



**HAL**  
open science

## SEPIA OFFICINALIS DE LA MER CATALANE

Katharina Mangold

► **To cite this version:**

Katharina Mangold. SEPIA OFFICINALIS DE LA MER CATALANE. Vie et Milieu , 1966, pp.961-1012. hal-02946073

**HAL Id: hal-02946073**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02946073v1>**

Submitted on 22 Sep 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**SEPIA OFFICINALIS**  
**DE LA MER CATALANE**

par Katharina MANGOLD (1)

**SOMMAIRE**

INTRODUCTION GÉNÉRALE .....	962
HISTORIQUE .....	964
<i>SEPIA OFFICINALIS</i> DE LA MER CATALANE .....	967
A) INTRODUCTION .....	967
B) DISTRIBUTION ANNUELLE, MATURATION SEXUELLE ET STRUCTURE DU SÉPION .....	970
C) SEICHES MÉDITERRANÉENNES ET SEICHES ATLANTIQUES ..	976
D) LA CROISSANCE DU SÉPION ET LA TRANSFORMATION DES SEICHES .....	979
1. Modes théoriques de la transformation .....	981
2. La transformation de la population (transformation générale) .....	985
3. La transformation individuelle .....	987
4. Le nombre de stries d'accroissement .....	988
5. La croissance du sépion .....	992
E) MATURATION SEXUELLE ET CROISSANCE DU SÉPION .....	998
1. Femelles .....	998
2. Mâles .....	1002
DISCUSSION .....	1005
RÉSUMÉ .....	1009
SUMMARY .....	1010
ZUSAMMENFASSUNG .....	1010
BIBLIOGRAPHIE .....	1011

(1) Ce travail est respectueusement dédié au Dr J. VERWEY, Directeur du Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Den Helder, à l'occasion de son 65<sup>e</sup> anniversaire.

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'unité de l'espèce linnéenne, *Sepia officinalis*, a été contestée pour la première fois par LAFONT, en 1868. Dès lors, la question de la spéciation de la Seiche commune a été traitée par de nombreux auteurs préoccupés de problèmes d'évolution. Les uns ont soutenu l'hypothèse énoncée par LAFONT, à savoir que *Sepia officinalis* est en réalité une espèce composée de plusieurs sous-espèces; d'autres, au contraire, ont affirmé l'existence d'une seule et unique espèce. Mais la question n'a pas été résolue d'une façon définitive.

Lors de notre étude sur la biologie des Céphalopodes de la Mer catalane, nous avons été confrontée rapidement avec ce problème. Nous sommes finalement arrivée à la conclusion qu'en Méditerranée, il n'existe qu'une seule espèce de *Sepia officinalis*. Dans le présent travail, nous tâcherons d'expliquer les raisons qui nous ont amenée à ce résultat.

Toutes les discussions sur la formation et l'existence de sous-espèces ou de races de *Sepia officinalis* portent sur la structure du sépion. C'est, en effet, le seul organe qui présente, à prime abord, des différences entre les sous-espèces (ou les races). Nous rappelons brièvement sa structure.

La face dorsale du sépion est constituée d'une mince lame calcaire très dure, d'aspect granuleux (fig. 1, B); elle se termine à l'extrémité postérieure par une pointe plus ou moins forte, le rostre. La partie postérieure de la face dorsale est couverte d'une fine couche chitineuse.

La face ventrale (fig. 1, A) se compose d'un tissu plus mou. Elle est formée par de nombreux feuilletts calcaires aérifiés. Ces feuilletts ou plaques, soutenus par des trabécules, ne se recouvrent pas entièrement à l'extrémité postérieure. Chaque plaque déposée correspond à une strie, dite strie d'accroissement. La partie striée de la face ventrale est, par conséquent, composée de l'affleurement de toutes les plaques calcaires; la partie lisse, elle, représente la dernière plaque dont la limite postérieure forme nécessairement la limite antérieure de la partie striée (fig. 1, A).

La croissance du sépion ne peut se faire que par la partie lisse, c'est-à-dire, par le dépôt continu de feuilletts calcaires, marqué chacun par une strie sur la face ventrale. Les feuilletts sont sécrétés par l'épithélium de la cavité coquillière. Cet épithélium sécréteur des plaques calcaires croît à l'extrémité antérieure et se résorbe à son extrémité postérieure, ce qui mène à un recouvrement incomplet des feuilletts. La relation des longueurs de la partie lisse et de la

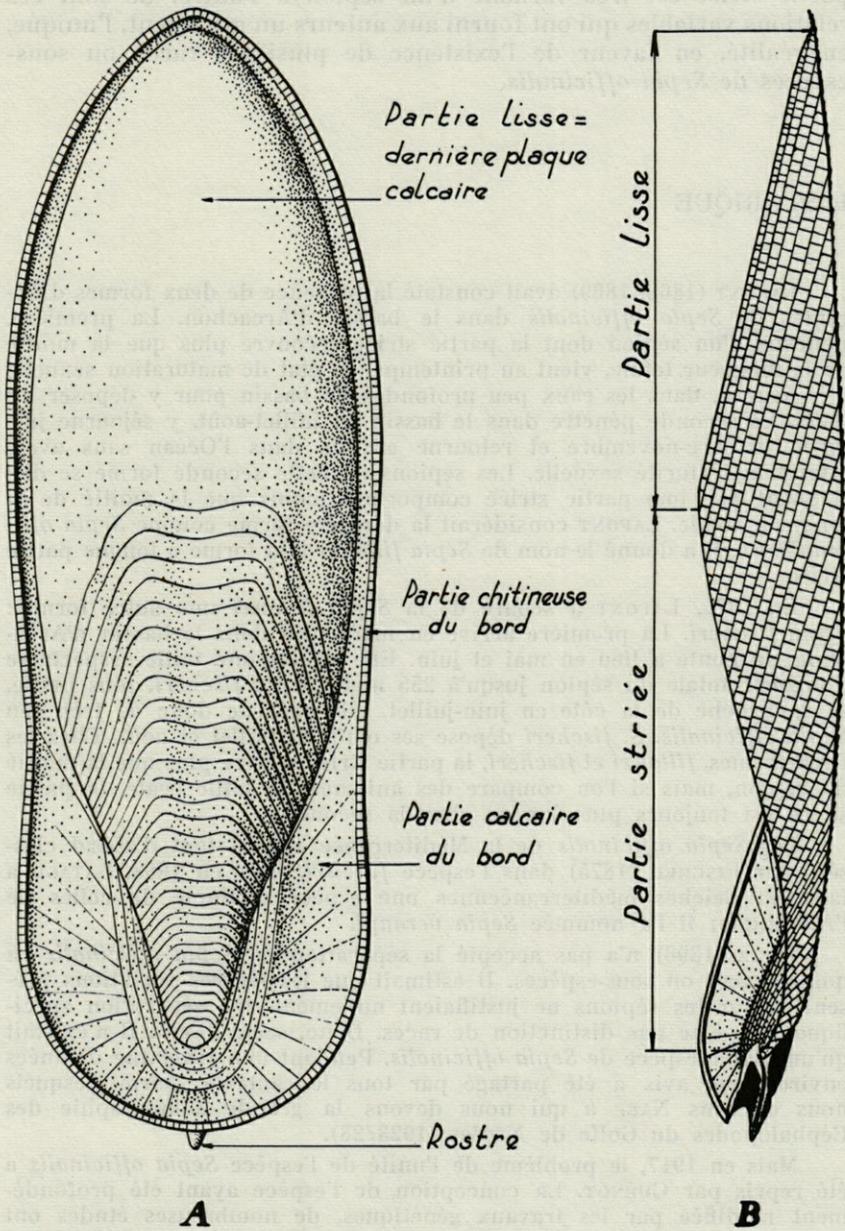


FIG. 1. — *A*, siphon vu par la face ventrale; *B*, coupe longitudinale du siphon.

partie striée est très variable d'un sépion à l'autre. Ce sont ces relations variables qui ont fourni aux auteurs un argument, l'unique, en réalité, en faveur de l'existence de plusieurs races ou sous-espèces de *Sepia officinalis*.

## HISTORIQUE

LAFONT (1868, 1869) avait constaté la présence de deux formes différentes de *Sepia officinalis* dans le bassin d'Arcachon. La première, pourvue d'un sépion dont la partie striée recouvre plus que la moitié de la longueur totale, vient au printemps, en état de maturation sexuelle très avancé, dans les eaux peu profondes du bassin pour y déposer les œufs. La seconde pénètre dans le bassin en juillet-août, y séjourne jusqu'en octobre-novembre et retourne ensuite dans l'Océan sans avoir atteint la maturité sexuelle. Les sépions de cette seconde forme se distinguent par une partie striée comportant moins que la moitié de la longueur totale. LAFONT considérait la dernière forme comme *Sepia officinalis* s.s. Il a donné le nom de *Sepia fillouxi* à la forme à longue partie striée.

En 1871, LAFONT a séparé de la *Sepia fillouxi* une autre forme : *Sepia fischeri*. La première arrive en mars-avril dans le bassin d'Arcachon, sa ponte a lieu en mai et juin. Elle atteint une taille respectable (longueur totale du sépion jusqu'à 255 mm). *Sepia fischeri*, plus petite, se rapproche de la côte en juin-juillet, elle précède donc de très peu *Sepia officinalis*. *S. fischeri* dépose ses œufs en juillet et août. Chez les deux formes, *fillouxi* et *fischeri*, la partie striée couvre plus que la moitié du sépion, mais si l'on compare des animaux de taille égale, la partie striée est toujours plus longue chez la seconde.

Les *Sepia officinalis* de la Méditerranée étaient tout d'abord classées par FISCHER (1875) dans l'espèce *fillouxi*. Mais en 1888, LATAGU a fait des Seiches méditerranéennes une espèce distincte de celles de l'Atlantique; il l'a nommée *Sepia veranyi*.

JATTA (1896) n'a pas accepté la séparation de *Sepia officinalis* en quatre races ou sous-espèces. Il estimait que les légères variations présentées par les sépions ne justifiaient nullement une séparation spécifique ou même une distinction de races. Donc, selon JATTA, il n'existait qu'une seule espèce de *Sepia officinalis*. Pendant une vingtaine d'années environ, cet avis a été partagé par tous les auteurs, parmi lesquels nous citerons NAEF à qui nous devons la grande Monographie des Céphalopodes du Golfe de Naples (1923/28).

Mais en 1917, le problème de l'unité de l'espèce *Sepia officinalis* a été repris par CUÉNOT. La conception de l'espèce ayant été profondément modifiée par les travaux génétiques, de nombreuses études ont vu le jour, tendant toutes à démontrer qu'une espèce considérée jusqu'alors comme uniforme, était en réalité composée de plusieurs sous-espèces.

