

Discrimination et description morphométriques du poulpe commun (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) des côtes sénégalaises

Massal Fall

Biologiste halieute

Saliou Ndiaye

Enseignant-chercheur

Introduction

Le poulpe commun (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) est un céphalopode dont l'exploitation par les pêcheries industrielle et artisanale du littoral sénégalais remonte aux années 1970 (Bakhayokho, 1980). Négligeables jusqu'en 1985, ses prises ont connu un essor considérable l'année suivante (9800 t) puis atteignent 19000 t en 1991, voire 37000 t environ en 1999 (Diallo *et al.*, 2001). Le programme « Recherches sur les pêcheries de céphalopodes benthiques et leur aménagement » (CRODT/IRD, 1996-2000) a été mis en place pour approfondir entre autres les connaissances sur la bioécologie du poulpe. Plusieurs aspects ont été étudiés, dont la biométrie menée pendant 18 mois à des fins de détermination de l'identité du stock de poulpes sénégalais. En gestion des pêches, l'unité de base qu'est le stock peut être définie de plusieurs manières : groupe de poissons suffisamment distinct pour qu'il soit considéré comme un système évolutif pouvant être géré (Larkin, 1972); fraction de population au sens génétique, le terme « stock » étant ici synonyme de population

(Laurec et Le Guen, 1981); description selon des caractéristiques géographiques générales auxquelles peuvent s'ajouter des frontières politiques pratiques, par exemple la zone économique exclusive de 200 miles (Chadwick, 1990). Au-delà de l'étude discriminante des poulpes de Kayar et Mbour, le présent travail tentera d'analyser, dans la mesure du possible, les rapports du stock de poulpes sénégalais avec ceux de la sous-région (Maroc et Mauritanie, notamment) et, *in fine*, discutera de la fiabilité des seuls éléments morphométriques pour séparer des populations de poulpes.

Matériel et méthodes

Matériel

Un échantillon de 841 poulpes a été collecté dans deux zones de débarquements de la pêche artisanale sénégalaise :

- a) Kayar, avec sa fosse sous-marine, situé sur la côte Nord où l'on note une suite de dunes et cordons littoraux, une dominance des fonds sablo-vaseux. La pêche y est pratiquée en toute saison, notamment en saison froide (novembre-mai) par les autochtones et les migrants en provenance de Saint-Louis ;
- b) Mbour, localisé sur la Petite Côte où, en pleine saison (juillet à septembre), l'effort atteint 800 sorties de pirogues par jour. La Petite Côte présente deux falaises sous-marines, des bancs et hauts fonds rocheux signalés de Dakar à Joal entre 30 et 60 m de profondeur, des fonds sableux depuis la zone côtière jusqu'à 40 m et de la Pointe de Sangomar au fleuve Casamance.

Le plus souvent, les poulpes ont été capturés par des turlottes (dans ce cas, des achats ont été faits au niveau des plages, à partir des pirogues y débarquant), exceptionnellement au large à l'aide d'un chalut lors des campagnes à bord du N/O *Louis Sauger*. Le matériel de mesure est composé d'un pied à coulisse de 100 cm à 0,5 cm près pour la mensuration des bras, d'un pied à coulisse de 25 cm à 0,1 cm près pour les autres mesures, d'une balance de précision de 6,3 kg à 0,1 kg près pour les poids. Les personnes affectées aux diverses manipulations sont au nombre de deux.

Méthodes

Collecte, traitement des poulpes

Le site de Mbour a été visité mensuellement, de mars 1997 à août 1998, soit 18 mois. Pour la même période, l'échantillonnage n'a pu avoir lieu à trois reprises à Kayar (juin et octobre 1997, mars 1998) pour cause de disponibilité de l'équipe de collecte. L'effectif est de 841 poulpes répartis comme suit : 326 à Kayar, 515 à Mbour (tabl. 1).

