

# Environnement et variabilité des populations de poulpes *Octopus vulgaris* en Afrique de l'Ouest

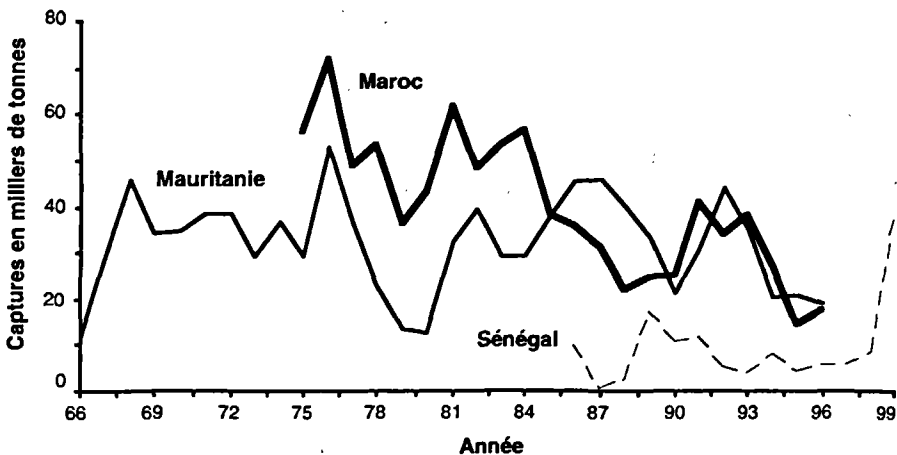
Valérie Faure  
Écologue halieute

## I Introduction

L'activité de pêche constitue une ressource économique primordiale pour la plupart des pays du Sud situés le long des zones d'upwelling. Ces zones sont des lieux de pêche traditionnels de petits pélagiques et de poissons démersaux, mais les populations de poulpe commun *Octopus vulgaris* se sont désormais largement développées dans certaines zones. En Afrique de l'Ouest en particulier, et plus exactement au Sud Maroc, en Mauritanie et au Sénégal, la pêche aux poulpes est devenue prépondérante et a ainsi remplacé certaines pêcheries démersales en déclin, comme celle des sparidés qui était pourtant largement dominante. Les pêcheries de céphalopodes se sont développées au large des côtes nord-ouest africaines vers la fin des années soixante, et plus récemment au Sénégal en 1986, alors que l'abondance des poulpes était en forte hausse et le contexte économique favorable (création de débouchés avec la forte valeur marchande d'*Octopus vulgaris* sur les marchés internationaux). Le poulpe constitue désormais l'une des principales ressources halieutiques de ces trois pays et l'Atlantique Centre-Est supporte ainsi les pêcheries mondiales de poulpes les plus actives (Sy-Moussa et Tchernikhov, 1985 ; Fernandez-Nunez *et al.*, 1996).

En contrepartie d'une forte abondance et d'une valeur économique élevée, les populations de poulpes présentent des fluctuations de grandes amplitudes (fig. 1) dont les conséquences peuvent être lourdes à tous les niveaux de la filière pêche (difficultés pour définir les stratégies de pêche, prévoir les capacités de traitement des usines ou encore définir des plans de gestion de la ressource).

La question de savoir comment gérer au mieux cette ressource devenait une préoccupation croissante pour les différents acteurs engagés dans son exploitation. Et ce d'autant plus que depuis une vingtaine d'années, les rendements et débarquements au large des côtes marocaines et mauritaniennes présentent une baisse significative (Copace, 1997). Mieux connaître la ressource devenait notamment essentiel car il existe un certain nombre de lacunes et incertitudes sur la biologie (reproduction, croissance), sur l'écologie (comportement migratoire) et sur la dynamique de ces populations ouest-africaines d'*Octopus vulgaris*, qui sont des paramètres



Source : CRODT pour le Sénégal, CNROP pour la Mauritanie et El Gharbi et Idelhaj (1986) pour le Maroc.

Figure 1

Évolution annuelle des captures de poulpes commun (*Octopus vulgaris*) en Afrique de l'Ouest.