Les différentes formes de *Sepia officinalis* décrites par LAFONT ont apparemment fourni un matériel de choix pour appuyer cette nouvelle conception de l'espèce. CUÉNOT a donc essayé de prouver qu'il existe chez les Mollusques également des espèces que l'on croyait unifiées et qui, en réalité, enfermeraient plusieurs espèces naissantes.

CUÉNOT confirmait les résultats acquis par LAFONT, à savoir que les trois espèces atlantiques se distinguent morphologiquement par la relation de la longueur des parties striée et lisse du sépion ainsi que par la taille maximale que chacune peut atteindre. Ethologiquement, les animaux diffèrent par le moment de l'immigration dans les eaux côtières et par la période de reproduction.

CUÉNOT a apporté des précisions. Les différences que présentent les sépions ne se manifestent qu'à partir d'une certaine longueur, voire d'un certain âge. Les *fischeri* peuvent être séparées des *officinalis* à partir d'une longueur de 76 mm, les *fillouxi* à partir de 97 mm.

Si les résultats auxquels est arrivé CUÉNOT coïncident avec ceux obtenus par LAFONT, l'interprétation qui leur a été donnée par ces deux auteurs, n'était pas la même. En effet, LAFONT pensait que les trois Seiches sont des espèces complètement séparées, alors que CUÉNOT les considérait comme affiliées, la forme nodale étant *Sepia officinalis*, *Sepia fillouxi* et *Sepia fischeri* se présentent comme des espèces naissantes. Pour LAFONT, l'évolution des trois espèces était accomplie.

Quelques années plus tard, en 1927, CUÉNOT a réuni *Sepia fischeri* et *Sepia fillouxi* dans une même espèce. Désormais, il n'en distinguait plus que deux : *Sepia fillouxi* et *Sepia officinalis*. En outre, il précisait alors, que toutes les conditions étaient requises pour faire de *Sepia officinalis* et *Sepia fillouxi* de vraies espèces et non seulement des espèces naissantes.

Indépendamment des travaux de CUÉNOT dont il n'avait pas connaissance, GRIMPE (1925) a été amené à la même conclusion, à savoir que *Sepia officinalis* est représentée, dans la Mer du Nord, par deux races (GRIMPE parlait de races et non pas d'espèces). La première correspond à *Sepia fillouxi*, elle pond en été. La seconde qui ressemble à *Sepia officinalis*, se reproduit en hiver. GRIMPE attribuait le dimorphisme des sépions au fait que le développement postembryonnaire des animaux nés en été ou en hiver a lieu à des conditions fort différentes.

Dans son travail sur les Céphalopodes recueillis par le Navire-école belge, le « Mercator », sur la côte africaine, ADAM (1941) a consacré un important chapitre à la distribution géographique des différentes formes de *Sepia officinalis*. La côte atlantique de la France est fréquentée par deux formes : *Sepia officinalis* et *fillouxi*, mais elles ne s'y trouvent pas à la même période de l'année. La mer du Nord semble être habitée, toujours selon ADAM, par la seule *Sepia fillouxi*. Sur la côte occidentale de l'Afrique, ADAM a noté la présence d'au moins trois formes de *Sepia* (*Sepia officinalis*, *S. hierredda*, *S. vermicularis*) qui affectionnent des régions différentes. Cependant, à la limite des aires de répartition de deux d'entre elles, l'existence de formes intermédiaires suggère la possibilité d'un croisement (*Sepia officinalis* × *S. hierredda*). L'Atlantique est, par conséquent, peuplé de quatre formes de Seiches. ADAM, à l'encontre de la plupart des auteurs qui avaient érigé ces formes en

espèces, leur a donné la valeur systématique de races géographiques puisqu'elles se trouvent ou bien dans des régions différentes, ou bien dans la même région mais à diverses périodes de l'année. De ces quatre races, deux sont susceptibles, d'après ADAM, d'habiter la Méditerranée. Ce sont *Sepia officinalis* et *Sepia fillouxi*. La première est caractérisée par une courte partie striée, la seconde est une race de grande taille dont la partie striée couvre plus que la moitié de la longueur totale du sépion.

En 1933, CUÉNOT a publié une étude sur les *Sepia officinalis* de la Méditerranée. L'auteur avait pu constater l'existence de deux formes distinctes dans cette mer. Une première, à longue partie striée, correspond à la *fillouxi* de l'Atlantique; elle a été nommée forme A. La seconde, la forme B, à courte partie striée, diffère un peu de *Sepia officinalis* de l'Océan. Notons encore que dans ce dernier travail, CUÉNOT n'attribuait plus aucune importance à la valeur systématique donnée à ces différentes formes; on pouvait les ériger en espèces autonomes, espèces naissantes ou formes saisonnières (Saisonformen des auteurs allemands).

En 1938, l'espèce *veranyi*, créée par LATAGU et abandonnée par la suite, a été réhabilitée par COZZI. L'auteur estimait que les différences entre les animaux de la Mer tyrrhénienne, possédant tous un sépion à longue partie striée, et les *Sepia fillouxi* de l'Atlantique, justifiaient largement une séparation spécifique. Ceci fut, à notre connaissance, le dernier essai de placer les Seiches méditerranéennes dans une espèce distincte de celles de l'Atlantique.

Nous trouvons encore quelques indications sur la relation de la partie striée et de la partie lisse dans un travail de SAVASTANO (1927) qui étudiait les caractères sexuels secondaires chez *Sepia officinalis* et *Sepia orbignyana* de la région de Catania (Sicile). Les *Sepia officinalis* récoltées entre août et octobre, et dont la longueur ne dépassait pas 60 mm, appartenaient au type A, alors que les plus grandes, récoltées pendant la même période, étaient du type B. A taille égale, la partie striée des mâles est plus longue que celle des femelles, fait que SAVASTANO interprétait précisément comme un caractère sexuel secondaire.

Les travaux les plus approfondis sur la *Sepia officinalis* de la Méditerranée sont dus à GHIRARDELLI (1947, 1950). L'auteur s'est consacré plus spécialement à l'étude des animaux de l'Adriatique moyenne. Pendant trois années consécutives, GHIRARDELLI a constaté que les Seiches qui apparaissent les premières, au printemps, dans les eaux peu profondes, sont de taille très variable. Vers l'été, la population devient plus homogène par la disparition continue des animaux de grande taille. L'auteur a proposé deux explications : ou bien, la diversité de la taille est en relation avec l'âge — les animaux les plus âgés arrivent les premiers, accompagnés de quelques exemplaires plus jeunes, et se retirent également les premiers, ou bien, deux populations génétiquement différentes viennent dans les eaux côtières. La population constituée de Seiches de grande taille retournerait avant l'autre vers les fonds plus importants. Cependant, les années suivantes, les animaux de juin-juillet étaient de tailles aussi diverses que ceux du printemps. Les deux hypothèses étaient donc désormais dénuées de fondement. Nous aurons l'occasion de revenir sur les observations relatées par l'auteur italien.

Dans son travail de 1950, GHIRARDELLI a repris à son compte la discussion des théories de CUÉNOT. Une première hypothèse, à savoir que la différence de la longueur de la partie striée pourrait s'expliquer par le fait que les Seiches qui se rassemblent à un certain endroit sur la côte, proviennent de diverses régions, fut rapidement écartée. L'auteur s'est ensuite penché sur le problème de la croissance du sépion et de l'action probable de celle-ci sur l'étendue de la partie striée. 344 mâles et 303 femelles, récoltés entre avril et juillet, ont été examinés. Tous ces animaux appartenaient au type A. La partie striée des Seiches pêchées entre le 15 mai et le 15 juin était relativement plus grande que celle des animaux récoltés en avril. L'auteur en tirait la conclusion que la longueur relative de la partie striée augmente au fur et à mesure que le sépion croît. Cependant, si l'on dresse un graphique en inscrivant sur l'abscisse la longueur totale du sépion et sur l'ordonnée la longueur relative de la partie striée, on voit immédiatement que cette dernière peut comporter toutes les valeurs comprises entre 50 et 70 % pour toutes les longueurs du sépion. Le coefficient de corrélation est donc très éloigné de la valeur de 1. Malgré cette multitude de relations possibles, GHIRARDELLI était persuadé que l'étendue de la partie striée dépend de la croissance et par conséquent de l'âge de l'animal. A partir d'une certaine longueur (125 mm env.), la relation entre la longueur du sépion et celle de la partie striée se stabiliserait.

GHIRARDELLI avait en outre récolté des Seiches du type B, à 10 milles de la côte, en septembre. Elles étaient toutes de petite taille. Il s'agissait, selon l'auteur, des Seiches nées les premières, la même année. GHIRARDELLI concluait qu'il faudrait trouver des Seiches B de toutes les tailles et pendant toute l'année, qu'il faudrait en plus découvrir leur ponte pour affirmer qu'il existe réellement deux races (ou sous-espèces) de *Sepia officinalis* dans l'Adriatique. Au demeurant, une hypothèse s'imposait : les Seiches B sont les stades non mûrs des Seiches A.

Les nombreux travaux consacrés au problème des races de *Sepia officinalis* n'avaient donc pas abouti à une solution définitive. Au cours de nos recherches sur la biologie des Céphalopodes de la Mer catalane, nous avons eu l'occasion de récolter un très important matériel de *Sepia officinalis* pendant huit années consécutives. Il nous a paru utile de reprendre la question.

## SEPIA OFFICINALIS DE LA MER CATALANE

### A) INTRODUCTION

Pour bien préciser le point de départ de notre étude, il faut revenir un instant aux travaux de CUÉNOT, et en particulier aux observations faites sur les Seiches méditerranéennes, observations que l'auteur a interprétées à la lumière de ses résultats d'Arcachon.

Les Seiches du Golfe de Gascogne, extérieurement toutes identiques, se divisent en deux groupes qui se distinguent morphologiquement par la structure du sépion et par la taille maximale. La forme *fillouxi* que CUÉNOT appelait plus tard la forme A, à longue partie striée, quitte les fonds de l'Océan en janvier-février et se dirige vers la côte. De nombreuses Seiches pénètrent dans le bassin d'Arcachon à partir de mi-mars jusqu'en juillet. La ponte commence fin avril et se termine début août. En août et septembre, les Seiches A quittent le bassin. Aucune Seiche du type B ne se trouve dans les eaux côtières au printemps. Elles entrent dans le bassin en juillet et août, y séjournent jusqu'en octobre et retournent ensuite dans l'Océan, leurs organes génitaux étant plus ou moins développés. Les mâles ont, en partie, des spermatophores, mais les femelles, bien que leurs glandes nidamentaires soient déjà assez volumineuses, n'ont encore que des œufs de très petite taille.