Périodes	Mbour	Kayar	Nombre	Engin de pêche
Mars 97	26	32	58	Turlutte
Avril 97	23	6	29	Turlutte
Mai 97	26	19	45	Turlutte
Juin 97	50	*	50	Chalut à Mbour
Juillet 97	46	10	56	Turlutte
Août 97	39	9	48	Turlutte
Septembre 97	28	24	52	Turlutte
Octobre 97	15	*	15	Chalut à Mbour
Novembre 97	12	10	22	Chalut à Kayar
Décembre 97	35	30	65	Turlutte
Janvier 98	27	51	78	Turlutte
Février 98	24	34	58	Turlutte
Mars 98	28	*	28	Turlutte
Avril 98	23	16	39	Turlutte
Mai 98	29	25	54	Turlutte
Juin 98	34	19	53	Turlutte
Juillet 98	25	17	42	Turlutte
Août 98	25	24	49	Turlutte
Total	515	326	841	

(* Absence de données)

■ Tableau 1
Caractéristiques principales
des échantillons mensuels de poulpes.

Main characteristics of monthly sampled octopuses.

Un poids moyen de 50 kg de poulpe a ainsi été collecté à chaque fois dans ces sites, sur la base du choix de la plus vaste gamme de poids possible (< 500 g, 500-1 200 g, 1 200-2 000 g, 2 000-3 000 g, > 3 000 g). Il n'a pas toujours été possible, lorsque cette diversité existait, d'avoir des effectifs équitables par classe. Sur les plages, les animaux ont été placés sous glace puis acheminés rapidement à Dakar avant leur congélation à -18 °C pendant 3 jours en moyenne. En mer, les poulpes sont directement congelés après leur capture. Dans chaque cas, les renseignements utiles sont dûment consignés (localité, date, engin de capture, etc.). La décongélation est mise en œuvre 15 heures environ avant le traitement des poulpes au laboratoire.

Variables étudiées

Elles sont au nombre de 18 : deux variables qualitatives, localité (LOC.I) et sexe (SX) et 16 variables quantitatives dont 5 concernent les tissus durs. Parmi les mesures des tissus durs, outre la longueur du stylet (STY), il y a deux distances par bec : AB et BF pour le bec supérieur, HG et GK pour le bec inférieur. Pour les autres tissus, on retiendra les mesures de poids, soit le poids frais (PF) et le poids éviscéré (PEV), les longueurs des 4 bras gauches¹ (LB1, LB2, LB3, LB4), la largeur (AM) et les longueurs ventrale (LVM) et dorsale du manteau (LDM), ensuite les longueurs du siphon (LS) et de la tête (LC). Toutes les variables mesurées sont illustrées sur la figure 1.

Méthodes analytiques et descriptives

Transformations initiales des variables

Les données brutes ont été employées telles qu'elles pour les régressions entre poids et entre tailles. En revanche, le double centrage additif sur les logarithmes (Yoccoz, 1993) a été utilisé en analyse factorielle discriminante (AFD) pour s'affranchir délibérément de l'effet taille qui est d'un intérêt limité dans le cadre

¹ La mesure est exceptionnellement faite à droite si le bras gauche est coupé ou régénéré.