Annual fluctuations of *Octopus vulgaris* catches in West-African waters.

clés des modèles de gestion. Le programme sur les céphalopodes benthiques dont les principaux résultats sont présentés dans cet ouvrage, a été mis en place pour répondre à cette demande. Le rôle des fluctuations de l'environnement physique et des interactions plurispécifiques sur la variabilité des populations de poulpes a ainsi fait l'objet d'une étude approfondie (Faure, 2000).

## ■ Environnement et prédation : deux hypothèses fondamentales

En général dans les modèles de dynamique des populations, les variations d'une ressource marine sont attribuées à des modifications des caractéristiques d'exploitation (stratégies des pêcheurs, effectif des flottilles, variations de l'effort...). Il a été cependant reconnu que l'impact anthropique est bien souvent insuffisant à lui seul pour expliquer les variations de la ressource et que l'environnement peut avoir un rôle fondamental. Chez *Octopus vulgaris* tout particulièrement, il y a de fortes raisons de penser que les fluctuations de l'environnement puissent être, au moins en partie, à l'origine de la variabilité des populations. Ces raisons viennent de certaines des caractéristiques biologiques principales de l'espèce : un soin maternel développé qui limite fortement la mortalité au stade des œufs, une phase planctonique relativement longue durant laquelle les larves sont particulièrement vulnérables aux conditions du milieu et enfin, une mort post-reproductive des parents qui limite la durée de vie du poulpe à 1 an-1 an et demi (Domain *et al.*, 2000). Ces caractéristiques, avec l'absence de chevauchement entre les générations, entraîneraient une forte sensibilité des populations aux fluctuations des paramètres physiques et biologiques du milieu (Boyle, 1990; Sanchez et Martin, 1993; Boyle et Boletzky, 1996). Le stade paralarvaire serait le stade le plus vulnérable (Saville, 1987; Villanueva *et al.*, 1995) et les variations de mortalité durant ce stade conditionneraient la production globale annuelle étant donnée que la biomasse du stock de l'année dépend presque entièrement d'un ou deux recrutements (Boyle et Boletzky, 1996).

L'environnement physique en zone d'upwelling est particulièrement instable dans le temps et dans l'espace (à l'échelle saisonnière et inter-annuelle) et il y a toutes les raisons de penser que cette instabilité puisse avoir des répercussions importantes sur le recrutement des poulpes et être à l'origine au moins en partie de leurs fluctuations. Ces zones étant de plus les lieux de pêche traditionnels de poissons démersaux, dont les sparidés et les serranidés, connus comme les principaux poissons prédateurs de poulpes, on ne peut exclure également l'hypothèse d'un impact du contexte plurispécifique. Aucune de ces deux hypothèses n'a pu jusqu'à ce jour être privilégiée dans les quelques études de l'apparition de la ressource au large du Sahara (Caddy, 1981, 1983 ; Bravo de Laguna, 1989), où la possibilité d'effets combinés des deux facteurs n'a d'ailleurs pas été exclue.

Les relations entre les évolutions des environnements physique et biologique et celles de l'abondance des poulpes ont été étudiées pour chacun des trois principaux stocks présents le long du littoral ouest-africain. Dans cette approche ont été intégrés les principaux processus théoriques développés sur les causes des variations de la mortalité des individus durant les premiers stades de vie, à savoir la disponibilité alimentaire (Cushing, 1975), les processus dispersifs (Sinclair, 1988 ; Lasker, 1975 ; Bakun, 1996) et la prédation (Bailey et Houde, 1989).