Le matériel récolté par les chalutiers en hiver dont disposait CUÉNOT, n'était pas très abondant. Les Seiches du type A étaient presque mûres, parmi les B, les mâles avaient des spermatophores alors que les femelles n'avaient que des œufs peu développés. La ponte de la forme B n'avait jamais été trouvée. CUÉNOT supposait qu'elle devait avoir lieu entre décembre et mars, en février probablement.

L'auteur excluait la possibilité d'une transformation du sépion A en sépion B, une fois la période de reproduction passée. La théorie, suivant laquelle les deux types de Seiches sont des formes réellement distinctes (le dimorphisme du sépion ne pouvait donc pas être interprété comme étant en relation avec l'âge ou comme effet d'un changement saisonnier), semblait être confirmée par l'absence de passages insensibles entre les deux formes. Toutefois, CUÉNOT admettait que les deux formes ne pouvaient être séparées qu'à partir d'une certaine longueur, voire d'un certain âge, toutes les jeunes Seiches appartenant au type B.

En 1925, GRIMPE signalait non seulement l'existence, dans la Mer du Nord, de deux races de *Sepia officinalis*, mais encore celle de deux formes d'un autre Céphalopode, *Alloteuthis subulata*. Pour ce dernier, l'auteur distinguait une forme *typica* qui pond fin juin et une forme *autumnalis* qui se reproduit en septembre-octobre. La théorie de CUÉNOT de la formation d'espèces par décalage de la période de ponte, chez les Céphalopodes, se trouvait fortement appuyée par la découverte de GRIMPE.

Nous n'avions donc, *a priori*, aucune raison de douter de l'existence de deux races de *Sepia officinalis* en Méditerranée (1). Lorsque l'on compare, comme l'avait fait CUÉNOT, les sépions des animaux pris dans les nasses au printemps et en été à ceux des

(1) C'est pour nous un devoir très agréable de remercier M. M. GALANGAU, aide technique spécialisé au Laboratoire Arago. C'est grâce à son dévouement, son aide constante et efficace que nous avons pu mener à bien ce travail. M. GALANGAU, observateur averti, n'a jamais cru à l'existence de deux races ou espèces de *Sepia officinalis* en Méditerranée.

Seiches pêchées au chalut en automne, on est frappé par une différence qui semble être trop importante pour que l'on envisage la transformation d'un type de sépion dans l'autre. L'idée qui s'impose tout naturellement est celle de l'existence de deux races ou de deux espèces (fig. 2).

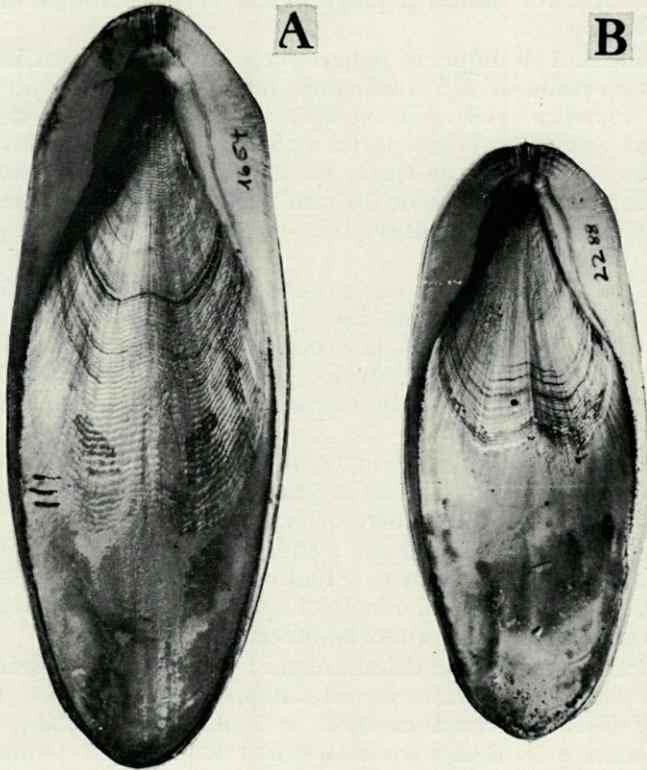


FIG. 2. — A, sépion d'une Seiche A, mûre, prise le 9 mai 1956, longueur 183 mm; B, sépion d'une Seiche B, non mûre, récoltée le 18 octobre 1957, longueur 141 mm.

Des observations minutieuses ont cependant révélé que les Seiches se transforment du type B en type A entre novembre et avril, au fur et à mesure que la maturation de leurs gonades progresse. Ceci est surtout valable pour les femelles, car, comme CUÉNOT l'avait remarqué justement, les mâles B, récoltés en hiver, sont pourvus de spermatophores quand ils ont atteint une certaine taille. Mais pendant huit années de recherches, nous n'avons jamais trouvé une femelle mûre qui soit encore au stade B.

La partie striée des sépions recueillis en octobre recouvre 45,9 % de la longueur de la partie lisse et de la partie striée (1). En novembre, elle a atteint 47,3 %, en décembre, elle est presque aussi longue que la partie lisse, en janvier et surtout à partir de février, elle est plus longue que la partie lisse. Ce processus de la transformation du sépion B en sépion A est réalisé chez les animaux de toutes les tailles, à partir d'une certaine longueur minimale (p. 343).

Le tableau 1 indique le pourcentage de la partie striée pour les classes de taille de 115 à 235 mm, pendant la période de transformation (octobre-avril). Un exemple : les Seiches de la classe de 125 mm en octobre ont une partie striée de 45,0 %. En novembre, nous les retrouvons dans la classe de taille de 135 mm — en admettant un taux de croissance de 10 mm par mois — avec une partie striée de 47,9 %. En décembre, celle-ci aura 48,7 % et en janvier 50,8 %.

En février, les Seiches ont atteint une longueur de 165 mm, la partie striée recouvre alors bien plus que la moitié de la longueur du sépion (58,6 %). Si la croissance mensuelle n'était d'ailleurs que de 5 mm ou, au contraire, de 20 mm, l'augmentation de la longueur relative de la partie striée est toujours aussi nette pour toutes les classes de taille.

Une fois la certitude de la transformation des Seiches B en Seiches A acquise, le problème n'était pas pour autant résolu, il se posait simplement d'une autre façon.

La période pendant laquelle s'effectue la transformation, peut légèrement varier d'une année à l'autre. En 1955, p. ex., les premières Seiches A n'ont été récoltées qu'en décembre, alors qu'en 1957, la transformation avait commencé fin septembre.

L'hypothèse émise par GHIRARDELLI : les formes B représentant les stades jeunes des formes A, est valable, mais dans une mesure assez restreinte. La transformation se réalise, en principe, à tous les âges comme le démontre clairement la figure 3 (courbes de fréquence de taille des formes A et B).

## B) DISTRIBUTION ANNUELLE, MATURATION SEXUELLE ET STRUCTURE DU SÉPION

Un fait cependant semble être acquis : la structure du sépion est en relation avec l'état des gonades. Elle dépendrait donc de

(1) La longueur de la partie striée sera toujours exprimée en % de la longueur de la partie lisse et de la partie striée et non pas en % de la longueur totale du sépion. La valeur de 52-53 % de la partie striée correspond à 50 % de la longueur totale.

TABLEAU 1

*Pourcentage de la partie striée du sépion des Seiches de 115 à 235 mm,  
récoltées entre octobre et avril (valeurs moyennes de huit ans)*

Classe	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février	Mars	Avril
115	44,9	45,1	45,4	49,2	50,2	54,1	57,1
125	45,0	45,0	45,6	48,4	50,0	51,6	57,4
135	46,2	47,9	48,0	51,0	53,9	55,7	57,0
145	45,3	48,5	48,7	51,2	57,7	54,4	61,6
155	44,7	47,3	49,9	50,8	56,8	59,7	61,0
165	45,1	47,3	50,2	53,7	58,6	60,3	60,3
175	44,7	45,8	49,8	53,4	56,3	61,8	61,9
185	44,0	46,6	50,5	53,3	56,8	58,4	61,7
195	44,5	48,0	51,6	52,9	56,1	58,5	64,9
205	43,1	44,7	48,9	50,8	57,3	54,2	61,3
215	41,5	46,3	48,8	49,0	58,4	56,0	56,6
225		45,9	49,0	49,7	53,8	55,0	
235			46,3			58,7	

leur cycle saisonnier. Le présent chapitre traitera des déplacements qu'effectuent les *Sepia officinalis* dans la région de pêche de Port-Vendres (MANGOLD-WIRZ, 1963), de la maturation sexuelle et, très brièvement, de la structure du sépion.

### Janvier

Pendant ce mois, les Seiches de taille moyenne et grande se tiennent sur des fonds de 30 à 80 mètres. Les mâles ont presque tous la poche de Needham emplie de spermatophores. Par contre, peu de femelles sont mûres, elles ont, en majorité, des œufs de taille moyenne.

Chez *Sepia officinalis*, la taille des œufs que nous distinguons correspond aux diamètres suivants (MANGOLD-WIRZ) :

— femelles non mûres et avec de très petits œufs	jusqu'à 2,0 mm
— femelles avec de petits œufs .....	2,1 - 4,0 mm
— femelles avec des œufs moyens .....	4,1 - 6,0 mm
— femelles avec de grands œufs .....	6,1 - 8,0 mm

Les quelques femelles aptes à se reproduire ont des glandes nidamentaires pleinement développées et leur ovaire est gonflé d'œufs lisses. Vers la fin de ce mois, on récolte exceptionnellement de petites pontes, dont les œufs, dans la plupart des cas, ne se développent pas.

61,8 % de mâles et 69,0 % de femelles appartiennent au type A (moyenne de huit ans). Les animaux à parties striée et lisse sub-égales sont assez nombreux. Les sépions B prédominent chez les animaux de 100 mm de longueur et chez les très grands exemplaires (tableau 1).

La longueur relative de la partie striée pour l'ensemble des Seiches récoltées en janvier est de 51,1 %.

### Février

Au cours de ce mois, les plus grandes Seiches viennent tout près du rivage. Les mâles devancent les femelles de quelques jours. Mâles et femelles pris très près de la côte sont parfaitement mûrs. Les animaux de taille moyenne se trouvent un peu plus éloignés du bord, entre 20 et 60 mètres de profondeur.

Sur des fonds allant de 50 à 80 mètres finalement, on pêche de petites Seiches aux gonades faiblement développées qui, le mois précédent, vivaient dans des eaux plus profondes, sur les fonds détritiques du large.