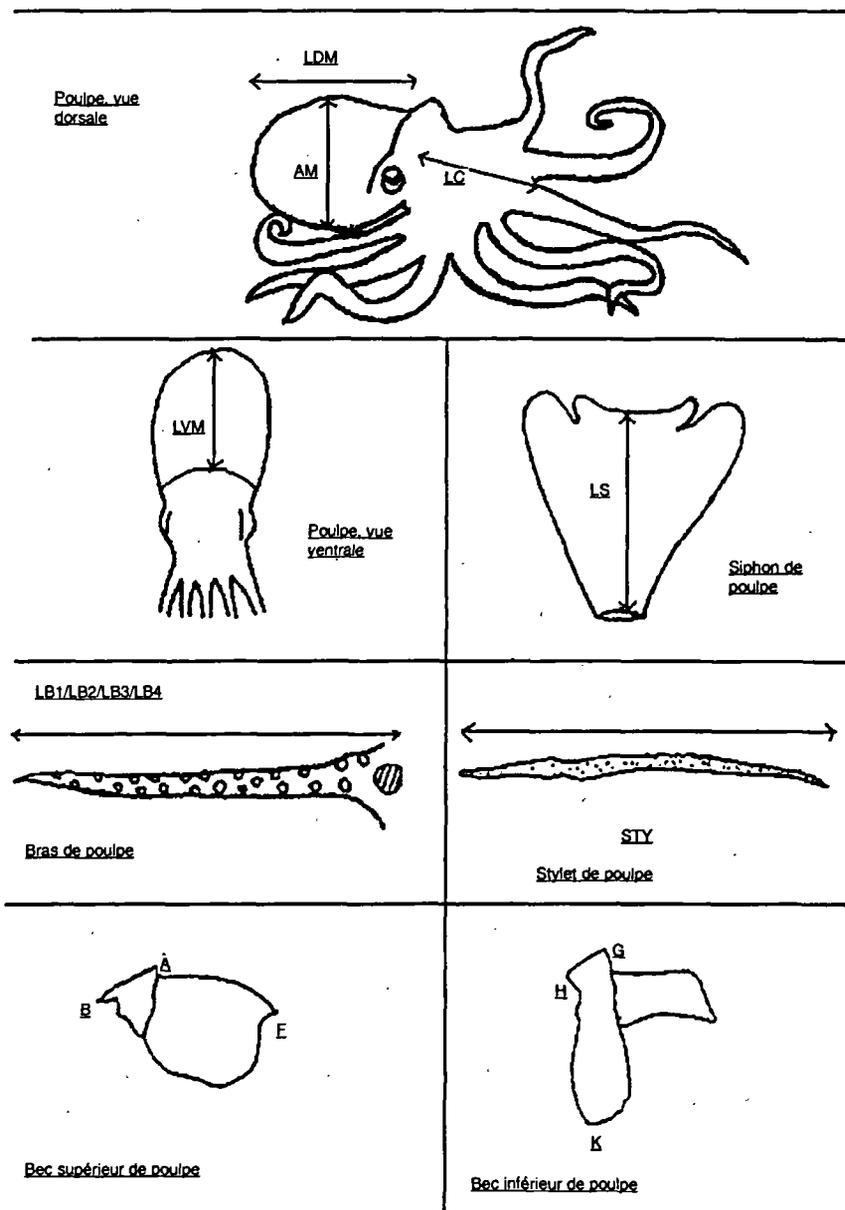


Figure 1
 Illustration des paramètres mesurés.
 Illustration of the measured parameters.

d'une séparation d'individus à partir de leurs variations de forme. En effet, les différences de forme donnent de meilleurs renseignements sur l'identité génétique des populations, leur homogénéité, leur origine et la présence de mélanges (Doledec *et al.*, 1997). Cette méthode consiste à retrancher la moyenne des valeurs logarithmiques, colonne par colonne (variables), ligne par ligne (individus). Nous avons retenu la fonction $\text{Log}(x + 1)$ préconisée par Auda *et al.* (1997).

Régression

En vue de la description biométrique des poulpes, les relations ont été étudiées par la classique technique de la régression linéaire : relation entre poids ($\text{PF} = a \text{PEV} + b$) et relation entre LDM et les autres variables de tailles Y, avec $Y = c \text{LDM} + d$. Quant aux relations taille-poids, elles sont du type $\text{PEV} = a (\text{LDM}^b)$ et $\text{PF} = c (\text{LDM}^d)$; ce qui donne respectivement après linéarisation : $\text{Log PEV} = \text{Log } a + b \text{Log LDM}$ et $\text{Log PF} = \text{Log } c + d \text{Log LDM}$ (Bookstein *et al.*, 1985).

Technique discriminante

Il s'agit de l'analyse factorielle discriminante (AFD) qui est en fait une extension de la régression dans le cas où la variable à expliquer est qualitative (variable de groupe), tandis que les variables explicatives restent quantitatives (Saporta, 1990). La méthode de régression retenue (pas à pas ou *stepwise*) procède par introduction ascendante des variables et ne s'arrête que si aucune variable supplémentaire n'amène une réduction suffisante de la variation résiduelle. Une même probabilité de 5 % est retenue pour l'introduction et le rejet d'une variable. La régression en *stepwise* serait de loin la meilleure technique, tant du point de vue de l'économie des moyens que de la précision numérique, selon Tomassone et Millier cités par Tranchefort (1974). Outil descriptif et décisionnel à la fois, l'efficacité de l'AFD peut être évaluée par les critères suivants (Lachaud, 1992) :

a) la statistique de Wilks (λ), rapport de l'inertie intraclasse à l'inertie totale, à minimiser, ainsi $\lambda \approx 0$ signifie que la variabilité totale est surtout attribuable aux différences intergroupes, $\lambda \approx 1$ revient à dire que les moyennes des groupes sont plutôt identiques ;

- b) le pourcentage de poulpes bien classés² (à majorer);
- c) le carré du coefficient de corrélation canonique (R^2) qui exprime la part de la variation totale imputable à la différence intergroupes.