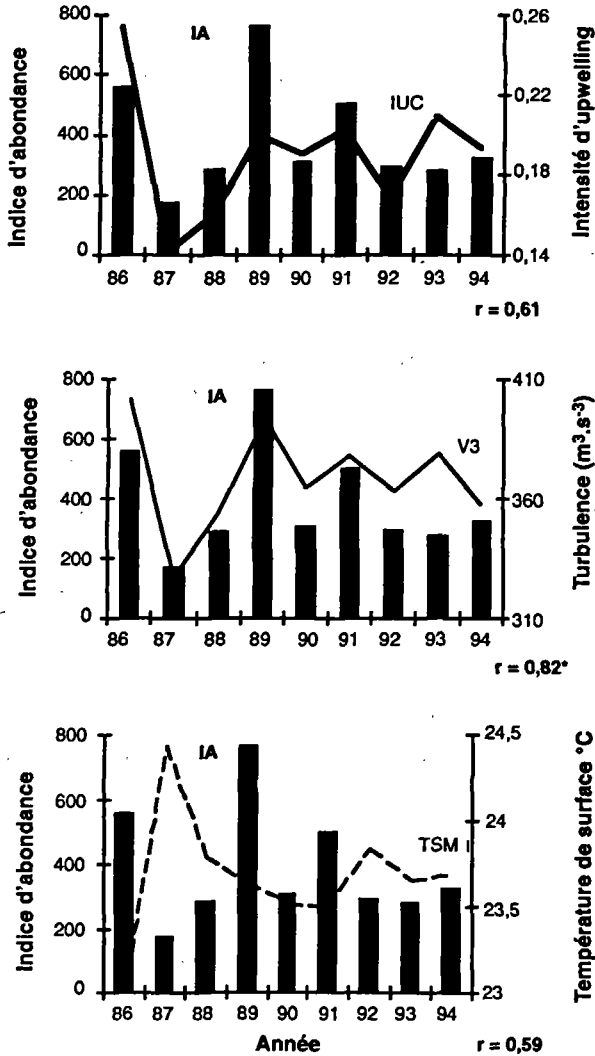
## ■ Un impact déterminant des fluctuations de l'environnement physique

Les variations d'abondance des populations de poulpes ont été étudiées à partir des statistiques de pêches commerciales, c'est-à-dire des débarquements, des prises par unité d'effort (données provenant du CRODT pour le Sénégal, du CNROP pour la Mauritanie et extraites de El Gharbi et Idelhaj, 1986, pour le stock de Dakhla), ou encore à partir d'indices d'abondance (Sandon, 1998).

Quatre indices environnementaux ont été retenus pour caractériser l'environnement physique. Il s'agit de la température de surface de

la mer (TSM), de l'intensité de l'upwelling côtier (IUC), de la turbulence (V3) et d'un indice de rétention côtière (IRC). Les méthodologies de calcul des trois derniers indices sont détaillées dans Faure (2000) et Demarcq et Faure (2000). Ces indices permettent d'appréhender les principaux processus hydroclimatiques que l'on suppose être déterminants sur la survie des larves de poulpe, tout comme pour la plupart des populations marines en zone d'upwelling (Bakun, 1996), c'est-à-dire respectivement: (1) le processus d'enrichissement (IUC) qui permet d'estimer la disponibilité alimentaire, (2) la température qui a des effets directs sur la reproduction, la survie des larves, la croissance et la durée des différentes phases du cycle de vie, (3) les processus de dispersion (V3) qui conditionnent notamment la disponibilité de la nourriture et enfin (4) le processus de rétention côtière qui est fondamental en maintenant les larves dans un habitat favorable. Les données environnementales proviennent, d'une part, de la base COADS (données mensuelles d'IUC, de V3 et de TSM depuis 1950 remises en forme par Claude Roy) et, d'autre part, du traitement des images du satellite Météosat (TSM et IRC depuis 1984) à une échelle spatio-temporelle plus fine (Demarcq et Faure, 2000).

