot model of the Gulf of Mexico continental shelf. Trophic models of aquatic ecosystems, p. 279-284. In: V. Christensen and D. Pauly (eds.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26.
- Brown, B.E., J.A. Browder, J. Powers and C.D. Goodyear. 1991. Biomass, yield models, and management strategies for the Gulf of Mexico ecosystem; p: 125-163. In: K. Sherman, L.M. Alexander and B.D. Gold (eds.) Food chains, yields, models and management of large marine ecosystems. Westview Press. San Francisco.
- Brown, R.G.B. and D.N. Nettleship. 1984. The seabirds of northeastern North America: their present status and conservation requirements, p. 85-100. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds., ICBP Technical Publication 2.
- Buencuerpo, V., S. Rios and J. Moron. 1998. Pelagic sharks associated with swordfish, *Xiphias gladius*, fishery in the eastern North Atlantic Ocean and the strait of Gilbratar. Fishery Bulletin 96(4): 667-685.
- Caddy, J.F. 1983. The cephalopods: Factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks, p. 416-452. In: J.F. Caddy (ed.) Advances in assessment of world cephalopod resources. Rome, FAO Fisheries Technical Paper 231.
- Carrasson, M. and J. Matallanas. 1990. Preliminary data about the feeding habits of some deep-sea Mediterranean fishes. Journal of Fish Biology 36: 461-463.
- Childress, J.J., S.M. Taylor, G.M. Cailliet and M.H. Price. 1980. Patterns of growth, energy utilization and reproduction in some meso' and bathypelagic fishes off southern California. Marine Biology 61: 27-40.
- Christensen, V. and D. Pauly. (Editors) 1993. Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26. ICLARM. Manila, Philippines. 390 p.
- Christiansen, B. and H. Thiel. 1992. Deep-sea epibenthic megafauna of the Northeast Atlantic: abundance and biomass at three mid-oceanic locations estimated from photographic transects, p. 125-138. In: G.T. Rowe and V.P. Rowe (eds.) Deep-sea food chainis and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Clarke, M.R. 1987. Cephalopd biomass - estimation from predation, p. 221-237. In: P.R. Boyle (ed.) Cephalopod life cycles. Academic Press. London. Vol II.
- Clarke, M.R. 1996. The role of cephalopods in the world's oceans: an introduction. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 351: 979-983.
- Clay, D. 1991. Atlantic bluefin tuna. Introduction, p. 91-92. In: R. Deriso and W.H.B. Deriso (eds.) World meeting on stock assessment of bluefin tunas: strengths and weaknesses. IATTC. La Jolla, California. Special Report (7).
- Clemens, W.A. and G.V. Wilby. 1961. Fishes of the Pacific coast of Canada. Fish. Res. Bd. Canada Bull. 68. 443 p.
- Compagno, L.J.V. 1984. FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes. FAO Fish. Synop. (125). Vol. 4(1). 249 p.
- Cooper, J., A.J. Williams and P.L. Britton. 1984. Distribution, population sizes and conservation of breeding seabirds in the Afrotropical region, p. 403-420. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds., ICBP Technical Publication (2).
- Cortes, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54(3): 726-738.
- Cortes, E. 1999. Standardized diet compositions and trophic levels of sharks. ICES Journal of Marine Science 56: 707-717.
- Cowles, D.L. and J.J. Childress. 1995. Aerobic metabolism of the anglerfish *Melanocetus johnsoni*, a deep-pelagic marine sit-and-wait predator. Deep Sea Reserach 42(9): 1631-1638.
- Cox, S.P., T.E. Essington, J.F. Kitchell, S.J.D. Martell, C.J. Walters, C. Boggs and I. Kaplan. 2002. Reconstructing ecosystem dynamics in the central Pacific Ocean, 1952-1998. II. The trophic impacts of fishing and effects on tuna dynamics. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1736-1747.
- Croxall, J.P. (Editor) 1987. Seabirds feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press. Cambridge. 416 p.
- Croxall, J.P., S. McInnes and P.A. Prince. 1984. The status and conservation of seabirds at the Falkland Islands, p. 271-292. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication (2).
- Croxall, J.P., P.A. Prince, I. Hunter, S.J. McInnes and P.G. Copestake. 1984. The seabirds of the Antarctic Peninsula, Islands of the Scotia Sea, and Antarctic continent between 80°W and 20°W: their status and conservation, p. 637-666. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication (2).
- Dadou, I., F. Lamy, C. Rabouille, D. Ruiz-Pino, V. Andersen, M. Bianchi and V. Garçon. 2001. An integrated biological pump model from the euphotic zone to the sediment: a 1-D application in the Northeast tropical Atlantic. Deep-Sea Research 48: 2345-2381.