Résultats

Discrimination

Le nombre de paliers est de 9, mais en réalité 5 variables explicatives seulement sont retenues, il s'agit dans l'ordre de LS, LDM, HG, PEV et AB. Les variables LB3 et LB1, d'abord introduites aux paliers 2 et 4, sont éliminées aux paliers 8 et 7 respectivement pour cause d'augmentation de la statistique de Wilks (tabl. 2).

Il n'y a qu'un seul axe discriminant pour lequel les coefficients de corrélation linéaires (R) de la variable discriminante avec l'ensemble des 16 variables initiales sont indiqués au tableau 3. A l'exception des variables de poids et des bras, toutes les autres variables ont des coefficients de corrélation positifs avec cet axe. Les plus fortes valeurs de R concernent le siphon, les becs et les poids; les plus faibles valeurs touchent, en gros, le manteau et les bras. La variable LC (tête) n'est pas corrélée avec cet axe discriminant.

La fonction globale de Fisher, notée Y , est définie comme suit: $Y = 1,481 \text{ PEV} + 1,012 \text{ LS} + 0,797 \text{ AB} + 0,629 \text{ HG} - 0,222 \text{ LDM}$. Elle donne $Y_K = -3,406 \text{ PEV} - 10,247 \text{ LS} - 4,922 \text{ AB} - 3,66 \text{ HG} + 3,378 \text{ LDM} - 0,810$ à Kayar et $Y_M = 2,161 \text{ PEV} - 6,605 \text{ LS} - 2,954 \text{ AB} - 2,442 \text{ HG} - 2,156 \text{ LDM} - 0,740$ à Mbour. Les moyennes des deux groupes sur la variable discriminante valent $-0,614$ à Kayar et $+0,388$ à Mbour. Le coefficient de corrélation canonique (R) est de 0,360,

² Ou, ce qui revient au même, pourcentage de poulpes mal classés (à minorer).

Étapes	Variables entrées	Variables sorties	Valeur de λ
Étape 1	LS		0.917
Étape 2	LB3		0.900
Étape 3	LDM		0.893
Étape 4	LB1		0.886
Étape 5	HG		0.881
Étape 6	PEV		0.874
Étape 7		LB1	0.876
Étape 8		LB3	0.879
Étape 9	AB		0.871

Tableau 2
Entrée des variables
selon la statistique de Wilks (λ).

*Entering of the variables
according to the value of the Wilks' statistics.*

Variables	Coefficient R	Variables	Coefficient R
LS	0.782	LB1*	- 0.255
AB	0.585	LB3*	- 0.248
HG	0.579	LB2*	- 0.236
HK*	0.521	STY*	0.194
BF*	0.495	LB4*	- 0.170
PF*	- 0.411	AM*	0.139
PEV	- 0.401	LDM	0.130
LVM*	0.287	LC*	0.045

Gras = variables discriminantes
* = variables non discriminantes

Tableau 3
Valeur du coefficient de corrélation R
entre la variable discriminante
et les variables de départ.

*Value of the correlation coefficient R
between the discriminating variable
and the initial variables.*

ainsi la proportion de la variation totale expliquée par la différence entre les deux groupes est de 13 % environ. La proportion de poulpes bien classés est la suivante : 66 % toutes populations confondues, 64 % à Kayar, 68 % à Mbour.

Que retenir au terme de cette analyse discriminante ? Certes, près de deux-tiers des poulpes sont globalement bien classés. Cependant, la valeur de la statistique de Wilks ($\lambda = 0,871$), très proche de 1, suggère plutôt que les populations de poulpes de Kayar et Mbour ne sont pas significativement différentes en terme de forme. Il s'y ajoute que la part de variation imputable à la différence entre les poulpes des deux sites est assez faible (13 %). Ces deux dernières considérations nous fondent à ne considérer qu'un seul et même stock dont la description biométrique suit.

Description biométrique

La description biométrique proposée ici s'inspire pour l'essentiel des travaux de Da Cunha et Pereira (1995), auteurs ayant travaillé dans des conditions similaires aux nôtres.