Les mâles sont mûrs à partir d'une longueur de 90 à 100 mm; les femelles à partir de 140 à 150 mm.

69,5 % de mâles et 65,6 % de femelles récoltés en février ont des sépions à longue partie striée. L'augmentation du nombre de femelles B par rapport à janvier est due à la présence d'animaux de petite taille, non mûrs, et parmi lesquels les femelles B sont plus nombreuses que les mâles B. Les sépions des animaux moyens et grands ainsi que ceux des très petits (en dessous de 40 mm) sont du type A. La longueur moyenne de la partie striée de tous les animaux récoltés en février est de 53,6 %.

### *Mars*

Les animaux de taille moyenne se sont également rapprochés de la côte. Les mâles sont mûrs, les femelles les moins avancées ont de grands œufs.

Les petites Seiches qui appartenaient encore, en majeure partie, au type B le mois précédent, sont devenues presque toutes des Seiches A. Elles vivent sur des fonds de 20 à 60 mètres.

94,1 % des Seiches pêchées en mars sont du type A. La longueur de la partie striée a atteint 56,8 %.

### *Avril*

A partir de ce mois, les grandes Seiches sont prises dans les nasses que les pêcheurs immergent le long des côtes sableuses, à quelques mètres de profondeur. La quantité de Seiches pêchées par les chalutiers diminue sensiblement; les animaux se trouvent, en majorité, dans des eaux très côtières.

97 % des Seiches récoltées en avril sont du type A. La partie striée du sépion comporte 61,0 %.

Quelques individus d'une longueur de 60 à 90 mm environ, à gonades réduites, pris à une distance plus importante de la côte, sur le détritique du large, ont des sépions à courte partie striée.

### *Mai*

La taille moyenne des animaux qui vivent près du bord a sensiblement baissé par rapport au mois d'avril, fait qui s'accorde avec les premières observations de GHIRARDELLI (p. 966). Les très grands animaux qui ont déposé leurs œufs les premiers ont quitté les eaux littorales.

93,4 % des animaux récoltés en mai appartiennent à la catégorie A.

La partie striée comporte 63,3 %.

Sur les fonds détritiques du large on trouve, comme le mois précédent, des animaux de taille moyenne et petite, à gonades non développées.

### *Juin*

Les Seiches recueillies dans les nasses, particulièrement nombreuses ce mois, et au chalut côtier, sont de taille moyenne. Les grands animaux ont disparu des eaux littorales. Toutes les Seiches sont du type A, elles sont mûres ou en état de maturation très avancé.

La partie striée du sépion recouvre 64,4 %.

Les animaux à gonades réduites, décelés dès avril sur les fonds de 90 à 100 mètres, se rapprochent à leur tour de la côte. Leur nombre a augmenté. Signalons que les très petits parmi eux sont du type A, les autres, en tous 9 % des Seiches prises en juin, ont des sépions à courte partie striée.

### *Juillet*

Le nombre de mâles récoltés dans les nasses est à peu près trois fois supérieur à celui des femelles (1954 : 100 mâles pour 32 femelles; 1957 : 100 mâles pour 37 femelles; 1958 : 100 mâles pour 34 femelles, etc.). Les femelles quittent donc les eaux côtières avant les mâles.

La partie striée de ces animaux mûrs comporte 67,7 %. Les animaux à organes génitaux non développés constituent maintenant 13 % de la population. Ils remplacent peu à peu les animaux mûrs dans les eaux côtières. A l'exception des très petits, ils appartiennent à la catégorie B.

### *Août*

Au cours de ce mois, les dernières Seiches, venues vers la côte pour pondre, se retirent dans les eaux plus profondes. Leur taille moyenne a encore sensiblement baissé par rapport à juillet.

La partie striée de leur sépion est très longue, elle comporte 70 %.

Les Seiches du type B sont devenues plus nombreuses que les animaux mûrs. Elles sont à peu près de la même taille que ces derniers. Les plus grands parmi les mâles B ont des spermatophores en formation, alors que le développement des gonades des femelles n'est pas encore amorcé.

### *Septembre*

Les Seiches B constituent plus de 80 % de la population. On pêche accidentellement quelques exemplaires A qui ne se sont pas encore reproduits ou des animaux qui s'attardent dans les eaux littorales après la ponte.

Les mâles B les plus précoces ont des spermatophores en réserve. Chez les femelles, même les plus grandes, l'ovaire est encore minuscule alors que les glandes nidamentaires commencent à se développer.

La partie striée du sépion de ces animaux B comporte 45,1 %.

### *Octobre*

A partir de ce mois, les eaux côtières sont exclusivement peuplées par des animaux à gonades en voie de développement. Les plus précoces des femelles, fort rares encore, ont des œufs petits ou moyens.

6 % des animaux recueillis en octobre ont déjà atteint le stade A.

La longueur moyenne de la partie striée de tous les animaux est passée à 45,9 %.

### *Novembre*

Pendant ce mois, les Seiches sont récoltées sur des fonds de 30 à 70 mètres environ. Le pourcentage de mâles pourvus de spermatophores est le même que le mois précédent. Les femelles les plus avancées ont des œufs moyens ou grands.

Si les animaux appartiennent encore, en majeure partie, au type B, 18 % contre 6 % en octobre, se sont déjà transformés en animaux A.

La longueur de la partie striée a atteint 47,3 %.

### *Décembre*

Au début de ce mois, certaines années dès fin novembre, les Seiches se retirent sur les fonds détritiques du large. Plus de 80 % des mâles sont pourvus de spermatophores. Les femelles ont encore, en majorité, des œufs petits ou moyens, mais il y a déjà un nombre important avec de grands œufs.

36 % de mâles et 35 % de femelles se sont transformés en Seiches A. Il s'agit essentiellement d'animaux qui ont dépassé une longueur de 140 mm.

La longueur de la partie striée de l'ensemble des Seiches récoltées en décembre est de 49,7 %.

En résumé : les Seiches pénètrent dès février dans les eaux peu profondes où a lieu la ponte. Les individus de grande taille arrivent les premiers; les mâles devancent les femelles de quelques jours. Les animaux qui viennent vers la côte sont mûrs ou en état

de maturation très avancé. Les petites Seiches qui passent du stade B au stade A fin février ou au courant du mois de mars, et dont les gonades sont encore peu développées, se trouvent plus au large que les animaux mûrs.

Les plus grandes Seiches, après avoir pondu, quittent les eaux littorales dès fin avril. La longueur moyenne de la population diminue assez régulièrement jusqu'à la fin de la période de reproduction. L'activité reproductrice atteint son maximum en juin. En juillet et août, les dernières Seiches se retirent des eaux côtières; les femelles partent avant les mâles.

Toutes les Seiches qui se sont reproduites appartiennent, sans exception aucune, au type A.

Dès avril, mais surtout à partir de juin-juillet, des Seiches de petite taille du type B, à gonades non développées, pénètrent peu à peu dans les eaux côtières. Elles ne se rapprochent cependant jamais autant du rivage que les animaux qui se reproduisent. Leurs gonades se développent plus ou moins pendant le séjour dans les eaux littorales. Ces Seiches retournent sur les fonds détritiques du large en décembre. Les mâles ont alors, en majorité, des spermatophores en réserve. Les femelles ont des œufs petits, moyens ou grands. Au cours de l'hiver, ces animaux se transforment en animaux du type A.

### C) SEICHES MÉDITERRANÉENNES ET SEICHES ATLANTIQUES

Le comportement des Seiches de la Mer catalane ne diffère pas de celui des animaux atlantiques de la région d'Arcachon :

- migration printanière des animaux mûrs ou en état de maturation avancé vers la côte en vue de la ponte,
- arrivée dans les eaux littorales et retour en profondeur des grandes Seiches avant celles de taille moyenne,
- disparition des Seiches mûres en juillet et août,
- apparition en été, dans les eaux côtières, de Seiches à gonades non développées,
- retour de ces animaux dans les eaux plus profondes au début de l'hiver, avant d'avoir atteint la maturité sexuelle (femelles).

Revenons encore une fois aux arguments de CUÉNOT. L'auteur considérait que la transformation d'un sépion A en sépion B après la période de reproduction était impossible. La transformation inverse, celle de B en A, n'a jamais été envisagée par lui. L'auteur dit (1933, p. 323) : « l'isolement de fait (des deux races) est encore prouvé par l'absence de sépions intermédiaires entre les formes

A et B, j'ai toujours classé facilement les centaines de sépions... ». Et d'ajouter : « il est bon de noter que les formes A et B ne peuvent être distinguées l'une de l'autre qu'à partir d'une certaine taille du sépion; en effet, toutes les jeunes Seiches, sans exception, ont un sépion du type B ».

Or, en Méditerranée, les très petites Seiches (moins de 35 mm) ont des sépions du type A, quelle que soit la saison à laquelle elles ont été récoltées. Comme le démontre la figure 3, les formes B dominent nettement dans les classes de taille de 75 à 115 mm. La majorité des Seiches passent donc d'un stade A précoce à un stade B pour redevenir, plus ou moins tardivement, des Seiches A.

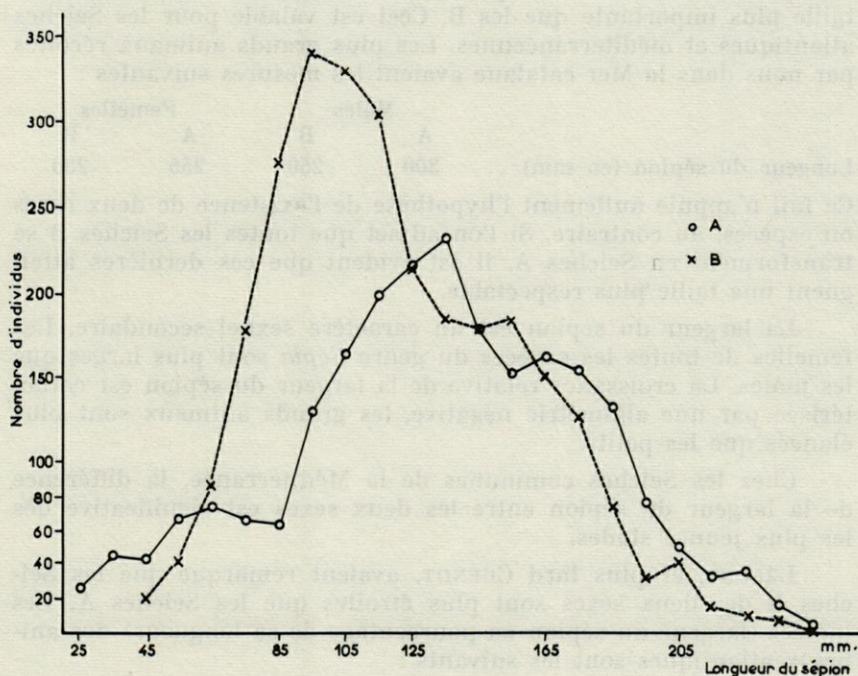


FIG. 3. — Courbes de fréquence de taille des Seiches A et B.