- Dahl, J. 1979. Deep-sea carrion-feeding amphipods. *Oikos* 33: 167.
- Davies, L. and G. Bortone. 1976. Partial food list of 3 species of Istiophoridae Pisces from the northeastern Gulf of Mexico. *Fla. Sci.* 39(4): 249-253.
- Dawe, E.G. and S.J. Stephen. 1988. The cephalopoda assemblage of the Gulf Stream system east of 60°W. *Malacologia* 29(1): 235-245.
- Deming, J.W. and P.L. Yager. 1992. Natural bacterial assemblages in deep-sea sediments: towards a global view, p. 11-27. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Dragovich, A. 1969. Review of studies of tuna food in the Atlantic Ocean. Special Scie. Rep. Fish. 593(117). Bureau of Commer. Fish. Trop. Atlant. Biol. US Fish and Wildlife Service. 21 p.
- Drazen, J.C., T.W. Buckley and G.R. Hoff. 2001. The feeding habits of slope dwelling macrourid fishes in the eastern North Pacific. *Deep-Sea Research* 48: 909-935.
- Evans, P.G.H. 1984. The seabirds of greenland: their status and conservation, p. 49-84. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication (2).
- Evans, P.G.H. 1984. Status and conservation of seabirds in northwest Europe (excluding Norway and the U.S.S.R.), p. 293-322. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication (2).
- FAO. 1981. Atlas of the living resources of the seas. Food and Agricultural Organization of the United Nations. Rome. 178 p.
- Fasham, M.J.R., T. Platt, B. Irwin and K. Jones. 1985. Factors affecting the spatial pattern of the deep chlorophyll maximum in the region of the Azores front. *Prog. Oceanog.* 14: 129-165.
- Fonteneau, A. and J. Marcille. 1993. Resources, fishing and biology of the tropical tunas of the Eastern Central Atlantic. FAO Fisheries Technical Paper (292). Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. 354 p.
- Fuentes, H., E. Antonietti and A. Alamo. 1988. Espectro alimentario del patudo (*Thunnus obesus*) en el primaveraustral de 1986 en el Pacífico sur oriental, p. 295-298. In: H. Salzwedel and A. Lando (eds.) Recursos y dinámica del ecosistema de afloramiento Peruano. Bol. Instituto del Mar del Peru. Volumen Extraordinario. Callao.
- Furness, R.W. 1994. An estimate of the quantity of squid consumed by seabirds in the eastern North Atlantic and adjoining seas. *Fisheries Research* 21: 165-177.
- Gage, J.D. 1992. Benthic secondary production in the deep sea, p. 199-216. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Gartner, J.V. and D.E. Zwerner. 1989. The parasite faunas of meso- and bathypelagic fishes of Norfolk Submarine Canyon, western North Atlantic. *Journal of Fish Biology* 34: 79-95.
- Gjøsaeter, J. and K. Kawaguchi. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. FAO Fisheries Technical Paper (193). FAO. Rome. 151 p.
- Gooday, A.J., L.A. Levin, P. Linke and T. Heeger. 1992. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling, p. 63-91. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Gordon, J.D.M. 2001. Deep-water fisheries at the Atlantic frontier. *Continental Shelf Research* 21: 987-1003.
- Gorelova, T.A. 1986. Assessment of the daily ration of meso- and bathypelagic fishes of the family Bathylagidae. *Journal of Ichthyology* 25(5): 155-160.
- Haedrich, R. and N.R. Merret. 1992. Production/biomass ratios, size frequencies, and biomass spectra in deep-sea demersal fishes, p. 157-182. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Haedrich, R. and G.T. Rowe (1977). Megafaunal biomass in the deep sea. *Nature* 269: 141.
- Haedrich, R., G.T. Rowe and P.T. Polloni. 1980. The megabenthic fauna in the deep sea of New England. *Marine Biology* 57: 165-179.
- Haedrich, R.L. and N.R. Henderson. 1974. Pelagic food of *Coryphaenoides armatus*, a deep benthic rattail. *Deep Sea Reserach* 21(9): 739-744.
- Haedrich, R.L. and N.R. Merrett. 1988. Summary atlas of deep-living demersal fishes in the North Atlantic Basin. *Journal of Natural History* 22: 1325-1362.
- Hampton, J. 2000. Natural mortality rates in tropical tunas: size really does matter. *Canadian J. of Fisheries and Aquatic Science* 57: 1002-1010.
- Henderson, A.C., K. Flannery and J. Dunne. 2001. Observations on the biology and ecology of the blue shark in the Northeast Atlantic. *Journal of Fish Biology* 58(5): 1347-1358.
- Hessler, R.R., C.L. Ingram, A. Aristides Yayanos and B. Burnett. 1978. Scavenging amphipods from the floor of the Philippine Trench. *Deep Sea Reserach* 25: 1029-1047.
- ICCAT. 1999. 1999 Bigeye detailed report - Bigeye tuna, ICCAT: 2-19.
- ICCAT. 1999. ICCAT SCRS Swordfish stock assessment session. 1999 Detailed report for swordfish. Madrid, Spain, ICCAT: 2-32.
- ICCAT. 1999. Report of the ICCAT SCRS skipjack stock assessment session. Funchal, Madeira, Portugal: 1-52.
- ICCAT. 2001. ICCAT data preparatory meeting for Atlantic shark stock assessment. Halifax, Canada: 1 21.
- ICCAT. 2001. Report of the 2001 billfish species group session. Madrid, Spain: 1 77.
- ICCAT. 2001. Report of the ICCAT SCRS albacore stock assessment session. Madrid, Spain: 1283 1390.
- ICCAT. 2001a. Report of the ICCAT SCRS Atlantic yellowfin tuna stock assessment session. Cumaná, Venezuela, July 10 15, 2000: 1 148.
- ICCAT. 2001b. Report of the ICCAT SCRS West Atlantic bluefin tuna stock assessment session. Madrid, Spain.
- Jakobsdóttir, K.B. 2001. Biological aspects of two deep-water squalid sharks: *Centroscyllium fabricii* (Reinhardt, 1825) and *Etmopterus princeps* (Collet, 1904) in Icelandic waters. *Fisheries Research* 51: 247-265.
- Jarre-Teichmann, A. and S. Guenette. 1996. Invertebrate benthos, p. 38. In: D. Pauly, V. Christensen and N. Haggan (eds.) Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystem. *Fisheries Centre Research Report* 4 (1).
- Jolley Jr., J.W. 1977. The biology and fishery of Atlantic sailfish *Istiophorus platypterus*, from Southeast Florida. *Florida Marine Research Publications* 28: 31.
- Kaschner, K., R. Watson, V. Christensen, A. Trites and D. Pauly. 2001. Modeling and mapping trophic overlap between marine mammals and commercial fisheries in the North Atlantic, p. 35-45. In: D. Zeller, R. Watson, T. Pitcher and D. Pauly (eds.) *Fisheries Impacts on North Atlantic Ecosystems: Catch, Effort and National/Regional Data Sets*. *Fisheries Centre Research Report* 9(3).
- Koppelman, R. and H. Weikert. 1992. Full-depth zooplankton profiles over the deep bathyal of the NE Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 86: 263-272.

- Lange, A.M. T. and M.P. Sissenwine. 1983. Squid resources of the Northwest Atlantic, p. 21-54. In: J.F. Caddy (ed.) Advances in assessment of world cephalopod resources. FAO Fisheries Technical Paper 231.
- Le Grand, G., K. Emmerson and A. Martin. 1984. The status and conservation of seabirds in the Macaronesian islands, p. 377-392. In: J.P.E. Croxall, P.G.H. and R.W. Schreiber (eds.) Status and conservation of the world's seabirds. ICBP Technical Publication (2).
- Lebourges-Dhaussy, A., E. Marchal, C. Menkes, G. Champalbert and B. Biessy. 2000. *Vinciguerria nimbaria* (micronekton) environment and tuna: their relationships in the Eastern Tropical Atlantic. Oceanologica Acta 23(4): 515-528.
- Lochte, K. 1991. Bacterial standing stock and consumption of organic carbon in the benthic boundary layer of the abyssal north Atlantic; p: 1-10. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) Deep-sea food chains and the global carbon cycle. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Longhurst, A.R. 1998. Ecological geography of the sea. Academic Press. London. 398 p.
- Longhurst, A.R. and D. Pauly. 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press. London. 407 p.
- Longhurst, A.R. and R. Williams. 1979. Materials for plankton modelling: vertical distribution of Atlantic zooplankton in summer. Journal of Plankton Research 1(1): 1-28.
- Mackinson, S., T. Okey, M. Vasconcellos, L. Vidal-Hernandez and B. Mahmoudi (*in press*). An Ecosystem model of the west Florida shelf for use in fisheries management and ecological research. St. Petersburg, Florida Marine Reserach Institute: 331 p.
- Macpherson, J. 1985. Daily ration and feeding periodicity of some fishes off the coast of Namibia. Marine Ecology Progress Series 26: 253-260.
- Mahaut, M.L., M. Sibuet and Y. Shirayama. 1995. Weight-dependent respiration rates in deep sea organisms. Deep Sea Reserach 42(9): 1575-1582.
- Mangold, K. 1987. Reproduction, p. 157 - 200. In: P.R. Boyle (ed.) Cephalopod life cycles.. Academic Press. London Vol. II.
- Mann, K. H. 1984. Fish production in open ocean ecosystems, p. 435-458. In: Flows of energy and materials in marine ecosystems. NATO Conf. Ser. 4, Mar. Sci. Plenum Press. New York.
- Marshall, N.B. 1971. Explorations in the life of fishes. Harvard University Press. Cambridge. 216 p.
- Martin, B. and B. Christiansen. 1997. Diets and standing stocks of benthopelagic fishes at two bathymetrically different midoceanic localities in the northeast Atlantic. Deep-Sea Research 44: 541-558.
- Martini, F.H. 1998. Secrets of the slime hag. Scientific American 279(4): 70-75.
- Mauchline, J. and J.D.M. Gordon. 1984. Diets and bathymetric distributions of the macrourid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic ocean. Marine Biology 81(2): 107-121.
- Menard, F., B. Stequert, A. Rubin, M. Herrera and E. Marchal. 2000. Food consumption of tuna in the Equatorial Atlantic ocean: FAD-associated versus unassociated schools. Aquatic Living Resources 13: 233-240.
- Merrett, N.R. and N.B. Marshall. 1981. Observations of the ecology of deep-sea bottom-living fishes colected off northwest Africa (08-27N). Progress in Oceanography 9: 185-244.
- Merrett, N.R. and R.L. Haedrich. 1997. Deep-sea demersal fish and fisheries. Chapman and Hall. London. 296 p.
- Miya, M. and M. Nishida. 1997. Speciation in the open ocean. Nature 389: 803-804.
- Morales-Nin, B. and D. Sena-Carvalho. 1996. Age and growth of the black scabbard fish (*Aphanopus carbo*) off Madeira. Fisheries Research 25: 239-251.
- Nakamura, I. 1985. FAO species catalogue. Vol. 5. Billfishes of the world. An annotated and illustrated catalogue of marlins, sailfishes, spearfishes and swordfishes known to date. FAO Fish. Synop. 5(125). FAO. Rome. 65 p.
- Neves, T.S. 2000. Distribuição e abundância de aves marinhas na costa sul do Brasil. Dissertação de Mestrado. Oceanografia Biológica, FURG. Rio Grande, Brazil.
- Nilsson, S.G. and I.N. Nilsson. 1976. Number, food and consumption, and fish predation by birds in Lake Mockeln, Southern Sweden. Ornis. Scand. 7: 61-70.
- Nixon, M. 1987. Cephalopods diets, p. 201-219. In: P.R. Boyle (ed.) Cephalopods life cycles. London, Academic Press. Vol. II.
- NMFS. 1998. Draft amendment 1 to the Atlantic Billfish Fishery Management Plan. NMFS, USA.
- NMFS. 2002. Stock assessment and fishery evaluation for Atlantic highly migratory species. Highly Migratory Fisheries Division 269. Silver Spring, MD, USA.
- O'Dor, R.K. and M.J. Wells. 1987. Energy and nutrient flows; p: 109-133. In: P.R. Boyle (ed.) Cephalopods life cycles. London, Academic Press. Vol. II.
- Orsi Relini, L., F. Garibaldi, C. Cima and G. Palandri. 1994. Feeding of the swordfish, the bluefin and other pelagic nekton in the western Ligurian Sea. Collect. Vol. Sci. pap. ICCAT 44(1): 283-286.
- Ortiz de Zarate, V. and J.L. Cort. 1986. Stomach contents study of immature bluefin tuna in the Bay of Biscay (Region 3 of EEC). ICES. 10 p.
- Pakhorkov, N.P. 2001. Distribution and behavior of the bottom and demersal fishes of the Rio Grande Plateau (the Atlantic Ocean). Journal of Ichthyology 41(4): 300-307.
- Palomares, M.L.D. 1987. Comparative studies on the food consumption of marine fishes with emphasis on species occurring in the Philippines. Institute of Biology, College of Science. University of the Philippines. Diliman, Q.C., Philippines. 107 p.
- Palomares, M.L.D. and D. Pauly. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of moratltiy, food type, morphometrics, temperature and salinity. Mar. Freshwater Res. 49: 447-453.
- Passarella, K.C. and T.L. Hopkins. 1991. Species composition and food habits of the micronektonic cephalopd assemblage in the eastern Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science 49(1-2): 638-659.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. int. Explor. Mer 39(2): 175-192.
- Pauly, D. 1994. Quantitative analysis of published data on growth, metabolism, food consumption, and related features of the red-bellied piranha, *Serrasalmus nattereri* (Characidae). Environmental Biology of Fishes 41: 423-437.
- Pearcy, W.G. 1991. Pelagic capture of abyssobenthic macrourid fish. Department of Energy. Washington, D.C.
- Piatkowski, U., G.J. Pierce and M.M. d. Cunha. 2001. Impact of cephalopds in foo chain and their interaction with the environment and fisheries: an overview. Fisheries Research 52: 5-10.
- Polovina, J.J. 1996. The marine ecosystem of the Gulf of Alaska, p. 16-18. In: D. Pauly, V. Christensen and N. Haggan. (eds) Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystems. Fisheries Centre Research Reports 4(1).
- Post, A. 1984. Alepisauridae, p. 494-495. In: P.J.P. Whitehead, M.-L. Bauchot, J.-C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (eds.) Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO, Paris. Vol. 1.
- Prince, P.A. and R.A. Morgan. 1987. Diet and feeding ecology of Procellariiformes, p. 135-172. In: J.P. Croxall (ed.) Seabirds feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press. New York, NY, USA.