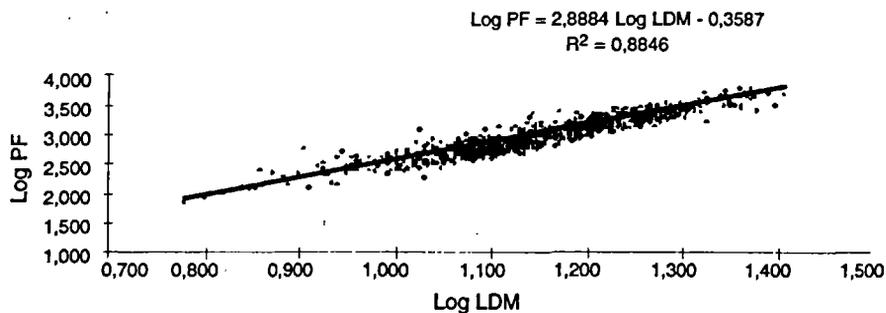
Relations de tailles

Comme indiqué dans le tableau 4, la LDM est estimée à partir des autres variables de taille (Y). Les probabilités attachées à la valeur de F sont toutes inférieures à 10^{-8} . En outre, le pourcentage d'explication des variations de la LDM par celles de chacune de ces variables dépasse 50 %, à l'exception notable de la variable du bec inférieur HG pour laquelle $R^2 = 0,45$.

Relations taille-poids

Ces régressions exponentielles sont définies comme suit : $PF = 0,4378 (LDM)^{2,8884}$, avec $R^2 = 0,8846$; $PEV = 0,382 (LDM)^{2,8947}$, avec $R^2 = 0,8772$. La valeur des coefficients b est inférieure à 3, ce qui traduit une allométrie minorante. Globalement, l'estimation des variables de poids par la LDM est satisfaisante : $R^2 \approx 88 \%$.

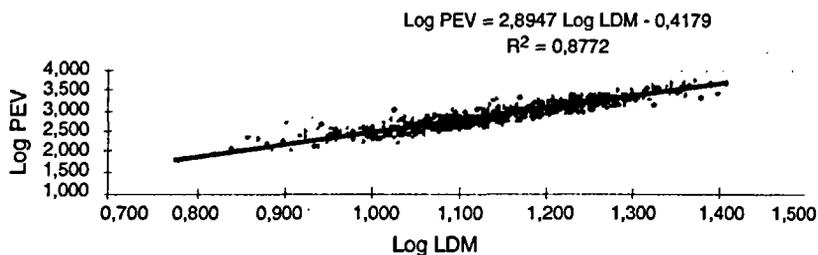
Après linéarisation, ces fonctions donnent respectivement : $\text{Log PF} = 2,8884 \text{ Log LDM} - 0,3587$ et $\text{Log PEV} = 2,8947 \text{ Log LDM} - 0,4179$ (fig. 2 et 3).



■ Figure 2

Relation taille-poids linéarisée entre PF et LDM.

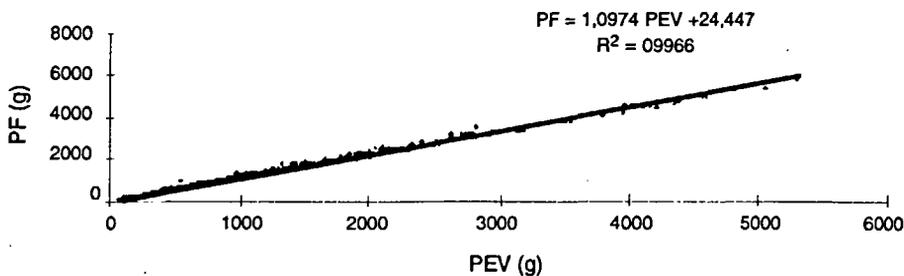
Linearized length-weight relationship between PF and LDM.



■ Figure 3

Relation taille-poids linéarisée entre PEV et LDM.

Linearized length-weight relationship between PEV and LDM.



■ Figure 4

Relation de poids entre PEV et PF.

Weight relationship between PEV and PF.