Les relations entre les indices d'abondance des poulpes et les paramètres physiques ont été étudiées en confrontant les différentes séries temporelles puis explorées à l'aide de modèles additifs généralisés (Breiman et Freidman, 1985; Hastie et Tibshirani, 1990). Les résultats obtenus pour les zones de Dakhla et du Cap Blanc, non significatifs, ne sont pas discutés ici (pour plus de détail voir Faure, 2000), seules les relations très nettes observées pour la zone sénégalaise sont mises en avant. Les forts coefficients de corrélation laissent en effet clairement supposer que l'apparition massive de la ressource et la taille du stock de poulpes sont en grande partie déterminées par les conditions d'intensité de l'upwelling, de turbulence et de la température de la mer dans cette zone (fig. 2). L'indice d'abondance évolue globalement en phase avec l'intensité de l'upwelling côtier et l'indice de turbulence et en opposition avec la température de surface de la mer. Les années de forte production de poulpes se distinguent ainsi nettement par des caractéristiques environnementales bien spécifiques et opposées à celles observées de plus faible abondance. Une analyse des anomalies mensuelles environnementales (Faure, 2000) a cependant montré qu'une forte



■ Figure 2

Évolutions annuelles comparées d'un indice d'abondance (IA) du poulpe commun au Sénégal et de 3 paramètres environnementaux (IUC : Intensité d'upwelling côtier ; V3 : Turbulence ; TSM : Température de surface de la mer). Les coefficients de corrélation ( $r$ ) sont précisés en bas à droite de chacun des graphiques.

*Annual fluctuations of Octopus vulgaris abundance index (IA) in Senegal compared to those of three environmental parameters (IUC: Coastal upwelling intensity; V3: Turbulence; TSM: sea surface temperature). Correlation coefficients ( $r$ ) are noted in the down right of each graph.*

intensité d'upwelling n'était pas une condition suffisante mais que l'existence d'une continuité de la saison d'activité de l'upwelling était une condition essentielle pour maximiser le recrutement.

Les analyses réalisées à l'aide des modèles additifs généralisés suggèrent des relations variables en intensité et en forme pour les différents stocks considérés (tabl. 1). Au large du Cap Blanc et de Dakhla, les formes des relations témoignent d'un effet défavorable sur l'abondance des poulpes d'une intensification de l'upwelling et de la turbulence et d'une augmentation de la température de surface de la mer. Sur la Petite Côte (Sénégal Centre), les résultats avec les deux premiers paramètres sont inverses et sur la Grande Côte (Sénégal Nord) les relations sont en forme de dôme. Cette hétérogénéité spatiale des relations est à mettre en parallèle avec celle des processus environnementaux le long du littoral et notamment des différences d'intensité et de structure de l'upwelling. Sur la Petite Côte, l'enrichissement trophique croissant résultant d'une intensification de l'upwelling bénéficie aux populations de poulpes en assurant

Zones	Variables biologiques	Variables environnementales		
		IUC	V3	TSM
Dakhla	PUE	-	-	-
Cap Blanc	PUE	-	-	-
Grande côte	Captures totales	dôme	dôme	dôme
Petite côte	Captures totales	+	+	-

+ relation positive ; - relation négative

#### Tableau 1

Formes des relations obtenues par les modèles additifs généralisés entre les indices d'abondance des principaux stocks de poulpe en Afrique de l'Ouest et 3 paramètres environnementaux (IUC: Intensité d'upwelling côtier ; V3: Turbulence ; TSM: Température de surface de la mer).

*Shapes of the optimal transformations from the generalized additive models considering the abundance indices of the main Octopus vulgaris West-African stocks as the dependent variable and three environmental indices as the predictor variables (IUC: Coastal upwelling intensity; V3: Turbulence; TSM: sea surface temperature).*

une nourriture abondante aux larves et juvéniles. Au nord, l'inversion des relations traduit l'existence d'un seuil d'intensité au-delà duquel les processus environnementaux seraient limitants et souligne par conséquent la potentialité d'effets contradictoires des processus d'enrichissement et de dispersion inhérents au processus d'upwelling. De forts alizés dans ces régions limitent probablement le recrutement des poulpes en provoquant de lourdes pertes de larves par dispersion vers le large et par diminution de la disponibilité alimentaire consécutives aux processus dispersifs plus forts qu'au sud du Cap Vert. Cette possibilité d'un effet contradictoire d'un même facteur entre le nord et le sud du Cap Vert n'est pas paradoxale car de tels résultats ont déjà été décrits pour des populations de poissons de ces régions, notamment par la théorie de la fenêtre environnementale optimale (Cury et Roy, 1989 ; Faure et Cury, 1998).