- Ribeiro-Simões, A. and J.P. Andrade. 2000. Feeding dynamics of swordfish (*Xiphias gladius*) in Azores area. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 51(1): 1642-1657.
- Roger, C. 1993. Relationship among yellowfin and skipjack tuna, their prey-fish and plankton in the tropical western Indian Ocean. *Fisheries Oceanography* 3(1): 1-9.
- Roger, C. and R. Grandperrin. 1976. Pelagic food webs in the tropical Pacific. *Limnology and Oceanography* 21: 173.
- Roman, J. and S.R. Palumbi. 2003. Whales before whaling in the North Atlantic. *Science* 301(5632):508-10.
- Rowe, G.T. 1971. Benthic biomass and surface productivity, p. 441-154. In: J. Costlow (ed.) *Fertility of the sea*. Gordon and Breach. New York, USA.
- Rowe, G.T. 1981. The deep sea ecosystem, p. 235-267. In: A.R. Longhurst.(ed.) *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press. London..
- Rowe, G.T., S. Smith, P. Falkowski, T. Whittlesey, R. Theroux, W. Phoel and H. Ducklow. 1986. Do continental shelves export organic matter? *Nature* 324: 559-561.
- Santos, J. and T. Borges. 2001. Trophic relationships in deep water fish communities off Algarve, Portugal. *Fisheries Research* 51: 337-341.
- Santos, M.B., M.R. Clarke and G.J. Pierce. 2001. Assessing the importance of cephalopods in the diets of marine mammals and other top predators: problems and solutions. *Fisheries Research* 52: 121-139.
- Schreiber, R.W. and R.B. Clapp. 1987. Pelecaniform feeding ecology, p. 173-188. In: J.P. Croxall (ed.) *Seabirds feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press. New York, N.Y., USA.
- Stillwell, C.E. and N.E. Kohler. 1992. Food habits of the sandbar shark *Carcharhinus plumbeus* off the US northwest coast, with estimates of daily ration. *Fisheries Bulletin (US)* 91: 138-150.
- Tietjen, J.H. (1992). Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep sea, p. 45-62. In: G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) *Deep-sea food chains and the global carbon cycle*. Kluwer Academic Publishers. Boston.
- Trites, A. and K. Heise (1996). Marine mammals, p. 25-30. In: D. Pauly, V. Christensen and N. Haggan. (eds) *Mass-balance models of North-eastern Pacific ecosystems*. Fisheries Centre Research Reports 4(1).
- Trites, A., P. Livingston, S. Mackinson, M. Vasconcellos, A. Springer and D. Pauly (Editors). 1999. *Ecosystem Change and the Decline of Marine Mammals in the Eastern Bering Sea*. Fisheries Centre Research Reports 7(1). Fisheries Centre, Vancouver, Canada. 106 p.
- Vaske-Junior, T. and G. Rincon-Filho. 1998. Stomach content of blue sharks (*Prionace glauca*) and anequim (*Isurus oxyrinchus*) from oceanic waters of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 58(3): 445-452.
- Velasco, F. and M. Qintans. 2000. Feeding habits in pelagic longline fisheries: A new methodological approach applied to swordfish (*Xiphias gladius*) in the central eastern Atlantic. Collect. Vol. Sci. Pap. ICCAT 51(1): 1705-1717.
- Venier, J. and D. Pauly. 1997. *Trophic dynamics of a Florida keys coral reef ecosystem*. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.
- Vinogradov, M. E. (1970). Vertical distribution of the oceanic zooplankton, Academy of Sciences of the USSR, Intitute of Oceanography.
- Vinogradov, M. E., E. A. Shushkina, N. P. Nezlin and G. N. Arnautov (1998). "Vertical distribution of zooplankton in the frontal zone of the Gulf Stream and Labrador Current." *Journal of Plankton Research* 20(1): 85-103.
- Vooren, C. M. and A. C. Fernandes (1989). Guia de albatrozes e petréis do sul do Brasil. Porto Alegre, Brazil, Sagra.
- Voss, G. L. (1988). "The biogeography of the deep-sea octopoda." *Malacologia* 29(1): 295-307.
- Walsh, J. J. (1981). "A carbon budget for overfishing off Peru." *Nature* 290: 300-304.
- Watson, R. and D. Pauly (2001). "Systematic distortions in world fisheries catch trends." *Nature* 414: 534-536.
- Williams, A. J. (1984). Breeding distribution, numbers and conservation of tropical seabirds on oceanic islands in the south Atlantic ocean. Status and conservation of the world's seabirds. J. P. E. Croxall, P. G. H. and R. W. Schreiber, ICBP Technical Publication. 2: 393-402.
- Williams, A. J. (1984). The status and conservation of seabirds on some islands in the African sector of the Southern Ocean. Status and conservation of the world's seabirds. J. P. E. Croxall, P. G. H. and R. W. Schreiber, ICBP Technical Publication. 2: 627-636.