Variable Y	Coefficient a	Coefficient b	R2	F	Probabilité
LVM	0.65	0.15154	0.87	5727.3	< 10 ⁻⁸
LS	0.30	0.92184	0.77	2864.7	< 10 ⁻⁸
AM	0.73	-0.9229	0.90	7513.4	< 10 ⁻⁸
LC	0.62	-0.23605	0.71	2036.5	< 10 ⁻⁸
LB1	3.3	-4.5233	0.72	2175.8	< 10 ⁻⁸
LB2	3.5	0.57559	0.67	1719.0	< 10 ⁻⁸
LB3	3.5	-0.20799	0.71	2069.6	< 10 ⁻⁸
LB4	3.1	-1.9766	0.66	1612.2	< 10 ⁻⁸
STY	0.31	0.15326	0.72	2108.4	< 10 ⁻⁸
AB	0.039	0.20974	0.60	1265.4	< 10 ⁻⁸
BF	0.12	0.34087	0.77	2783.6	< 10 ⁻⁸
HG	0.036	0.055181	0.45	740.7	< 10 ⁻⁸
HK	0.087	0.19801	0.69	1831.1	< 10 ⁻⁸

Tableau 4

Valeurs des paramètres de la relation de taille $Y = a \text{ LDM} + b$ dans la population totale.

Values of the parameters of the length-weight relationship $Y = a \text{ LDM} + b$ in the population.

Relation poids frais-poids éviscéré

La relation entre les variables de poids est linéaire après ajustement ($PF = 1,0974 \text{ PEV} + 24,447$), comme en témoigne son coefficient de détermination très proche de 1 (fig. 4).

Discussion

Le choix du traitement d'animaux décongelés s'explique aisément par le fait que les poulpes vivants sont doués d'une étonnante élasticité faisant qu'ils peuvent s'étirer et se contracter à volonté : ce qui

se comprend du fait de leur nature d'invertébrés quasiment dénués de pièces dures, exception faite des becs, statolithes et stylets. Le travail à terre est de loin préférable, car le roulis dû aux vagues augmente l'imprécision des mesures en mer. De plus, la congélation de l'animal génère une meilleure résolution musculaire. Ce triptyque (poulpe fraîchement mort, congelé, traité à terre) est à notre sens la technique la plus appropriée pour les études morphométriques de ces espèces.

Différentes techniques factorielles ont été testées sur le poulpe commun du Sénégal, mais sans succès probant. Ainsi l'analyse en composantes principales (ACP), une fois l'effet taille contourné, a certes montré des différences dans la représentation des variables dans les deux sites, mais aucune discrimination nette des individus le long des nouveaux axes obtenus. Quant à la Classification Hiérarchique, si on pose k = nombre de groupes, a = variance intragroupes, b = variance intergroupes, on obtient des résultats forts décevants. Exemples : pour $k = 2$, on obtient $a = 73 \%$ et $b = 27 \%$; si $k = 14$, $a = b = 50 \%$; si $k = 98$, $a = 25 \%$ et $b = 75 \%$. De ces 3 exemples, seul le dernier paraît statistiquement satisfaisant, mais il est irréaliste car discriminant 98 entités !

Que dire des stocks sous-régionaux de poulpe ? Le Copace (Comité des pêches de l'Atlantique Centre-Est) considère l'existence de 4 stocks : devant le Cap Garnett, le Cap Blanc, Nouakchott et le Sénégal. Inejih (1991), en l'absence d'information contraire, émet l'hypothèse d'une seule et même entité en Mauritanie. Nigmatulin et Barkowski (1992) distinguent quant à eux deux groupes saisonniers au niveau du Cap Blanc, ayant un cycle de vie d'un an et occupant de façon étagée le substrat. Hatanaka (1979) dénote pour sa part trois stocks : à Villa Cisnéros, au Cap Blanc et à Nouakchott, leurs différences seraient visibles au niveau des saisons de pêche et des fluctuations annuelles des rendements. Notre approche, toute morphométrique, ne peut être comparée avec de telles études qui montrent une certaine disparité. Nous avons privilégié la démarche multivariée, contrairement à d'autres études qui ont cours dans la zone. Par ailleurs, il y a manifestement une absence d'harmonisation du mode de traitement des animaux (mesure sur des poulpes vivants pour les uns, morts et congelés dans notre cas et au niveau du Centre océanographique des Canaries, etc.) et dans le choix des

variables : s'il existe des variables classiques (PF, PEV, LDM, LVM, etc.), d'autres sont plus ou moins usitées (longueurs des bras par exemple), voire inédites (stylets dans la présente étude).