Les propres chiffres de CUÉNOT suggèrent d'ailleurs une transformation des Seiches B en Seiches A, et ceci malgré le manque de matériel pendant la période de transformation, c'est-à-dire, en hiver. Les animaux récoltés par CUÉNOT en novembre représentent le type B parfait, à longue partie lisse. Les animaux pris à partir de janvier ont été rangés par CUÉNOT dans la catégorie *fillouxi* (A), sans tenir compte de la relation des parties lisse et striée. 44 Seiches recueillies entre janvier et mai figurent ainsi dans la caté-

gorie A, alors qu'en réalité, chez 13 d'entre elles, la partie striée recouvre moins que la moitié du sépion ou atteint tout juste 50 % de sa longueur totale.

Voici, à titre d'exemple, les mesures de trois animaux pêchés un 12 janvier :

— longueur du sépion .....	120 mm	190 mm	220 mm
— longueur de la partie striée ...	55 mm	86 mm	105 mm
— longueur de la partie lisse ....	55 mm	90 mm	92 mm

Il s'agit donc d'une forme B, d'une forme A et d'une forme que l'on ne peut qualifier que d'intermédiaire.

CUÉNOT avait constaté que les formes A peuvent atteindre une taille plus importante que les B. Ceci est valable pour les Seiches atlantiques et méditerranéennes. Les plus grands animaux récoltés par nous dans la Mer catalane avaient les mesures suivantes :

	Mâles		Femelles	
	A	B	A	B
Longeur du sépion (en mm) ..	300	250	255	233

Ce fait n'appuie nullement l'hypothèse de l'existence de deux races ou espèces, au contraire. Si l'on admet que toutes les Seiches B se transforment en Seiches A, il est évident que ces dernières atteignent une taille plus respectable.

La largeur du sépion est un caractère sexuel secondaire. Les femelles de toutes les espèces du genre *Sepia* sont plus larges que les mâles. La croissance relative de la largeur du sépion est caractérisée par une allométrie négative, les grands animaux sont plus élancés que les petits.

Chez les Seiches communes de la Méditerranée, la différence de la largeur du sépion entre les deux sexes est significative dès les plus jeunes stades.

LAFONT, et plus tard CUÉNOT, avaient remarqué que les Seiches B des deux sexes sont plus étroites que les Seiches A. Les indices (largeur du sépion en pourcentage de sa longueur) des animaux atlantiques sont les suivants :

A		B	
♂	♀	♂	♀
37,0	40,8	35,7	38,4

Pour les Seiches méditerranéennes, nous avons obtenu les indices suivants :

A		B	
♂	♀	♂	♀
35,9	38,4	36,0	37,0

(ont été exclus les animaux « intermédiaires » avec une partie striée de 49 à 51 %).

Les femelles A sont plus larges que les B, alors que les mâles A sont un peu plus étroits que les B, mais pour ces derniers, la différence n'est pas significative. Dans l'ensemble, les animaux méditerranéens sont plus élancés que ceux d'Arcachon. L'élargissement de la femelle doit sans doute être mis en rapport avec le développement de l'ovaire et des glandes nidamentaires qui remplissent, chez les animaux mûrs, une très grande partie de la cavité palléale. On conçoit donc que les femelles A, les seules qui soient mûres, sont plus larges que les B.

En réalité, ces indices qui se rapportent à l'ensemble de la population A et B (à l'exclusion des formes intermédiaires) sont dépourvus de signification. Seuls sont comparables les animaux des deux types de la même taille.

#### D) LA CROISSANCE DU SÉPION ET LA TRANSFORMATION DES SEICHES

Les très jeunes Seiches (moins de 35 mm de longueur totale) appartiennent sans exception à la catégorie A. Les animaux A prédominent jusqu'à une longueur de 55 mm (fig. 3). Ils passent ensuite, en très grande majorité, au stade B. En effet, les courbes de fréquence de taille mettent en évidence qu'entre 75 et 115 mm, les Seiches B sont bien plus nombreuses que les Seiches A. Cependant un très petit nombre d'animaux se développent « directement », c'est-à-dire, sans passer par un stade B.

Les Seiches B se transforment en Seiches A au cours de l'hiver. Cette transformation peut se produire à toutes les tailles à partir de 95 mm. Entre novembre et mars, on récolte avant tout des Seiches qu'il faut bien qualifier d'intermédiaires, leur partie striée variant entre 48 et 52 %.

Il n'en est pas de même en été. Nous trouvons dès avril-mai à côté de très nombreux animaux mûrs d'un type A parfait, des Seiches à gonades non développées, d'un type B très marqué. Ces dernières remplacent les animaux mûrs dans les eaux littorales à la fin de l'été et en automne. Elles deviendront à leur tour des animaux A au cours de l'hiver.

Le dimorphisme des sépions serait donc l'expression de différents stades dans le développement de chaque Seiche. L'étendue de la partie striée est en relation avec l'état de maturation des gonades. Nous l'avons déjà dit, il n'existe pas de femelles B qui soient mûres et si les mâles sont pourvus de spermatophores, ils ne sont pas pour autant prêts à s'accoupler (p. 1003).

Deux questions se posent : par quel processus se réalise la transformation des jeunes Seiches A en B et celle, plus tardive, des

Seiches B en A ? Pourquoi cette deuxième transformation se passe-t-elle à des tailles si diverses ?

Nous nous préoccuperons tout d'abord de la première question. L'accroissement du sépion se fait par le dépôt continu de plaques calcaires sécrétées par un épithélium particulier de la cavité coquillière.

En 1893, APPELLÖF avait publié un important mémoire sur la structure et la croissance des coquilles de *Sepia*, *Spirula* et *Nautilus*. Les conceptions exposées par APPELLÖF ont été acceptées et reprises par la plupart des auteurs, et notamment par NÆF qui avait reconnu, le premier, la parenté entre la Seiche et la Spirule.

APPELLÖF distinguait plusieurs parties de l'épithélium coquillier, correspondant chacune à une structure bien définie du sépion : l'épithélium de la face dorsale et du rostre, ceux qui sécrètent les différentes parties du bord du sépion et enfin celui qui nous intéresse ici, l'épithélium qui fournit les plaques calcaires.

L'apposition de ces plaques est en réalité un processus extrêmement compliqué. L'épithélium doit en effet sécréter tantôt une couche chitineuse uniforme très dure (à laquelle APPELLÖF avait donné le nom de septum), tantôt une partie de ses cellules forme une masse qui se calcifie immédiatement (les trabécules) tandis que, conjointement, d'autres cellules sécrètent une masse chitineuse assez molle. Lorsqu'une plaque entière est formée, la partie postérieure de l'épithélium qui l'a sécrétée, cesse sa fonction d'épithélium actif. Les cellules dégènèrent. La plaque suivante ne recouvrira donc pas entièrement celle qui vient d'être déposée.

La croissance du sépion dépend de la vitesse de croissance de l'épithélium qui sécrète les plaques calcaires. Le nombre de plaques déposées par unité de temps n'intervient pas. Si, pour une longueur donnée, le nombre de plaques ajoutées est petit, le sépion aura un aspect plat et étiré. Si, au contraire, le nombre est élevé, le sépion sera moins aplati vers son extrémité antérieure.

La relation de la longueur des parties striée et lisse est réglée par la relation de la vitesse de formation et de dégénération de l'épithélium qui fournit les plaques. Là non plus, le rythme qui préside au dépôt de plaques ne joue pas de rôle. Dans une unité de temps, la résorption se fera par stries étroites si ce rythme est accéléré, par stries espacées s'il est lent, mais la totalité de la partie résorbée sera la même. Donc, selon que la formation ou la dégénération se passe à une plus grande vitesse, n'importe quel sépion B peut se transformer en A et vice-versa (1).

(1) Nous avons eu l'occasion de discuter ce problème avec le Dr. H. MUTVEY, du Muséum d'Histoire naturelle de Stockholm, spécialiste des questions de structure et de croissance de coquilles des Mollusques récents et fossiles. Qu'il veuille bien accepter nos plus sincères remerciements pour l'aide que son avis autorisé nous avait apporté.

1. Modes théoriques de la transformation

Nous avons envisagé plusieurs modes théoriques de transformation.

a. La résorption de l'épithélium se fait deux fois moins vite que sa formation, ou, autrement dit, la partie lisse croît deux fois plus vite que la partie striée. La différence initiale qui existe entre les deux parties au moment où commence ce mode de croissance, sera toujours la même. Une Seiche A restera A bien que la longueur relative de sa partie striée diminue; une Seiche B restera B.

1. Exemple (fig. 4)	A				A
Partie lisse (en mm)	20	25	30	45	95
Longueur totale .....	50	60	70	100	200
Partie striée .....	30	35	40	55	105

Il s'agit d'une forme A qui restera A et qui conservera la différence initiale de 10 mm entre la partie lisse et la partie striée.

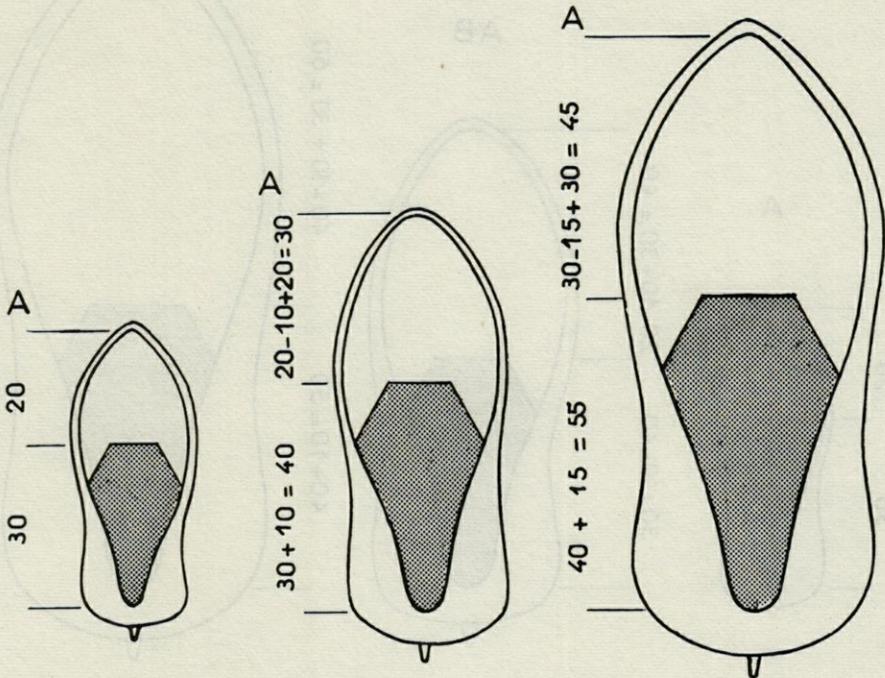


FIG. 4. — Schéma du développement d'un sépion A dont la croissance de la partie lisse est égale au double de celle de la partie striée. Le sépion A reste A.