TRENDS IN FISH BIOMASS OFF NORTHWEST AFRICA, 1960-2000^{1,2}

Villy Christensen

*Fisheries Centre, University of British Columbia,
2259 Lower Mall, Vancouver B.C., Canada V6T 1Z4; Email: v.christensen@fisheries.ubc.ca*

Patricia Amorim; Ibrahima Diallo; Taib Diouf; Sylvie Guénette; Johanna J. Heymans;
Asberr Mendy; Mohammed M. ould Taleb ould Sidi; Maria Lourdes D. Palomares;
Birane Samb; Kim Stobberup; Jan Michael Vakily; Marcelo Vasconcellos; Reg Watson
and
Daniel Pauly

ABSTRACT

We estimate biomass trends for demersal and large pelagic fishes, (i.e., excluding small pelagic and mesopelagic fishes) based on 17 Ecopath models from Mauritania, Cape Verde, Senegal, the Gambia, Guinea, and Guinea-Bissau, Sierra Leone and the open waters of the central east Atlantic, made to represent various time periods during the second half of the 20th Century. We use a published method developed for estimating fish biomass in the North Atlantic, and modify it to account for the specificity of West African fisheries and ecosystems. We show that, overall, fish biomass as defined here (i.e., excluding low-trophic level and small fishes) has declined over the forty year period from 1960 by a factor of 13. An implication of our results is that further increase in fishing mortality in the region will not lead to increased catches but will only drive biomasses further down. The economic and political consequences of our findings are briefly discussed.

RESUMÉ

Nous avons évalués les tendances de la biomasse des poissons démersaux et des grands pélagiques (c'est-à-dire après l'exclusion des petits pélagiques et des poissons mésopélagiques) sur la base de 17 modèles des écosystémiques construits avec le logiciel Ecopath, et représentant, pour différentes périodes de la deuxième partie du 20^{ème} siècle, les écosystèmes au large de la Mauritanie, Le Cap Vert, le Sénégal, la Gambie, la Guinée, la Guinée-Bissau, le Sierra Leone, et le système océanique du l'Atlantique central, à différentes périodes de la deuxième partie du 20^{ème} siècle. L'analyse de ces modèles a été effectuée à l'aide d'une méthode de spatialisation appliquée auparavant à l'Atlantique nord, adaptée aux circonstances du Nord Ouest africain. Notons que la biomasse de poissons définie ci-dessus n'a en l'an 2000 qu'un treizième de sa valeur en 1960. Ceci implique qu'une augmentation de la mortalité par pêche dans la sous-région ne pourra pas augmenter les prises et ne fera qu'accentuer le déclin de la biomasse. Nous discutons les conséquences économiques et politiques liées à ces résultats.

INTRODUCTION

This contribution synthesizes the results of the 'Ecopath module' of the FIAS/SIAP project, devoted to the construction of ecosystem models for each of the major fishing areas in the countries of the sub-region

¹ Cite as: Christensen, V., Amorim, P., Diallo, I., Diouf, T., Guénette, S., Heymans, J.J., Mendy, A.N., Mahfoudh Sidi, T., Palomares, M.L.D., Samb, B., Stobberup, K., Vakily, J.M., Vasconcellos, M., Watson, R., Pauly, D. 2004. Trends in fish biomass off Northwest Africa, 1960-2000, p. 215-220. In: Palomares, M.L.D., Pauly, D. (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7). Fisheries Centre, UBC, Vancouver. Also available in Proceedings of the International Symposium on Marine fisheries, ecosystems, and societies in West Africa: half a century of change, Dakar, Senegal, 24 - 28 June 2002.

² An earlier version of this contribution is also included in: P. Chavance, M. Ba, D. Gascuel, M. Vakily and D. Pauly (eds.). 2004. Pêcheries maritimes, écosystèmes et sociétés en Afrique de l'Ouest: un demi-siècle de changement. Actes du symposium international, Dakar (Sénégal), 24-28 juin 2002, Bruxelles, Office des publications officielles des Communautés européennes, XXXVI-532-XIV p., 6 pl. h.-t. coul., ISBN 92-894-7480-7 (coll. Rapports de recherche halieutique ACP-UE n°15).

covered by the CRSP, plus adjacent waters in Sierra Leone and off-shore. In this synthesis, we concentrate on the change in biomass of demersal and large pelagic fishes, i.e., we exclude small pelagic fishes (mainly sardinella and anchovies), whose environmentally-driven biomass fluctuations would tend to mask systematic, fishery-induced trends, and mesopelagic fishes, which occur only offshore in deeper waters and are not exploitable by current fisheries (Gjøsaeter and Kawaguchi 1980). The methodological approach used here is similar to that developed for studying temporal trends in the biomass of high-trophic level fishes in the North Atlantic (Christensen *et al.*, 2003), and hence it will be presented only in summary form, with some emphasis on the modifications required to adapt it to the conditions of Northwest Africa.

We concentrate on biomass because this is usually proportional to the catch per effort of fishing vessels, and thus directly impacts on their profitability. Thus, we shall abstain from discussing here the implications on the biodiversity of West African fish that a massive reduction in their biomass is likely to have.

MATERIALS AND METHODS

Materials

Table 1 summarizes the major characteristics of the mass-balance food web (Ecopath) models, used here as starting point for this analysis. Most of these models were constructed during the course of the FIAS/SIAP project, by members of that project (see Pauly *et al.*, 2002). However, additional models were contributed through the *Sea Around Us Project* to ensure a wide and consistent coverage both spatially and temporally (Palomares *et al.*, *in press*). We refer to Christensen and Pauly (1992), Christensen *et al.* (2000) and Pauly *et al.* (2000) for details on construction and interpretation of Ecopath models in general (see also www.ecopath.org).

Some changes (most minor) were made to the models in Table 1 to make them mutually compatible, and in one case, to accommodate a publication with important information on biomass changes, not available when the model in question was constructed and balanced. This refers to the contribution of Myers and Worm (2002) on biomass change in tuna, which documents biomass declines stronger than estimated by Vasconcellos (this vol.). The Myers and Worm estimates have been contested by various tuna biologists, but the area of disagreement in the Central Pacific. There is, on the other hand, a broad consensus that tuna biomass declines have been extremely strong in the Central Atlantic. Thus, to align the abundance trends used here with those in Myers and Worm (2002), the 1950 tuna biomass estimates in Vasconcellos (this vol.) were increased, for the analysis presented here, by a factor of 5 for the North Atlantic, and 8 for the Central Atlantic.

The spatially explicit primary production data used here originated as SeaWiFS data, as processed by the European Union's Joint Research Centre, in Ispra, Italy (Hoeppfner *et al.* unpublished data), based on a model that incorporates estimated chlorophyll, photosynthetically active radiation, and sea surface temperature patterns (Behrenfeld and Falkowski, 1997). The data used here are average values for 1998.

An upwelling index was derived based on latitude and basin-specific temperature anomalies by $\frac{1}{2}$ by $\frac{1}{2}$ degrees of latitude and longitude. Depth information by $\frac{1}{2}$ by $\frac{1}{2}$ degrees of latitude/longitude was obtained from the ETOPO5 dataset available on the U.S. National Geophysical Data Center's Global Relief Data CD (www.ngdc.noaa.gov/products/ngdc_products.html).

Spatialized fisheries catches by half-degree squares were obtained for the years 1950-1999 from the *Sea Around Us Project* database, and are based on the rule-based method developed by Watson *et al.* (2001, 2004).