## ■ Un compromis environnemental durant la phase paralarvaire : la clé de la variabilité du recrutement

Le stade paralarvaire étant particulièrement vulnérable (Boyle et Boletzky, 1996), les variations de la mortalité durant ce stade sont supposées être la principale source de variabilité de la taille du stock. Autrement dit, les conditions environnementales auxquelles sont soumises les paralarves sont les facteurs clés du déterminisme du recrutement de l'espèce. Afin de tester cette hypothèse, les relations entre les conditions environnementales rencontrées durant les périodes d'abondance de larves et l'importance des pics de recrutement consécutifs ont été étudiées pour la zone du Cap Blanc. L'essentiel de la production de poulpe de Mauritanie provient de cette zone au large du Banc d'Arguin, dont les caractéristiques environnementales particulièrement favorables, en font une zone privilégiée de reproduction de nombreuses espèces marines. Les détails de cette étude sont publiés dans Faure *et al.* (2000).

Les intensités des deux principaux pics annuels de recrutement (été et hiver) du poulpe ont pu être reliées aux conditions environne-



mentales observées au niveau du Banc d'Arguin 6 à 9 mois plus tôt, c'est-à-dire au moment de l'abondance maximale de larves (automne et printemps). Une forte rétention côtière apparaît comme un facteur clé durant la phase larvaire de printemps. Cette phase a en effet lieu à une période de forte turbulence et d'enrichissement maximal qui suit une saison de forte activité d'upwelling. La rétention côtière permettrait alors de limiter les processus dispersifs et par conséquent de réduire significativement la mortalité larvaire. Ce résultat souligne la forte incidence sur le recrutement des pertes de larves par dispersion vers le large durant la période d'activité de l'upwelling et confirme l'importance du processus de rétention côtière pour le recrutement des populations marines (Sinclair, 1988). L'intensité d'upwelling ne permettrait d'expliquer qu'en partie les variations du recrutement et essentiellement celles du recrutement estival provenant des éclosions d'automne. En cette période de début de saison d'upwelling, les conditions de rétention côtière et de turbulence sont faibles et le facteur trophique est alors le plus limitant. Les entrées d'eaux froides observées chaque année dans le banc à cette période, qui se traduisent par une diminution de l'indice de rétention qui est calculé à partir de gradient de température entre la côte et le large (Demarcq et Faure, 2000), enrichissent la zone et par conséquent favorisent le recrutement. Cette variabilité saisonnière des relations souligne une nouvelle fois l'importance d'un compromis entre les processus d'enrichissement trophique, de dispersion et de rétention côtière comme cela a pu être observé à l'échelle annuelle pour certaines populations de poissons pélagiques de zones d'upwelling (Cury et Roy, 1989) et conformément à la triade de Bakun (1996).

## ■ Un contexte plurispécifique favorable

Certains poissons démersaux présents en abondance au large des côtes ouest-africaines sont des prédateurs de poulpes et les variations d'abondance de ces espèces ont sans doute des répercussions sur le niveau des populations de poulpes. Les variations des indices d'abondance des sparidés (prédateurs de larves et juvéniles) et des

serranidés (prédateurs de juvéniles et d'adultes) au Sénégal (données de Gascuel et Thiam, 1993) sont étudiées parallèlement à celles des indices d'abondance des populations de poulpes calculés par les mêmes auteurs.