Il nous faut enfin conclure sur la question de la fiabilité de la seule morphométrie pour discriminer des populations de céphalopodes. Si ladite technique a fait ses preuves pour les calmars (Kristensen, 1982; Augustin et Grant, 1988; Voight, 1994; Boyle et Ngoile, 1993; Daly et Rodhouse, 1994; Pearce *et al.*, 1994 a et b), une revue des études spécialisées chez le poulpe montre, en revanche, des résultats assez mitigés. En effet, concluantes aux Açores par exemple (Da Cunha et Pereira, 1995), ces études le sont moins dans d'autres zones. Voight (1994) a ainsi tenté de discriminer en vain différentes espèces de poulpe, dont *Octopus vulgaris*. Les travaux de Warnke (1999), qui a étudié la nature des relations phylogénétiques reliant le poulpe commun de la Méditerranée et celui de l'Atlantique Centre-Est, ainsi que d'autres zones, en se basant sur une approche moléculaire et morphologique, sont également édifiants à ce propos. L'auteur conclut en ceci : i) il y a absence quasi totale à totale de différences génétiques si l'on compare les séquences d'ADN des spécimens en provenance de la France, de Lanzarote, de l'Afrique du Sud, de Tristan da Cunha, du Sénégal, du sud du Brésil et du Venezuela ; ii) il n'y a aucune différence significative quand on analyse leurs paramètres morphométriques, mais aussi la taille des œufs et le mode de vie des larves. Pour en revenir à Da Cunha et Pereira (1995), leur discrimination réussie mérite d'être relativisée car : i) ils soulignent d'eux-mêmes le caractère purement exploratoire de leur travail ; ii) la technique de transformation de leurs données (réduction logarithmique) n'a rien donné dans notre cas ; iii) leur effectif (54 individus) est faible par rapport au nôtre (841 poulpes).

La morphométrie, convenons-en avec Roper et Voss (1983), garde toute son importance en systématique des céphalopodes. Les inconvénients déjà évoqués (résultats mitigés, quasi absence de pièces dures, élasticité du corps) rendent cependant toute discrimination morphométrique de populations de poulpes assez discutable. De plus, notre expérience personnelle nous a édifié sur bien d'autres inconvénients comme les limites assez vagues des « landmarks » ou points caractéristiques (variable LC par exemple), les expansions

cutanées post-décongélation (sortes de « baves ») ajoutant à l'imprécision de la mesure de variables telles que LVM, LDM, AM, etc., la contractilité résiduelle et non négligeable des tissus (bras, manteau, et cela malgré les effets bénéfiques de la congélation), les biais introduits par la pluralité des opérateurs³ (remarquablement étudiés par Pearce *et al.*, 1994b). Toutes ces considérations nous poussent à préconiser le recours à une technique de discrimination plus efficiente pour cette espèce, à un approfondissement de l'approche génétique par exemple.

Remerciements

Nous exprimons notre totale reconnaissance à l'endroit de Mme Maria Fernandez del Mar du COC de Ténériffe, MM. Dieng, Dième et Touré du CRODT, pour leurs contributions à ce travail.

Bibliographie

- AUDA Y., CHAMPELY S., NDIAYE S., THIOULOUSE J., 1997 —
Analyse multivariée. Initiation à l'utilisation du logiciel ADE-4. Dakar, 27 p.
- AUGUSTYN C.J., GRANT W.S., 1988 —
 Biochemical and morphological systematics of *Loligo vulgaris vulgaris* Lamarck and *Loligo vulgaris reynaudii* d'Orbigny Nov. Comb. (Cephalopoda: Myopsida). *Malacologia*, 29: 215-233.
- BAKHAYOKHO M., 1980 —
Pêche et biologie des céphalopodes exploités sur les côtes du Sénégal (12°20N-16°03N). Thèse doct. 3^e cycle, université Bretagne Occidentale, Brest, 119 p.
- BOOKSTEIN F.L., CHERNOFF B.C., ELDER R.L., HUMPHRIES J.M., SMITH J.R., STRAUSS R.E., 1985 —
 Morphometrics in evolutionary biology. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special publication 15.*
- BOYLE P.R., NGOILE M.A.K., 1993 —
 « Population variation and growth

³ En toute rigueur, la même personne, dans le cas des céphalopodes en général et du poulpe en particulier, doit toujours faire la ou les mêmes mesures ; même si nous pensons qu'avec un effectif limité à deux personnes nous avons limité ce biais.