Methods

The methodology we have used to predict the biomass of fish draws on a combination of ecosystem modeling, information from hydrographic databases, statistical analysis, and GIS modeling (Christensen *et al.*, 2003). The mapping of biomass changes were performed using a series of steps, as follows:

- The 17 models of Table 1 were re-expressed on a spatial basis using $1/2$ by $1/2$ degree cells (corresponding to 30 by 30 miles at the Equator) using the Ecospace program (Walters *et al.*, 1999). For each of the spatial models, the cells were distributed between habitats based on their mean depth. The following depth strata were used for all models: (1) <10 m; (2) 11–50 m; (3) 51–100 m, (4) 101–200 m; (5) 201–1000 m; and (6) >1000 m. These yielded estimates of biomass by Ecopath functional groups for each of the spatial cells covered by each model (see Table 1);
- The biomass of different functional fish groups were re-expressed as a single value representing all fish with a trophic level of 3.0 or higher, excluding, however, the unexploited mesopelagics as well as the highly-variable small pelagics (see above);
- Multiple linear regression analyses were performed using S-Plus 6 (Anon., 2001). We used additive and variance stabilizing transformation, (AVAS) to decide how individual variables are best transformed to obtain linearity (Figure 1);
- A multiple regression was identified which predicted fish biomass based on the year for which biomass was estimated, (log transformed) primary production in each half-degree cell, (log transformed) mean depth of each cell, distance from the coast (quadratic transformation), and cell-specific average temperature at 10 m depth in degrees Celsius, and catches of (i) medium demersals and (ii) large demersals. To prevent the records from models covering large areas from overwhelming those from other models, each of the records was weighted, in the regression analyses, by the inverse of the square root of the number of non-land cells in the model to which it belonged. From this, we extracted 5488 records based on the $1/2$ by $1/2$ degree spatial cells of the 17 ecosystem models in Table 1. Each of the records included estimates of fish biomass (trophic level ≥ 3.0), depth, primary production, and year of the model;

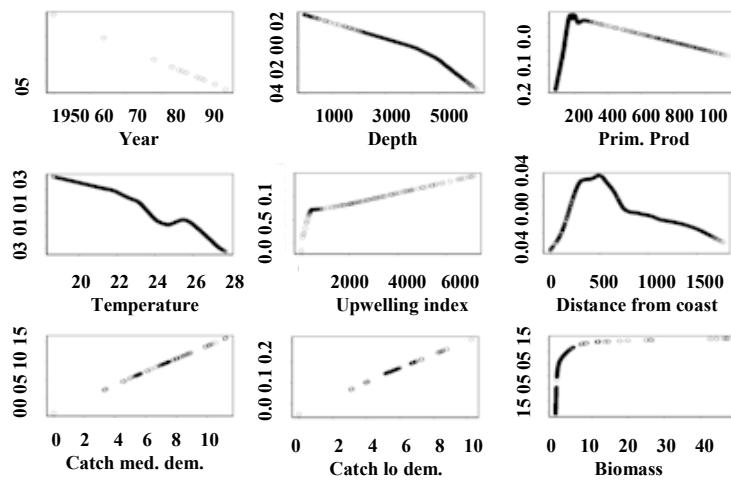


Figure 1. AVAS transformations indicating how parameters (X-axis) should be transformed (Y-axis indicate biomass, linear scale) to linearize the individual parameters while considering their joint effects. These results indicate that logarithmic transformations are reasonable for depth (m), primary productivity ($t \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$), upwelling index, and biomass ($t \cdot \text{km}^{-2}$), a quadratic transformation for distance from coast (km), while no transformations are required for temperature ($^{\circ}\text{C}$), and for catch of medium and large demersals ($t \cdot \text{km}^{-2} \cdot \text{year}^{-1}$). The upwelling index was not used in the regression as its contribution was insignificant.

- Using the regression the biomass for each cell represented was predicted and plotted for 1960 and 2000, representing the extremes for the period covered;
- As annual catches from 1960 and 2000 were available by $1/2$ by $1/2$ degree cells (see Watson *et al.* 2001; this vol.), a measure of fishing intensity was calculated for each cell as the ratio of its catch to its biomass. For a few areas (notably along coasts), the fishing intensity measure was smoothed by averaging over neighboring cells.

Table 1. Overview of the 17 ecosystem models used for estimating abundance trends in fishes of Northwest Africa. 'Spatial cells' indicate number of non-land 1/2 degree cells included in spatial model representations.

Area covered	Year(s)	Spatial cells	Functional groups	Reference
Mauritania	1987, 1998	102	38	Ould Taleb Ould Sidi (this vol.)
Cape Verde	1983	10	25	Stobberup <i>et al.</i> (2002)
Senegambia	1986	23	18	Samb and Mendy (2002); Diouf <i>et al.</i> (2002)
Gambia	1986, 1992, 1995	8	23	Mendy (2002)
Guinea-Bissau	1991	22	31	(Amorim <i>et al.</i> , 2002)
Guinea	1985, 1998	18	32	Diallo <i>et al.</i> (2002), Guénette and Diallo (this vol.)
Sierra Leone	1964, 1978, 1990	12	44	Heymans and Vakily (2002)
North Atlantic Ocean	1950, 1998	1100	38	Vasconcellos (this vol.)
Central Atlantic Ocean	1950, 1998	1460	38	Vasconcellos (this vol.)

Table 2. Parameters estimates and associated test statistics for multiple linear regression to predict the (log) biomass for fishes ($TL \geq 3.0$ cm) during the period from 1960s to 2000. Logarithmic transformations are used for primary productivity and depth, and a quadratic transformation for distance from coast. The variable are arranged after their t-value (i.e., relative standard errors), which correspond to standardized partial slopes (Blalock, 1972). All parameters are highly significant with $Pr(>|t|) < 0.0000005$ for all cases.

Variable (Unit)	Estimate	Std. error	t-value
Intercept	104.25	0.52704	197.8
Year	-0.052437	0.00026	-197.6
Temperature at 10 m ($^{\circ}$ C)	-0.164374	0.00265	-61.9
Catch, med. demersals ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$)	0.232355	0.00488	47.6
Catch, large demersals ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$)	0.100082	0.00317	31.5
Primary production ($t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$)	0.580376	0.02265	25.6
Depth (m)	-0.097444	0.00516	-18.9
Distance (km)	0.0004197	0.0000595	7.0
Distance ² (km^2)	-0.0000003	0.0000000	-9.3

RESULTS AND DISCUSSION

Table 2 presents the parameter estimates for the multiple regression model used to predict biomasses off West Africa. For comparison, we present as Figure 2 a plot of predicted versus observed biomasses. It is clear that there is a strong relationship: the regression model explains 94 % of the variance, this high value reflecting the fact that many pairs of models cover different periods, and document strong declines in biomass over time.

The predictions lead to the maps of biomass distributions presented in the two panels of Figure 3, which jointly illustrate how the biomass of the larger fishes has declined in the last 40 years along the coast of West Africa. This figure thus both confirm and amplifies the impressions we may gather from assessments of individual stocks documented in other contributions included in this volume. Overall we find that fish biomass has declined by a factor of 13 over the forty year covered here.

Conversely, fishing intensity has increased dramatically (Figure 4). Thus, by any standard models of fish population dynamics, the West African fisheries resources

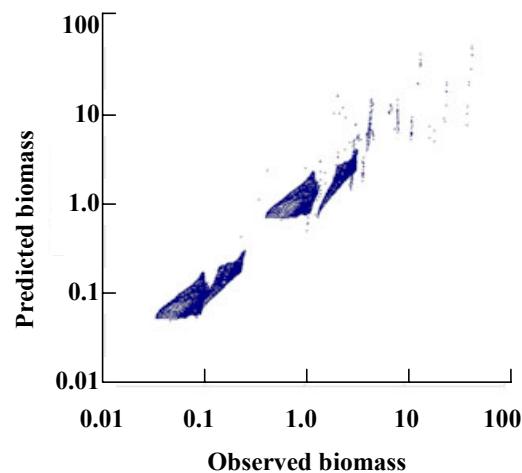


Figure 2. Plot of predicted versus observed biomass ($t \cdot km^{-2}$). The 'observed' values are from the spatialization of Ecopath models described in the Methods section, while the predicted values are from the multiple regression documented in Table 2. Note close fit along the 1:1 line.

are overfished (see, e.g., Hilborn and Walters, 1992). In such cases, the appropriate policy is to adjust (i.e., reduce) fishing mortality such as to enable the resource to continue producing a flux of goods and benefits (fish for human consumption, income, foreign exchange, etc.). Conversely, it is irrational, under such conditions, to add to the fishing fleets of the region, whether that capacity is local, regional, or from other continents: it does not matter to the fish who it is that catches them. For the countries of the CSRP sub-region, this implies that they must begin to deal with the continued increased of fishing effort along their coastline, whether in form of industrial fleets owned by nationals or in form of ever-growing 'small-scale' fisheries. For European countries, this implies that they should cease to present the export of surplus fishing capacity toward West Africa as a service to the countries of the sub-region.