Un changement important de la composition spécifique de la communauté démersale a eu lieu au cours des années quatre-vingt, avec notamment une diminution des principales espèces de poissons prédateurs de poulpes (fig. 3). En 1986, année de l'explosion démographique du poulpe, la diminution est particulièrement drastique. La baisse globale de l'abondance des poissons démersaux et en particulier du pageot, prédateur de juvéniles de poulpes (Pereiro et Bravo de Laguna, 1980) qui dominait largement la communauté en termes d'abondance, a sans doute contribué à diminuer significativement la pression de prédation sur les poulpes, ce qui aurait pu avoir un effet initiateur de leur dévelop-

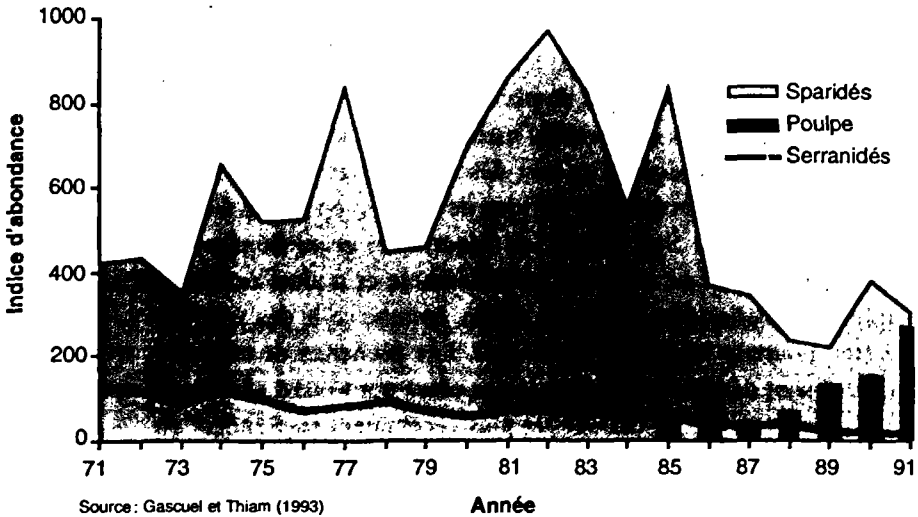


Figure 3

Évolutions annuelles comparées de l'abondance du poulpe et de ses principaux poissons prédateurs au Sénégal de 1971 à 1999.

*Annual fluctuations of the abundance of octopuses and of their main predator fishes in Senegal from 1971 to 1999.*

pement en masse. L'exploitation particulièrement intense et croissante des poissons prédateurs du poulpe sur la Petite Côte du Sénégal jusqu'au milieu des années quatre-vingt, ajoutée aux conditions d'habitat particulièrement favorables qui y sont offertes à ce dernier (fonds riches en coquillages dont le poulpe se nourrit (Caverivière, présent volume), zone de rétention côtière et forte productivité biologique), sont sans doute à l'origine de leur prolifération dans cette zone.

Les résultats des analyses exploratoires laissent également supposer que les fluctuations inter-annuelles d'abondance des serranidés et par conséquent de la pression de prédation sur les reproducteurs, seraient les plus déterminantes sur le niveau annuel des stocks.

## Conclusion

Cette étude des fluctuations de l'environnement physique et du contexte plurispécifique n'apporte certes pas toutes les réponses au problème de la variabilité des stocks de poulpes en Afrique de l'Ouest, mais fournit des éléments essentiels de compréhension de leur dynamique spatio-temporelle. L'environnement serait un facteur clé de la variabilité des stocks, en particulier au Sénégal où de fortes relations abondance-environnement ont été mises en évidence. En ce qui concerne l'apparition massive de la ressource au large des côtes ouest-africaines, il semble qu'il n'y ait pas un événement prévalent mais un ensemble de circonstances favorables dont a pu bénéficier cette espèce largement opportuniste. L'hypothèse environnementale d'un effet seuil de l'intensité de l'upwelling associée à l'hypothèse d'interaction plurispécifique offre en effet un scénario cohérent pour comprendre la prolifération de cette espèce au large des côtes ouest-africaines (Faure, 2000). D'une part, l'exploitation intense des poissons démersaux dans ces régions serait à l'origine d'une réduction importante de la pression de prédation sur les populations de poulpes. D'autre part, des conditions environnementales propices auraient permis d'assurer un bon recrutement.