2. Exemple	B			B
Partie lisse (en mm)	27	32	52	102
Longueur totale .....	50	60	100	200
Partie striée .....	23	28	48	98

Il s'agit d'une Seiche B qui restera B, la différence entre les deux parties étant toujours de 4 mm.

b. Pour qu'une Seiche A se transforme en Seiche B, il faut donc que la vitesse de formation de l'épithélium dépasse plus de deux fois celle de résorption. Tous les sépions A deviennent obligatoirement des sépions B et ceci d'autant plus rapidement que la vitesse de formation est accélérée par rapport à celle de dégénération, et que la longueur relative de la

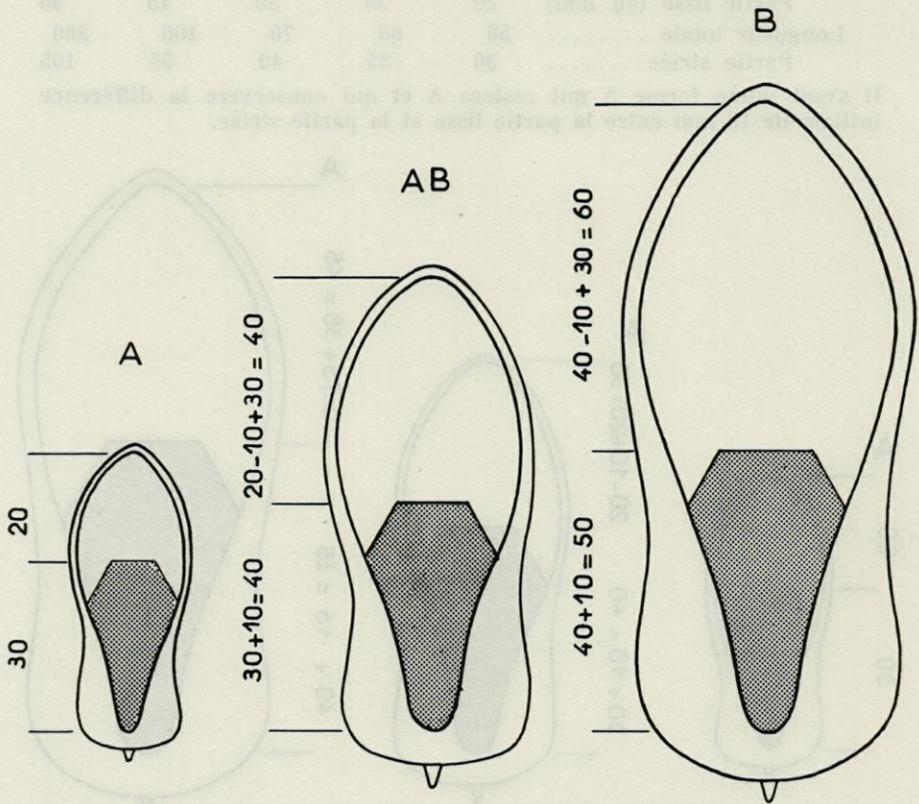


FIG. 5. — Schéma de la transformation d'une Seiche A en Seiche B. La croissance de la partie lisse est trois fois supérieure à celle de la partie striée.

partie striée au moment où commence ce mode de croissance est proche de 50 %.

1. Exemple (fig. 5)	A	A	AB	B
Partie lisse (en mm)	20	30	40	60
Longueur totale .....	50	65	80	110
Partie striée .....	30	35	40	50

La formation de l'épithélium se fait trois fois plus vite que sa dégénération. La différence initiale entre les deux parties est de 10 mm. Une croissance du sépion de 30 mm amène la transformation d'A en AB.

2. Exemple	A		AB	B
Partie lisse (en mm)	20	32	44	56
Longueur totale .....	50	70	90	110
Partie striée .....	30	38	46	54

La formation de l'épithélium se fait seulement deux fois et demie plus vite que la résorption. Pour qu'une Seiche A se transforme en Seiche AB il faut une croissance du sépion de 50 mm.

3. Exemple	A		AB	B
Partie lisse (en mm)	10	30	50	80
Longueur totale .....	50	80	110	155
Partie striée .....	40	50	60	75

La différence initiale entre les deux parties est de 30 mm. La vitesse de croissance de l'épithélium est trois fois supérieure à celle de la dégénération. Pour que ce sépion, d'un type A très marqué, devienne AB, il faut une croissance de 90 mm.

c. Afin qu'une Seiche B passe au stade A, il faut que la vitesse de formation de l'épithélium n'atteigne pas tout à fait le double de vitesse de résorption. La transformation est réalisée d'autant plus rapidement que la vitesse de formation se rapproche de celle de dégénération et que la différence initiale entre les deux parties est moins importante.

1. Exemple	B	AB	A	
Partie lisse (en mm)	30	30	30	30
Longueur totale .....	50	60	70	100
Partie striée .....	20	30	40	70

Formation et résorption se font au même rythme. Très rapidement, après une croissance de 10 mm, la Seiche B est devenue une Seiche AB.

2. Exemple (fig. 6)	B		AB	
Partie lisse (en mm)	40	40	40	40
Longueur totale .....	50	60	80	100
Partie striée .....	10	20	40	60

Formation et dégénération sont encore présidées par le même rythme. Le sépion appartenant à un type B très prononcé, il faut une croissance de 30 mm pour arriver au stade intermédiaire.

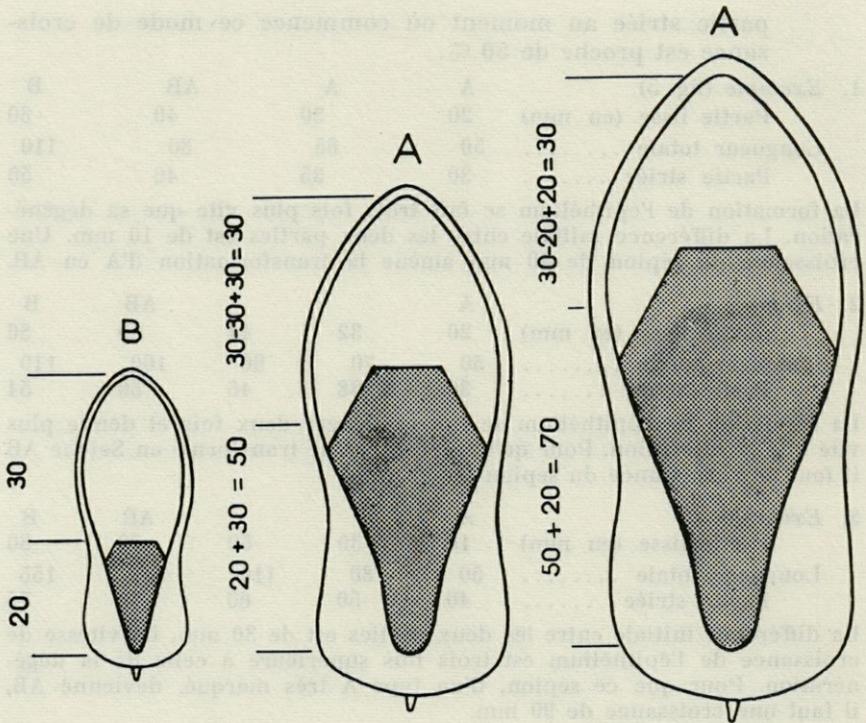


FIG. 6. — Schéma de la transformation d'une Seiche B en Seiche A. La vitesse de croissance des deux parties est égale.

3. Exemple	B	B	B	B	AB
Partie lisse (en mm)	30	34	42	46	50
Longueur totale .....	50	60	80	90	100
Partie striée .....	20	26	38	44	50

La vitesse de formation par rapport à celle de dégénération est de 100 : 60. Avec une différence initiale de 10 mm, il faut une croissance de 50 mm pour atteindre le stade intermédiaire.

En résumé : pour qu'une Seiche A devienne une Seiche B, il faut que la vitesse de formation de l'épithélium coquillier qui sécrète les plaques calcaires, soit plus élevée que le double de la vitesse de dégénération. Pour qu'une Seiche B se transforme en Seiche A, la vitesse de formation ne doit pas atteindre le double de celle de résorption.

L'exposé de ces modes de transformation ne tient pas compte d'une unité de temps, c'est-à-dire du taux effectif de croissance mensuelle (hebdomadaire ou annuelle) des sépions. Pour vérifier

nos théories, on peut suivre, d'une part, la croissance et le changement de relation des parties lisse et striée chez l'ensemble de la population. D'autre part, il est facile de contrôler cette relation pour n'importe quel stade de croissance (c'est-à-dire, pour les différentes longueurs du sépion) chez un individu par une section longitudinale du sépion.

## 2. La transformation de la population (transformation générale)

Ignorant dès l'abord le taux exact de croissance mensuelle (ou annuelle), il est indispensable de vérifier le processus de la transformation à des taux différents. Nous savons cependant, que la croissance mensuelle oscille entre 5 et 20 mm environ. Nous suivrons donc la transformation en admettant des taux de croissance de 5, 10 et 20 mm.

1. Exemple : les Seiches B qui deviennent des Seiches A au cours de l'hiver (tabl. 2). La vitesse de formation de l'épithélium doit être inférieure au double de celle de résorption. On pourra suivre, dans le tableau 2, la transformation des Seiches qui, en octobre ont une longueur de 85 à 105 mm. Si elles grandissent de 10 mm par mois, elles auront une taille de 95 à 115 mm en novembre. Si leur croissance mensuelle n'est que de 5 mm, elles auront cette même taille en décembre. Au contraire, si elles grandissent de 20 mm par mois, elles mesureront, en novembre, entre 105 et 125 mm.