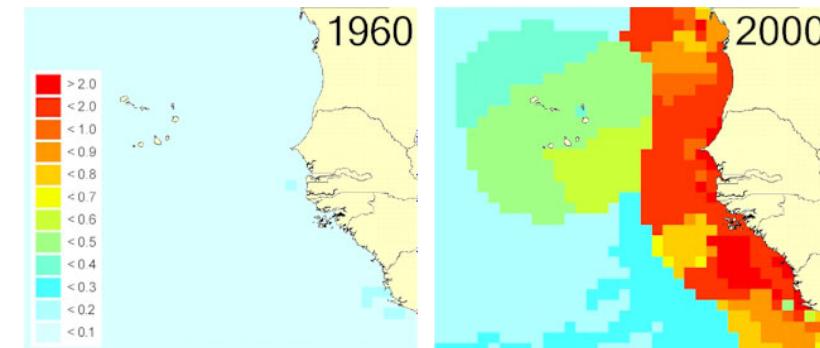


Figure 4. Fishing intensity (= catch/biomass ratio) for fishes (trophic level ≥ 3.0 , excluding small pelagics and mesopelagics) off West Africa in 1960, and 2000. (The units in the legend are year^{-1}).

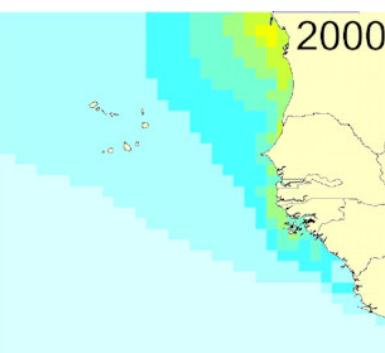


Figure 3. Biomass distributions for fishes (trophic level ≥ 3.0 , excluding small pelagics and mesopelagics) off West Africa in 1960 and 2000. (The units in the legend are t-km^{-2}). The distributions are predicted from a multiple linear regression which considers on year, log-transforms of depth and primary production, distance from coast, temperature and the catch of medium and large demersal fishes. Note that the high coastal concentrations in the early period have nearly completely disappeared.

In fact, as shown by Kaczynski and Fluharty (2002), the benefits of fisheries access agreements between the EU and the countries of the sub-region accrue overwhelmingly to the European countries, a situation which is only gradually becoming known to the wider public (see MacKenzie, 2002). This also largely applies to fleets from other parts of the world, which extract immense amounts of fish from West Africa (Bonfil *et al.*, 1998), without the coastal countries appearing to obtain fair compensation.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr Nicolas Hoepffner for providing estimates of primary production. The African co-authors of this contribution wish to thank the FIAS/SIAP project for the support toward the construction of the Ecopath models used here, while the members of the *Sea Around Us Project* thank the Pew Charitable Trusts, Philadelphia for their funding. Also, Daniel Pauly acknowledges support from Canada's National Scientific and Engineering Research Council.

REFERENCES

- Amorim, P., G. Duarte, M. Guerra, T. Morato. and K.A. Stobberup. 2002. Preliminary Ecopath model of the Guinea-Bissau continental shelf ecosystem (NW-Africa), p. 73-90. In: Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (eds.) *Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03)*. SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea. [Available online as chapter in Palomares and Pauly (2004) at www.fisheries.ubc.ca].
- Behrenfeld, M. J. and Falkowski, P. G. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnology and Oceanography*, 42, 1-20.
- Blalock, H. M. 1972. *Social Statistics*. McGraw-Hill, New York.

- Bonfil, R., Munro, G., Sumaila, U. R., Valtysson, H., Wright, M., Pitcher, T., Preikshot, D., Haggan, N. and Pauly, D. 1998. *Distant water fleets: An ecological, economic and social assessment*. Fisheries Centre Research Reports. 6(6), 111 p. [Available online at www.fisheries.ubc.ca]
- Christensen, V., Guénette, S., Heymans, J. J., Walters, C. J., Watson, R., Zeller, D. and Pauly, D. 2003. Hundred-year decline of North Atlantic predatory fishes. *Fish and Fisheries*, 4(1): 1467-2979.
- Christensen, V. and Pauly, D. 1992. Ecopath II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*, 61, 169-185.
- Christensen, V., Walters, C. J. and Pauly, D. (2000) *Ecopath with Ecosim: a User's Guide, October 2000 Edition*. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICCLARM, Penang, Malaysia. [Available online at www.ecopath.org].
- Diallo, I., Cissé, I. and Bah, A. 2002. Modèle trophique du système côtier du plateau continental Guinéen, p. 91-103. In: Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (eds.) *Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems*. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03). SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea. [Available online as chapter in Palomares and Pauly (2004) at www.fisheries.ubc.ca].
- Diouf, T., Samb, B. and Mendy, A. 2002. Trophic modelling of the Senegal-Gambian upwelling system, p. 63. In: Christensen, V., Reck, G. and Maclean, J.L. (eds.) *Proceedings of the INCO-DC Conference Placing Fisheries in their Ecosystem Context. Galápagos Islands, Ecuador, 4-8 December 2000*. ACP-EU Fisheries Research Reports, (12): vii+79 p., Brussels.
- Gjøsaeter, J., and Kawaguchi, K. 1980. A review of the world resources of mesopelagic fish. Rome, FAO Fisheries Technical Paper, 193, 151 p.
- Guénette, S., and Diallo, I., 2003. Addendum: Modèles de la côte guinéenne, 1985 et 1998, p. 106-139. In: M.L.D. Palomares and D. Pauly (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Report 12(7). UBC, Vancouver, BC.
- Heymans, J. J. and Vakily, J. M. 2002. Ecosystem structure and dynamics of the marine system of Sierra Leone for three time periods: 1964, 1978 and 1990, p. 109-120. In: Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (eds.) *Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems*. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03). SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea. [Available online as chapter in Palomares and Pauly (2003) at www.fisheries.ubc.ca].
- Hilborn, R. and Walters, C. J. (1992) *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics and Uncertainty*. Chapman and Hall, New York.
- Kaczynski, V. M. and Fluharty, D. L. 2002. European policies in West Africa: who benefits from fisheries agreements? *Marine Policy*, 26, 75-93.
- MacKenzie, D. 2002. African fisheries on the brink of collapse. *New Scientist* 175 (2351): 5
- Mendy, A. 2002. A trophic model of the Gambian continental shelf system in 1986, p. 57-72. In: Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (eds.) *Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems*. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03). SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea. [Available online as chapter in Palomares and Pauly (2003) at www.fisheries.ubc.ca].
- Ould Taleb Ould Sidi, M. and D.M. Samba. 2003. Modèle écotrophique du Banc d'Arguin (Mauritanie) dans la période 1988 à 1998, p. 10-17. In: M.L.D. Palomares and D. Pauly (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Report 12(7). UBC, Vancouver, BC.
- M.L.D. Palomares and D. Pauly (Editors). 2004. West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Report 12(7). UBC, Vancouver, BC. 204 p.
- Pauly, D., Christensen, V. and Walters, C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 697-706.
- Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (Editors). 2002. Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03). SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea.
- Samb, B. and Mendy, A. 2002. Dynamique du réseau trophique de l'écosystème sénégambien en 1990, p. 35-51. In: Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (eds.) *Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems*. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03). SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea. [Available online as chapter in Palomares and Pauly (2004) at www.fisheries.ubc.ca].
- Stobberup, K. A., Ramos, V. D. M. and Coelho, M. L. 2002. Ecopath model of the Cape Verde coastal ecosystem, p. 17-33. In: Pauly, D., M.L.D. Palomares and J.M. Vakily (eds.) *Modèles trophiques des écosystèmes marins nord-ouest africains / Trophic models of northwest African marine ecosystems*. Projet SIAP, Module Ecopath, Document Technique N° 3 (SIAP/EP/DT/03). SIAP Project Coordination Unit, Conakry, Guinea. [Available online as chapter in Palomares and Pauly (2004) at www.fisheries.ubc.ca].
- Vasconcellos, M. and R. Watson. 2004. Mass-balance of Atlantic oceanic ecosystems, p. 151-195. In: M.L.D. Palomares and D. Pauly (eds.) West African marine ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Report 12(7). UBC, Vancouver, BC.
- Walters, C., Pauly, D. and Christensen, V. 1999. Ecospace: Prediction of mesoscale spatial patterns in trophic relationships of exploited ecosystems, with emphasis on the impacts of marine protected areas. *Ecosystems*, 2, 539-554.
- Watson, R., Gelchu, A. and Pauly, D. 2001. Mapping fisheries landings with emphasis on the North Atlantic, p. 1-11. In: D. Zeller, R. Watson and D. Pauly (eds.) *Fisheries impact on North Atlantic marine ecosystems: catch, effort and national and regional data sets*. Fisheries Centre Research Reports, 9(3).