Les fluctuations environnementales (upwelling, turbulence, rétention côtière et température) ont permis d'expliquer en partie la variabilité inter-annuelle de l'abondance des populations de poulpe, leur répartition spatiale le long du littoral et leur stratégie saisonnière de reproduction (Faure, 2000). Le niveau du stock dépendrait essentiellement de l'état de l'équilibre entre les processus d'enrichissement trophique, de concentration et de rétention côtière durant le stade paralarvaire. Ce rôle déterminant des conditions environnementales sur le niveau du stock de poulpe a été confirmé récemment par l'explosion démographique considérable des populations qui a eu lieu au Sénégal l'été 1999 alors que des conditions exceptionnelles auraient été observées durant la saison d'upwelling (conditions proches de celles qualifiées d'optimales pour le recrutement dans nos analyses). La caractérisation de la variabilité de l'environnement physique à l'aide d'indices fiables et précis issus des traitements des images de champ thermiques satellites de la surface de la mer, a été d'une grande utilité en permettant de localiser et de quantifier dans le temps et dans l'espace le processus de rétention côtière qui était généralement évoqué comme un processus clé (Sinclair, 1988 ; Bakun, 1996) mais rarement quantifié.

Les variations d'une année sur l'autre de la pression de prédation sur les reproducteurs par les gros poissons tels les serranidés, pourraient également influencer l'abondance annuelle du stock de poulpes.

Même si de nombreuses caractéristiques biologiques distinguent le poulpe commun des poissons pélagiques, les facteurs clés du déterminisme du recrutement du poulpe sont finalement relativement semblables à ceux des principales populations de petits pélagiques de ces mêmes zones (Cury et Roy, 1989 ; Faure et Cury, 1998). Cette similitude résulte principalement de l'existence commune d'un stade larvaire planctonique dont la survie, très dépendante des conditions du milieu, est la principale source de variation du recrutement.

## Bibliographie

- BAILEY K. M., HOUE E. D., 1989 — Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv. Mar. Biol.*, 25 : 1-82.
- BAKUN A., 1996 — *Patterns in the ocean. Ocean processes and marine populations dynamics.* California Sea Grant/CIB, 323 p.
- BOYLE P.R., 1990 — Cephalopod biology in the fisheries context. *Fish. Res.*, 8 (4) : 303-321.
- BOYLE P.R., BOLETZKY S.V., 1996 — Cephalopod populations : Definition and dynamics. *Phil. Trans. R. So., Lond.* : 985-1002.
- BRAVO DE LAGUNA J., 1989 — « Managing an international multispecies fishery: The Saharan trawl fishery for cephalopods ». In CADDY J. F. (ed.): *Marine invertebrate fisheries: their assessment and management.* New York, Wiley Interscience : 591-612.
- BREIMAN L., FRIEDMAN J. H., 1985 — Estimating optimal transformations for multiple regression and correlation. *J. Am. Stat. Ass. (USA)*, 80 (391) : 580-619.
- CADDY J. F., 1981 — *Quelques caractéristiques de l'aménagement des stocks de céphalopodes au large de l'Afrique de l'Ouest. Les pêches dans l'Atlantique Centre-Est.* Copace/Tech/81/37 (FR), 33 p.
- CADDY J. F., 1983 — « The cephalopods : Factors relevant to their population dynamics and to the assessment and management of stocks ». In: CADDY J. F. (ed.): *Advances in assessment of world cephalopod resources.* FAO Fish. Tech. Pap., 231 : 416-452.
- Copace, 1997 — *Rapport du groupe de travail ad hoc sur les céphalopodes.* FAO, Copace/ Pace Séries 97/63, 103 p.
- CURY P., ROY C., 1989 — Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 46 : 670-680.
- CUSHING D.H., 1975 — The natural mortality of the plaice. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 36 : 150-157.
- DEMARCO H., FAURE V., 2000 — Coastal upwelling indexes and associated indices derived from satellite SST. Application to *Octopus vulgaris* recruitment. *Oceanol. Acta*, 23 (4) : 391-408.
- EL GHARBI R., IDELHAJ A., 1986 — *Caractéristiques bio-économiques et évolution récente de la pêche marocaine aux céphalopodes.* Copace/Tech/86/73.
- FAURE V., CURY P., 1998 — « Pelagic fisheries and environmental constraints in upwelling areas : how much is possible? » In: DURAND M.H., CURY P., MENDELSSOHN P., ROY C., BAKUN C., PAULY D. (eds): *Global versus local changes in upwelling systems.* Paris, Orstom : 391-407.
- FAURE V., 2000 — *Dynamiques spatiale et temporelle des populations de poulpes (Octopus vulgaris) en Afrique de l'Ouest: Influence des fluctuations environnementales et des relations interspécifiques.* Thèse doc., univ. Montpellier-II, 403 p.
- FAURE V., INEJH C.A., DEMARCO H., CURY P., 2000 — Octopus recruitment success and retention processes in upwelling areas: The example of the Arguin bank (Mauritania). *Fish. Oceanogr.*, 4 (9) : 343-355.