TABLEAU 2

*Pourcentage de la partie striée des Seiches B de petite taille d'automne, se transformant en Seiches A en hiver.*

*Taux minimum de croissance = 5 mm, taux maximum = 20 mm*

	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février
85	45,4	43,8			
95	43,7	44,9	47,1	47,7	
105	44,0	44,9	47,0	48,7	49,0
115		45,1	45,4	49,2	50,2
125		45,0	45,6	48,4	50,0
135			47,9	51,0	53,9
145			48,5	51,2	57,7
155				50,8	56,8
165				53,7	56,8
175					56,3
185					58,6

2. Exemple : les petites Seiches de février, mesurant 75 à 95 mm qui se transforment en animaux du type A dès mars.

TABLEAU 3

*Pourcentage de la partie striée des petites Seiches de février.  
Taux minimum = 5 mm, taux maximum = 20 mm*

Classe	Février	Mars	Avril	Mai
75	48,7	51,1		
85	48,7	51,6	55,9	61,1
95	48,5	50,4	55,3	64,3
105		53,8	60,0	63,9
115		54,1	57,1	61,0
125			57,4	61,4
135			57,0	63,6
145				63,6
155				64,4

3. Exemple (tabl. 4) : les très petites Seiches, pêchées en mai, alors qu'elles se trouvent encore au stade A et qui deviendront des Seiches B au cours de l'été et de l'automne pour se transformer de nouveau en Seiches A en hiver.

TABLEAU 4

*Pourcentage de la partie striée des très petites Seiches de mai,  
se transformant en Seiches B en été.  
Taux minimum = 5 mm, taux maximum = 20 mm*

Classe	Mai	Juin	Juillet	Août	Septembre
25	56,0	55,9			
35	54,8	54,2	55,5	53,4	
45	54,7	54,3	53,5	52,2	47,8
55		51,1	50,7	48,2	45,4
65		48,2	44,3	46,1	40,3
75			45,2	45,0	44,2
85			44,2	44,0	46,6
95				44,2	45,2
105				44,8	45,5
115					45,3
125					45,2

Les chiffres des tableaux 2, 3 et 4 représentent les valeurs moyennes de huit ans. Quel que soit le taux de croissance mensuel (5, 10 et 20 mm) les très petites Seiches A deviennent des Seiches B, la vitesse de formation de l'épithélium dépasse donc le

double de vitesse de résorption. Le stade B va en s'accroissant, la croissance de la partie lisse par rapport à celle de la partie striée est accélérée. Ensuite, la vitesse de formation baissera progressivement, elle n'atteindra plus le double de celle de dégénération. Les Seiches B passent au stade A. L'agrandissement de la partie striée se fait assez brusquement; la relation des vitesses de formation et de résorption est renversée en faveur de cette dernière. Il peut en résulter une diminution non seulement relative mais absolue de la longueur de la partie lisse.

La transformation de A en B se passera d'autant plus vite que le taux de croissance que nous choisissons est plus élevé; celle de B en A se réalisera plus rapidement si la croissance est lente.

### 3. La transformation individuelle

Nous avons mesuré la longueur de la partie striée et compté le nombre de stries correspondant à chaque accroissement du sépion de 10 mm, et ceci chez 500 individus (fig. 7).

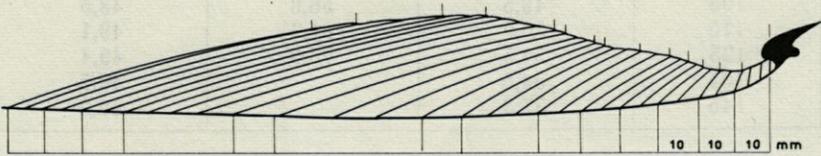


FIG. 7. — Coupe longitudinale d'un sépion (schéma). La longueur de la partie striée par 10 mm de longueur totale est mesurée et le nombre de stries compté.

Dans le tableau 5, nous avons indiqué le pourcentage de la partie striée par 10 mm de longueur de sépion pour trois animaux, dont deux capturés à la fin de l'hiver alors que la transformation venait de s'effectuer, et un, de petite taille, récolté en août. Ces trois exemples confirment la double transformation du sépion de A en B et de B en A.

Le passage du stade B au stade A se fait souvent insensiblement, parfois assez rapidement. Mais tous les sépions sont caractérisés, une fois le stade A atteint, par une augmentation très accusée de la partie striée, réalisée par un petit nombre de stries très espacées.

Certaines Seiches, peu nombreuses en réalité, ne parcourent jamais de stade B. Mais tout en restant plus longue que la partie lisse, la partie striée, étendue chez les très jeunes, devient relativement plus courte entre 55 et 95 mm de longueur totale pour acquérir, lentement d'abord, assez brusquement ensuite, une lon-

TABLEAU 5

Date de la récolte .....	mars 1956	août 1957	février 1957
Sexe .....	femelle	femelle	femelle
Maturation .	grands œufs	mûre	grands œufs
Longueur totale au moment de la capture ....	145 mm	124 mm	146 mm
Classe	% p. striée	% p. striée	% p. striée
25	57,3	63,6	60,0
35	56,8	58,1	56,7
45	53,8	53,7	55,0
55	50,0	51,0	51,0
65	47,5	50,0	50,0
75	46,5	50,0	50,0
85	46,8	52,4	48,8
95	46,0	52,7	48,9
105	46,5	56,6	48,5
115	50,0	64,2	49,1
125	54,5	70,8	49,4
135	54,5		49,5
145	57,3		59,2

gueur importante. Ce mode de croissance se trouve surtout chez les petites Seiches qui sont mûres en juillet et août, mais il existe également chez les grandes Seiches du printemps (tabl. 6).

La différence entre ces Seiches et les animaux qui traversent un stade B n'est pas fondamentale. La relation des parties striée et lisse subit les mêmes modifications. La partie striée, toujours plus longue chez les très jeunes Seiches, devient relativement plus courte à partir de 55 à 65 mm environ. Ce raccourcissement conduit chez la majorité des animaux au stade dit B. Toutes les Seiches quittent ce stade pour redevenir des Seiches A.

#### 4. Le nombre de stries d'accroissement

La transformation dans les deux sens, A - B et B - A, est réglée, nous l'avons vu, par la relation des vitesses de formation et de dégénération de l'épithélium coquillier, le nombre de plaques déposées ne jouant, théoriquement, aucun rôle. On pourrait donc concevoir que les Seiches de taille égale aient un nombre de stries identique, que leur partie striée soit courte ou longue.

TABLEAU 6  
Développement « direct »

Date de la récolte .....	juillet 1958	avril 1956
Sexe .....	mâle	mâle
Maturation .....	spermatophores	spermatophores
Longueur totale au moment de la capture .....	122 mm	166 mm
Classe	% p. striée	% p. striée
15	57,1	61,1
25	56,5	56,0
35	56,3	55,6
45	55,8	54,3
55	52,9	53,3
65	52,5	52,6
75	50,7	52,7
85	52,9	50,6
95	54,4	51,2
105	58,0	51,0
115	60,0	50,9
125	64,1	51,3
135		51,6
145		55,9
155		60,0
165		64,6

Le tableau 7 montre cependant que les sépions B sont réalisés par un nombre de plaques légèrement inférieur à celui des sépions A. Dans le tableau 8, nous avons indiqué le nombre de stries par classe de taille de 10 mm et par longueur de la partie striée de 2 mm. D'une façon générale, le nombre augmente légèrement, et d'ailleurs assez irrégulièrement, avec la longueur de la partie striée. On peut donc conclure que le nombre de plaques déposées dans une unité de temps n'est pas rigoureusement le même chez une Seiche qui s'attarde longtemps dans le stade B et chez une autre qui évolue rapidement vers le stade A. Si le rythme du dépôt était vraiment identique, la croissance absolue devrait être différente. Nous y reviendrons plus bas.

Chez toutes les Seiches, A et B, les premières stries sont très rapprochées, à l'exception des stries embryonnaires qui, elles, sont relativement espacées. Les stries deviennent progressivement plus écartées vers l'avant. Chez certains individus, le sépion présente un relief très régulier, les stries, au fur et à mesure que le sépion croît, laissent de plus en plus d'espace entre elles. Chez la majorité des Seiches, cependant, une zone de stries serrées interrompt la

TABLEAU 7  
Nombre des stries

Classe	A			B		
	Nombre de stries	Q*	Longueur p. striée	Nombre de stries	Q*	Longueur p. striée
35	35	100	18 mm	28	80	15 mm
45	44	98	23	37	82	21
55	47	85	27	40	73	24
65	54	83	32	49	75	28
75	57	76	36	53	71	32
85	59	69	42	56	66	35
95	67	71	50	59	62	40
105	72	69	58	64	61	45
115	79	69	69	67	58	49
125	81	65	75	73	58	53
135	83	62	78	81	60	59
145	90	63	79	90	63	62
155	97	63	85	95	61	67
165	105	63	89	99	60	71
175	110	63	93	103	59	75
185	114	62	101	106	57	79
195	116	59	105	109	56	83
205	118	58	110	109	53	86
215	120	56	112	115	53	89
225	119	53	114	118	53	96

$$Q^* = \frac{\text{nombre de stries} \times 100}{\text{longueur totale du sépion}}$$

première zone de stries écartées. A ces stries serrées suit une autre zone de stries plus espacées dont la régularité n'est pas toujours parfaite.

Les petites Seiches ont donc un nombre de stries relativement plus élevé que les grandes. Chez les petits animaux, on compte 8 à 10 stries par 10 mm de longueur du sépion, chez ceux de taille moyenne 6 à 6,5 et chez les grands finalement 5 à 5,3.

A taille égale, le nombre de stries est un peu plus important chez les A que chez les B. La différence n'est cependant pas assez grande pour que la répartition des stries soit la même chez les deux formes. Les stries sont nettement plus espacées chez les A que chez les B, à l'exception toutefois des très jeunes animaux (moins de 50 mm) où elles sont plus espacées chez les B.

Cette distribution inégale, mise en valeur par la figure 2, est encore démontrée par l'analyse de deux sépions, un A et un B, de la même longueur. Leur développement a été suivi à partir d'une longueur de 40 mm.