APPENDIX

WORKSHOPS ON ECOSYSTEM MODELING ORGANIZED BY THE SIAP PROJECT^{1,2,3}

PERSONNES RESSOURCES -- RESOURCE PERSONS

Villy Christensen, *Sea Around Us Project*, UBC, Vancouver, Canada³

Daniel Pauly, *Sea Around Us Project*, UBC, Vancouver, Canada (instructeur principal)^{1,2,3}

Maria Lourdes D. Palomares, *Sea Around Us Project*, UBC, Vancouver, Canada^{1,3}

Jan Michael Vakily, Unité de Coordination, Projet SIAP^{1,2,3}

Sylvie Guénette, *Sea Around Us Project*, UBC, Vancouver, Canada³

PARTICIPANTS

CENTRE DE RECHERCHES OCÉANOGRAPHIQUES DE DAKAR-THIAROYE (CRODT), DAKAR, SÉNÉGAL

Mariama Barry¹

Mamadou Diallo¹

Massal Fall¹

Birane Samb^{1,2,3}

CENTRO DE INVESTIGAÇÃO PESQUEIRA APLICADA (CIPA), BISSAU, GUINÉE-BISSAU

Greogorio Duarte^{1,2}

Virginia Pires¹

CENTRE NATIONAL DES SCIENCES HALIEUTIQUES DE BOUSSOURA (CNSHB), CONAKRY, GUINÉE

Sékou Balta Camara¹

Ibrahima Cissé²

Ibrahima Diallo^{1,2}

Alkaly Doumbouya¹

Idrissa Lamine Bamy¹

DEPARTMENT OF FISHERIES (DOF), BANJUL, GAMBIE

Asberr Natoumbi Mandy^{1,2,3}

FOOD AND AGRICULTURE ORGANISATION OF THE UNITED NATIONS (FAO), ROME, ITALY

Merete Tandstad¹

INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DÉVELOPPEMENT (IRD) DAKAR, SÉNÉGAL

Luis Tito de Morais^{1,2,3}

INSTITUT MAURITANIEN DE RECHERCHES OCÉANOGRAPHIQUES ET DES PÊCHES (IMROP) (EX CNROP) NOUADHIBOU, MAURITANIE

Mika Diop¹

Mahfoud Ould Taleb Sidi^{1,2,3}

INSTITUTO DE INVESTIGAÇÃO DAS PESCAS E DO MAR (IPIMAR), LISBONNE, PORTUGAL

Kim A. Stoberup^{1,2}

Patricia Amorim²

INSTITUTO ESPANOL DE OCEANOGRAFIA, CENTRO OCEANOGRÁFICO DE CANARIAS (IEO) SANTA CRUZ DE TENERIFE, ESPAGNE

Eduardo Balguerias¹

Carlos L. Hernandez-Gonzales¹

INSTITUTO NACIONAL DE DESINVOLVIMENTO DAS PESCAS (INDP), MINDELLO, CAP VERT

Vanda Marques¹

Vito Ramos^{1,2}

UNITÉ DE COORDINATION, PROJET SIAP, CONAKRY, GUINÉE

Moctar Bâ^{1,2}

UNIVERSIDADE DOS AÇORES, HORTA, PORTUGAL

Telmo Morato Gomes²

UNIVERSITÉ CHEIKH ANTA DIOUF, DAKAR, SÉNÉGAL PAPA SEYNI THIAM^{1,2}

Papa Seyni Thiam^{1,2}

¹ Atelier Dakar, 19-23 février 2001 [Dakar workshop, 19-23 February 2001].

² Atelier Dakar, 10-18 août 2001 [Dakar workshop, 10-18 August 2001].

³ Atelier Vancouver, 15-25 janvier 2002 [Vancouver workshop, 15-25 January 2002].



1993 Volume 1(1) – 2004 Volume 12(7)

Pitcher, T. and Chuenpagdee, R. (eds) (1993) Commercial Whaling - The Issues Reconsidered. Fisheries Centre Research Reports 1(1):36 pp.

Pitcher, T. and Chuenpagdee, R. (eds) (1993) Decision Making by Commercial Fishermen: a missing component in fisheries management? Fisheries Centre Research Reports 1(2):75 pp.

Pitcher, T. and Chuenpagdee, R. (eds) (1994) Bycatch in Fisheries and their Impact on the Ecosystem. Fisheries Centre Research Reports 2(1):86 pp.

Bundy, A. and Babcock, E. (eds) (1995) Graduate Student Symposium on Fish Population Dynamics and Management. Fisheries Centre Research Reports 3(2):33 pp.

Pitcher, T. and Chuenpagdee, R. (eds) (1995) Harvesting Krill: Ecological Impact, Assessment, Products and Markets. Fisheries Centre Research Reports 3(3):82 pp.

Pauly, D., Christensen, V. and Haggan, N. (eds) (1996) Mass-Balance Models of North-eastern Pacific Ecosystems. Fisheries Centre Research Reports 4(1):131pp.

Pitcher, T. (ed) (1996) Reinventing Fisheries Management. Fisheries Centre Research Reports 4(2):84pp.

Pitcher, T. (ed) (1997) The Design & Monitoring of Marine Reserves. Fisheries Centre Research Reports 5(1), 47pp.

Dalsgaard, J. and Pauly, D. (1997) Preliminary Mass-Balance Models of North-eastern Pacific Ecosystems. Fisheries Centre Research Reports 5(2), 33 pp.

Pitcher, T., Watson, R., Courtney, A. and Pauly, D. (1998) Assessment of Hong Kong's Inshore Fishery Resources. Fisheries Centre Research Reports 6(1):148 pp.

Pauly, D. and Weingartner, G. (eds) (1998) Use of Ecopath with Ecosim to Evaluate Strategies for Sustainable Exploitation of Multi-Species Resources. Fisheries Centre Research Reports 6(2):49 pp.

Vasconcellos, M. and Preikshot, D. (eds) (1998) Graduate Student Symposium on Fish Population Dynamics and Management. Fisheries Centre Research Reports 6(3):40 pp.

Okey, T. and Pauly, D. (eds) (1998) Trophic Mass-Balance Model of Alaska's Prince William Sound Ecosystem for the Post-Spill Period 1994-1996. Fisheries Centre Research Reports 6(4):143 pp. [n/a; superceded by 7(4), 1999]

Pauly, D., Pitcher, T., Preikshot, D. and Hearne, J. (eds) (1998) Back to the Future: Reconstructing the Strait of Georgia Ecosystem. Fisheries Centre Research Reports 6(5):99 pp.

Bonfil, R., Munro, G., Sumaila, U., Valtynsson, H., Wright, M., Pitcher, T., Preikshot, D., Haggan, N. and Pauly, D. (eds) (1998) Distant Water Fleets: An Ecological, Economic and Social Assessment. Fisheries Centre Research Reports 6(6):111 pp.

Trites, A., Livingston, P., Mackinson, S., Vasconcellos, M., Springer, A. and Pauly, D. (1999) Ecosystem Change and the Decline of Marine Mammals in the Eastern Bering Sea. Fisheries Centre Research Reports 7(1):106 pp.