- in *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) from Scottish waters ». In Okutani T., O'Dor R.K., Kubodera, T. (eds): *Recent advances in cephalopod fisheries biology*, Tokai university Press, Tokyo: 61-69.
- CHADWICK M., 1990 — « L'unité de gestion et la notion de stock ». In Brethes J. C., O'Boyle R. N. (ed.): *Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques*, Centre internat. explor. mer, Canada, vol. 1 : 31-41.
- DA CUNHA M.M., PEREIRA J. M.F., 1995 — *Octopus vulgaris* Cuvier 1797 from São Miguel (Azores) - a biometrical approach. *Açoreana*, suppl. 1995 : 297-311.
- DALY H.I., RODHOUSE P.G., 1994 — Comparative morphology of two sympatric *Pareledone* species from South Georgia. *Antarctic Science*, 6, 2 : 163-169.
- DOLEDEC S., CHESSEL D., PERSAT H., 1997 — *Analyses discriminantes. Fiche thématique 3.4, Documentation de la programmathèque ADE-4 « Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales »*. Université Lyon 1, 27 p.
- HATANAKA H., 1979 — Studies on the fisheries biology of common octopus off the northwest coast of Africa. *Far. Seas Fish. Res. Lab.*, Bull. 17 : 13-124.
- INEJIH C.O., 1991 — *Estimation de la croissance et de la mortalité du poulpe (Octopus vulgaris Cuvier, 1797) en Mauritanie par analyse de la composition en taille des captures*. Mémoire de DEA d'océanologie biologique, univ. Bretagne occidentale, Brest, 29 p.
- KRISTENSEN T.K., 1982 — Multivariate statistical analysis of geographic variation in the squid *Gonatus fabricii* Lichtenstein, 1818 (Mollusca: Cephalopoda). *Malacologia*, 22 : 581-586.
- LACHAUD J.P., 1992 — *Introduction aux techniques d'analyse du marché du travail : 10 leçons de SPSSPC+*. Institut international d'études sociales, Genève, Document pédagogique EM/4/1992, 1re édition.
- LARKIN P.A., 1972 — « The stock concept and management of pacific salmon ». In Simon R. C., Larkin P. A. (eds) : *The stock concept of pacific salmon*. University of British Columbia, Vancouver, 231 p.
- LAUREC A., LE GUEN J.C., 1981 — *Dynamique des populations exploitées. Tome I. Concepts et modèles*. Centre national exploitation océans, Rapport scientifique et technique, 45 : 118 p.
- NIGMATULLIN C.M., BARKOVSKY A.E., 1992 — *Stock structure of Octopus vulgaris off Cap Blanc Region (Mauritania) and the hypothesis of its long-term fluctuation*. Internat. Council Explor. Sea (ICES), Shellfish Committee (Abstract).
- PEARCE G.J., HASTIE L.C., GUERRA A., THORPE R.S., HOWARD F.G., BOYLE P.R., 1994 a — Morphometric variation in *Loligo forbesi* and *Loligo vulgaris*: regional, seasonal, sex, maturity and worker differences. *Fisheries Research*, 21 : 127-148.
- PEARCE G.J., THORPE R.S., HASTIE L.C., BRIERLEY A.S., GUERRA A., BOYLE P.R., JAMIESON R., AVILA P., 1994 b — Geographic variation in *Loligo forbesi* in the Northeast Atlantic Ocean: analysis of morphometric data

and tests of causal hypotheses.
Marine biology, 119: 541-547.

ROPER C.F.E., Voss G.L., 1983 —
Guidelines for taxonomic
descriptions of cephalopods species.
Mem. Nat. Mus. Victoria, 44: 48-63.

SAPORTA G., 1990 —
*Probabilités, analyse des données
et statistique*. Editions Technip,
Paris, 493 p.

TRANCHEFORT J., 1974 —
*La régression. Application à
l'agronomie*. Bureau d'Études
statistiques de l'ITCF, Paris, 178 p.

VOIGHT J.R., 1994 —
Morphological variation in shallow-
water octopuses (Mollusca :

Cephalopoda). *J. Zool. Lond.*,
232: 491-504.

WARNKE K., 1999 —
*Diversität des artenkomplexes
Octopus cf. vulgaris Cuvier, 1797
in Beziehung zu seiner
verbreitung an der ost-
und Westküste Lateinamerikas*.
Diss. universität Bremen,
Shaker verlag Aachen,
D46, 133 p.

Yoccoz N.G., 1993 —
« Morphométrie et analyses
multidimensionnelles. Une revue des
méthodes séparant taille et forme ».
In Lebreton J. D., Asselain B. (éd.):
Biométrie et environnement.
Editions Masson, Paris : 73-99.