- FERNANDEZ-NUNEZ M.M.,  
HERNANDEZ-GONZALEZ C.L.,  
RAYA C.P., BALGUERIAS E., 1996 —  
Reproductive biology of *Octopus  
vulgaris* Cuvier, 1797 from north-  
western African coast (21 °N-26 °N).  
*ICES CM 1996/K:15*.
- GASCUEL D., THIAM M., 1993 —  
« Évolution de l'abondance  
des ressources démersales  
sénégalaises : estimation par  
modélisation linéaire des PUE ». *In*:  
BARRY-GÉRARD M., DIOUF T.,  
FONTENEAU A. (éd.) : *L'évaluation des  
ressources exploitables par la pêche  
artisanale sénégalaise*. Paris,  
Orstom éditions, Colloques et  
séminaires, Tome 2 : 191-213.
- HASTIE T. J., TIBSHIRANI R. J., 1990 —  
« Monographs on statistics  
and applied probability 43 ». *In*  
CHAPMAN & HALL :  
*Generalized additive model*, 335 p.
- LASKER R., 1975 —  
Field criteria for survival of anchovy  
larvae: the relation between inshore  
chlorophyll maximum layers  
and successful first feeding.  
*Fish. Bull.*, 73: 453-462.
- PEREIRO J. A.,  
BRAVO DE LAGUNA J., 1980 —  
*Dynamique des populations  
et évaluation des stocks de poulpes  
de l'Atlantique Centre-Est*.  
Copace/Pace Series, 18 : 57 p.
- SANCHEZ P., MARTIN P., 1993 —  
Population dynamics of the exploited  
cephalopod species of the Catalan  
Sea (NW Mediterranean). *Scientia  
Marina*, 57 (2-3): 153-159.
- SANDON Y., 1998 —  
*L'effort effectif exercé sur le poulpe  
(Octopus vulgaris) par la pêche  
sénégalaise*. Mémoire Spécialisation  
(halieutique), École Natio.  
Sup. Agro. Rennes, 86 p.
- SAVILLE A., 1987 —  
« Comparisons between cephalopods  
and fish of those aspects of the  
biology related to stock  
management ». *In*: BOYLE P. R. (ed.):  
*Cephalopod life cycles, vol. 2,  
Comparative review: 277-290*.
- SINCLAIR M., 1988 —  
*Marine populations: an essay  
on population regulation  
and speciation*. Seattle University,  
Washington press, 252 p.
- SY MOUSSA H.,  
TCHERNICHOV P.P., 1985 —  
Influence des conditions thermiques  
sur le rendement de la pêche  
aux poulpes (*Octopus vulgaris*)  
dans la région du Cap Blanc.  
*Bull. CNROP Nouadhibou*, 13: 85-92.
- VECCHIONE M., 1987 —  
« Juvenile ecology ». *In*: BOYLE P.R.  
(ed.): *Cephalopod life cycles*, London  
Academic press: 61-84.
- VILLANUEVA R., NOZAIS C.,  
BOLETZKY S.V., 1995 —  
The planktonic life of octopuses.  
*Nature*, 77 : 106-107