Pitcher, T. (ed.) (1999) Evaluating the Benefits of Recreational Fisheries. Fisheries Centre Research Reports 7(2):169 pp.

Haggan, N., Beattie, A. and Pauly, D. (eds) (1999) Back to the Future: Reconstructing the Hecate Strait Ecosystem. Fisheries Centre Research Reports 7(3):65 pp.

Okey, T. and Pauly, D. (eds) (1999) A Trophic Mass-Balance Model of Alaska's Prince William Sound Ecosystem for the Post-Spill Period 1994-1996, 2nd Edition. Fisheries Centre Research Reports 7(4):137 pp.

Guénette, S., Chuenpagdee, R. and Jones, R. (2000) Marine Protected Areas with an Emphasis on Local Communities and Indigenous Peoples: A Review. Fisheries Centre Research Reports 8(1):56 pp.

Pauly, D. and Pitcher, T. (eds) (2000) Methods for Evaluating the Impacts of Fisheries on North Atlantic Ecosystems. Fisheries Centre Research Reports 8(2):195 pp.

Hunter, A. and Trites, A. (2001) An Annotated Bibliography of Scientific Literature (1751-2000) Pertaining to Steller Sea Lions (*Eumetopias jubatus*) in Alaska. Fisheries Centre Research Reports 9(1):45 pp.

Watson, R., Pang, L and Pauly, D. (2001) The Marine Fisheries of China: Development and Reported Catches. Fisheries Centre Research Reports 9(2):50 pp.

Zeller, D., Watson, R. and Pauly, D. (eds) (2001) Fisheries Impacts on North Atlantic Ecosystems: Catch, Effort and National/Regional Data Sets. Fisheries Centre Research Reports 9(3):254 pp.

Guénette, S., Christensen, V. and Pauly, D. (eds) (2001) Fisheries Impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and Analyses. Fisheries Centre Research Reports 9(4):344 pp.

Pitcher, T., Sumaila, R. and Pauly, D. (eds) (2001) Fisheries Impacts on North Atlantic Ecosystems: Evaluations and Policy Exploration. (2001) Fisheries Centre Research Reports 9(5):94 pp.

- Preikshot, D. and Beattie, A. (eds) (2001) Fishing for Answers: analysis of ecosystem dynamics, trophic shifts and salmonid population changes in Puget Sound, 1970-1999. Fisheries Centre Research Reports 9(6):35 pp.
- Tyedmers, P. and Ward, B. (2001) A Review of the Impacts of Climate Change on BC's Freshwater Fish Resources and Possible Management Responses. Fisheries Centre Research Reports 9(7):12 pp.
- Sumaila, U. and Alder, J. (eds) (2001) Economics of Marine Protected Areas. Fisheries Centre Research Reports 9(8):250 pp.
- Pitcher, T., Vasconcellos, M., Heymans, S., Brignall, C. and Haggan, N. (eds) (2002) Information Supporting Past and Present Ecosystem Models of Northern British Columbia and the Newfoundland Shelf. Fisheries Centre Research Reports 10(1):116 pp.
- Pitcher, T. and Cochrane, K. (2002) The Use of Ecosystem Models to Investigate Multispecies Management Strategies for Capture Fisheries. Fisheries Centre Research Reports 10(2):156 pp.
- Pitcher, T., Buchary, E. and Trujillo, P. (eds) (2002) Spatial Simulations of Hong Kong's Marine Ecosystem: Ecological and Economic Forecasting of Marine Protected Areas With Human-Made Reefs. Fisheries Centre Research Reports 10(3):169 pp.
- Ainsworth, C., Heymans, J., Pitcher, T. and Vasconcellos, M. (2002) Ecosystem Models of Northern British Columbia for the Time Periods 2000, 1950, 1900 & 1750. Fisheries Centre Research Reports 10(4):41 pp.
- Pitcher, T., Heymans, J. and Vasconcellos, J. (eds) (2002) Ecosystem Models of Newfoundland for the Time Periods 1995, 1985, 1900 and 1450. Fisheries Centre Research Reports 10(5):74 pp.
- Haggan, N., Brignall, C., Peacock, B., and Daniel, R. (eds) (2002) Education for Aboriginal Fisheries Science and Ecosystem Management. Fisheries Centre Research Reports 10(6):49 pp.
- Pitcher, T., Power, M., and Wood, L. (eds) (2002) Restoring the Past to Salvage the Future: report on a community participation workshop in Prince Rupert, BC. Fisheries Centre Research Reports 10(7): 55 pp.
- Pauly, D. and Palomares, M.L.D. (eds) (2002) Production Systems in Fishery Management. Fisheries Centre Research Reports 10(8):28 pp.
- Haggan, N., Brignall, C., and Wood, L. (eds) (2003) Putting Fishers' Knowledge to Work Conference Proceedings.
- Fisheries Centre Research Reports 11(1):504 pp.
- Seaman, W., Smiley, B., Pitcher, T., and Wood, L. (eds) (2003) Research and Monitoring of Marine Reefs Using Volunteer Divers. Fisheries Centre Research Reports 11(2):107 pp.
- Sumaila, U.R. (ed) (2003) Three Essays on the Economics of Fishing. Fisheries Centre Research reports 11(3):33 pp.
- Burek, K.A., Gulland, F.M.D., Sheffield, G., Keyes, E., Spraker, T.R., Smith, A.W., Skilling, D.E., Evermann, J., Stott, J.L., and Trites, A.W. (2003) Disease Agents in Steller Sea Lions in Alaska: A Review and Analysis of Serology Data From 1975-2000. Fisheries Centre Research Reports 11(4):26 pp.
- Heymans, J.J. (ed) (2003) Ecosystem Models of Newfoundland and Southeastern Labrador: Additional Information and Analyses for 'Back to the Future'. Fisheries Centre Research Reports 11(5):79 pp.
- Zeller, D., Booth, S., Mohammed, E. and Pauly D. (eds) (2003) From Mexico to Brazil: Central Atlantic Fisheries Catch Trends and Ecosystem Models. Fisheries Centre Research Reports 11(6):264 pp.
- Pitcher, T. (ed) (2004) Back to the Future: Advances in Methodology for Modelling and Evaluating Past Ecosystems as Future Policy Goals. Fisheries Centre Research Reports 12(1):158 pp.
- Kavanagh, P. and Pitcher, T. (2004) Implementing Microsoft Excel Software for RAPFISH: A Technique for the Rapid Appraisal of Fisheries Status. Fisheries Centre Research Reports 12(2):75 pp.
- Stanford, R. and Pitcher, T. (2004) Ecosystem Simulations of the English Channel: Climate and Trade-offs. Fisheries Centre Research Reports 12(3):103 pp.
- Christensen, V., Walters, C. and Pauly, D. (2004) Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fisheries Centre Research Reports 12(4) (in press).
- Morato, T. and Pauly, D. (2004) Seamounts: Biodiversity and Fisheries. Fisheries Centre Research Reports 12(5):78 pp.
- Watson, R., Hoshino, E., Beblow, J., Revenga, C., Kura, Y. and Kitchingman, A. (2004) Fishing Gear Associated With Global Marine Catches. Fisheries Centre Research Reports 12(6):32 pp.
- Palomares, M.L.D. and Pauly, D. (2004) West African Marine Ecosystems: models and fisheries impacts. Fisheries Centre Research Reports 12(7):209 pp.

Fisheries Centre Research Reports publish results of research work carried out, or workshops held, at the UBC Fisheries Centre. The series focuses on multidisciplinary problems in fisheries management and aims to provide a synoptic overview of the foundations, themes and prospects of current research. *Fisheries Centre Research Reports* are distributed to appropriate workshop participants or project partners and are recorded in *Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts*. All reports are available for free downloading from the Fisheries Centre website. Where available, back issues of research reports may be obtained on request for the cost of shipping. For further information, please contact:

Fisheries Centre, University of British Columbia
2259 Lower Mall, Vancouver, BC V6T 1Z4 Canada

Phone: 604 822-0618; Fax: 604 822-8934
E-mail: office@fisheries.ubc.ca; Website: www.fisheries.ubc.ca