TABLEAU 8

*Nombre de stries par 10 mm de longueur totale  
et 2 mm de longueur de partie striée*

	l.t.	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	145	155	165	175	185	195	205	215	
p. str.																				
18		31																		
20		37	36																	
22		40	37																	
24		46	41	38																
26		46	45	45																
28		49	45	47	46															
30		48	51	52	45	56														
32			52	52	55	62														
34			54	54	54	55														
36				58	56	52														
38				63	57	56	49													
40				59	58	56	55	58												
42					58	57	59	64												
44					58	61	61	62	58											
46						64	65	62	63											
48						64	65	67	72											
50						57	67	67	71											
52						60	64	67	71	69	67									
54						74	65	69	77	76	89									
56						78	74	71	79	82	90									
58							72	65	75	78	93	92								
60							80	70	82	86	92	94								
62							73	73	69	85	90	90	90							
64							75	78	71	88	91	97	103							
66							79	78	75	87	92	93	101	92						
68							79	76	76	77	91	94	99	104						
70							81	83	81	84	96	96	100	103						
72							81	81	86	92	97	99	102							
74							77	82	83	81	87	97	99	97						
76								82	85	89	79	95	100	104	105					
78								83	84	84	91	103	106	102	104	98	96			
80									83	83	88	95	107	107	107	111	108			
82									88	85	87	91	104	106	110	104	109	119		
84									85	84	84	92	107	106	105	117	119	118		
86									83	87	100	95	104	106	109	114	113			
88										86	91	96	103	110		107				115
90										94	97	96	106	94		112	113			
92											93	101	105	109	104					118
94											93	103	104	108	107	109	113	119		
96												99	109	109	116	118				109
98												91	105	110	108	114	112	113	119	
100													115	110	110					
102													112	111	116	108	115			
104														110	119	110	112			
106														115	118	120	113	123		
108														120	122	115	116	123	119	
110																119	116	116	116	
112																128	116			133
114																117	114	114	118	122

1. sépion A, mâle, mûr, pris en avril, 166 mm

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	40 mm	166 mm	126 mm
Longueur partie striée .....	20	93	73
Nombre de stries .....	37	105	68

L'accroissement de 126 mm de sépion et de 73 mm de la partie striée est réalisé par le dépôt de 68 plaques. Il y a donc 5,3 stries par 10 mm de longueur totale et 9,3 stries par 10 mm de partie striée.

2. sépion B, femelle, petits œufs, prise en novembre, 166 mm

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	40	166	126
Longueur partie striée .....	20	70	50
Nombre de stries .....	38	103	65

Il y a 5,2 stries par 10 mm de longueur du sépion et 13,3 stries par 10 mm de partie striée.

Voici finalement la distribution des stries chez une femelle mûre de 200 mm, pêchée en février, qui est passée du stade B au stade A entre 170 et 190 mm.

1. période, croissance du type B

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	40	170	130
Longueur partie striée .....	29	73	44
Nombre de stries .....	35	99	64

2. période, croissance du type A

			<i>Différence</i>
Longueur totale .....	170	200	30
Longueur partie striée .....	73	107	34
Nombre de stries .....	99	112	13

Pour la première phase de croissance, il y a 14,5 stries par 10 mm de partie striée, pour la seconde, il y en a seulement 4.

5. La croissance du sépion

La transformation du sépion est réglée par la relation des vitesses de formation et de dégénération de l'épithélium. On pourrait concevoir que la vitesse de formation est la même chez une forme qui reste toujours au stade A ou ne parcourt qu'un stade B de courte durée et chez une autre qui demeure longtemps au stade B. La seule différence entre les deux formes serait alors la vitesse de

résorption. Si, au contraire, cette dernière était identique chez les A et les B, les deux types devraient se distinguer par une vitesse de croissance différente.

Les modèles théoriques exposés ci-dessous faciliteront la solution de cette question. Nous suivrons la croissance de deux formes à partir d'une longueur totale de 40 mm, alors que l'une et l'autre sont au premier stade intermédiaire. Nous choisissons délibérément des chiffres simples.

1. La croissance du sépion s'élève à 10 mm par mois, elle est réalisée par le dépôt de 5 plaques.

A	Longueur totale	.....	40	60	80	La relation de la vitesse de formation et de résorption est de
	Longueur p. str.	.....	20	35	50	
	Nombre de stries	.....	35	45	55	

2 : 1,5

B	Longueur totale	.....	40	60	80	La relation est de
	Longueur p. str.	.....	20	25	30	
	Nombre de stries	.....	35	45	55	

4 : 1

La Seiche A et la Seiche B grandissent de 40 mm en 4 mois, la longueur de leur partie striée augmente de 30, respectivement de 10 mm. A longueur égale, les deux Seiches ont le même âge et le même nombre de stries. Celles-ci sont plus espacées chez les A (10,5 stries par 10 mm de partie striée) que chez les B (18,5).

2. La vitesse de résorption est la même chez les A et les B. La vitesse de formation (croissance) est différente.

A	Longueur totale	.....	40 (2 mois)	60 (2 mois)	80
	Longueur p. str.	.....	20	35	50
	Nombre de stries	....	35	45	55
B	Longueur totale	.....	40 (2 mois)	80 (2 mois)	120
	Longueur p. str.	.....	20	35	50
	Nombre de stries	....	35	45	55

La partie striée s'allonge de 30 mm en 4 mois chez les deux formes. La croissance de la Seiche A est de 40 mm, celle de la Seiche B de 80 mm. A taille égale, la Seiche B est donc plus jeune que la Seiche A. La différence du nombre de stries (à taille égale) des deux formes est trop importante (Tabl. 7). Il faudrait que le rythme du dépôt soit légèrement augmenté chez les B ou ralenti chez les A.

Le développement A par rapport au développement B pourrait donc être réalisé par une croissance ralentie de la première forme, accompagnée d'un ralentissement du rythme du dépôt des plaques (ou une accélération de ce rythme chez la forme B).

3. Le contraire, c'est-à-dire, un ralentissement de la croissance chez la forme B par rapport à la forme A, avec une vitesse de résorption égale, est inconcevable. La forme qui est sensée devenir B se transformerait plus rapidement en A que la forme A elle-même. Une

croissance ralentie de la forme B implique donc une vitesse de résorption extrêmement lente.

A	Longueur totale ...	40	(2 mois)	60	(2 mois)	80	(4 mois)	120
	Longueur p. str. ..	20		35		50		80
	Nombre de stries .	35		45		55		75
B	Longueur totale ...	40	(2 mois)	50	(2 mois)	60	(4 mois)	80
	Longueur p. str. ..	20		22,5		25		30
	Nombre de stries .	35		45		55		75

A taille égale, la forme A serait plus jeune que la forme B. Le nombre de plaques de cette dernière est beaucoup trop élevé. Pour réaliser la forme B par un ralentissement de la croissance, il faudrait qu'il y ait également un ralentissement considérable du rythme du dépôt des plaques.

L'agrandissement de la partie striée est de 15 mm en deux mois chez la Seiche A et de 2,5 mm seulement chez la B.

Les développements vers les stades A ou B, sont-ils finalement garantis par une croissance absolue égale et une différence de la vitesse de résorption de l'épithélium ? Ou, au contraire, est-ce une différence de la croissance absolue qui conduit à ces deux formes ? Dans le premier cas, les Seiches de taille égale ont le même âge, dans le second, les A ou les B sont plus âgées.

En suivant la transformation de groupes d'animaux, nous pouvons voir que le passage de A en B s'effectue d'autant plus vite que le taux de croissance admis est plus élevé. Le passage de B en A s'effectue plus rapidement si le taux de croissance est bas (tabl. 2, 3 et 4).

D'autre part, la section transversale des sépions a démontré que d'un stade initial A, les Seiches passent, en majorité, par un stade B plus ou moins prolongé et plus ou moins accusé. La longueur relative de la partie lisse augmente régulièrement; elle diminue ensuite. Cette diminution devient très rapide et conduit vers des stades A très accentués, alors que la croissance du sépion est lente, souvent plus lente que celle de la partie striée.

En outre, nous savons que les stries sont serrées sur la face ventrale chez les formes B, espacées chez les A et qu'à une taille égale, les A ont un nombre de stries légèrement supérieur à celui des B.

Si le taux de croissance chez les formes demeurant B et celle se transformant en A était le même, l'augmentation très rapide de la partie striée impliquerait alors une vitesse de résorption de l'épithélium extrêmement grande.

Cette augmentation rapide de la partie striée ne peut pas non plus être le seul effet d'un ralentissement du rythme du dépôt des plaques, puisque leur nombre est plus important chez les A que chez les B.

Une vitesse de croissance ralentie des formes évoluant vers le stade A ne nécessiterait point une telle accélération de la vitesse de résorption.

De nombreux sépions, nous l'avons vu, sont caractérisés par une zone de stries très serrées. ADAM (1941, p. 89) dit à propos de cette zone : « ... Cependant, cette régularité est interrompue dans une région située entre les 40° et les 60° stries de croissance, à une distance de 2,5 à 4 cm du début de la région striée. A cet endroit, on trouve une zone longue de  $\pm 4$  mm, où une dizaine de stries de croissance sont brusquement très serrées. Ce phénomène qu'on rencontre chez tous les sépions de la côte de France et de la Mer du Nord, appartenant aux formes *fillouxi* et *officinalis*, signifie que chez des animaux d'une longueur de  $\pm 7-8$  cm, la formation des cloisons calcaires est accélérée par rapport à la croissance en longueur. Ou, autrement dit, la croissance de l'animal est retardée par rapport à la formation des cloisons calcaires. Or, nous savons que chez des animaux d'une longueur de  $\pm 7-8$  cm, les organes génitaux commencent à se développer. Peut-être existe-t-il un rapport entre ces deux phénomènes... ».

Les stries deviennent plus serrées au moment même où les animaux évoluent vers le point le plus accentué du stade B. ADAM suppose que la croissance du sépion est ralentie et retardée par rapport à la vitesse de formation des cloisons calcaires. Si des stries serrées sur la face ventrale résultaient effectivement d'une croissance ralentie, il faudrait que les Seiches à courte partie striée soient dotées d'un nombre plus important des cloisons que les Seiches à longue partie striée de la même taille. Les Seiches B seraient plus âgées que les Seiches A de la même longueur. Or, le nombre de stries est plus élevé chez les A que chez les B. Si la vitesse de croissance n'était pas changée, mais la formation des plaques accélérée, le nombre de stries serait également plus important chez les B que chez les A, mais les deux formes auraient, à taille identique, le même âge.

Une croissance ralentie des formes B nécessiterait, nous l'avons vu, une vitesse de résorption extrêmement réduite pour qu'elles ne se transforment pas en A.

Nous ne pouvons faire nôtres les déductions d'ADAM. La comparaison de la transformation individuelle avec la transformation d'un groupe d'animaux (p. 987 et 985) a permis de déterminer approximativement le taux de croissance caractérisant chaque stade de développement.

On note la longueur de la partie striée d'un sépion à différentes tailles, dans notre cas, tous les 10 mm (fig. 7). On dispose d'autre part d'un tableau indiquant les longueurs de la partie striée d'un groupe d'animaux pêchés pendant une période donnée, p. ex. un an. En faisant coïncider les valeurs de la partie striée d'un individu avec celles d'un

groupe d'animaux — à taille égale — on peut se rendre compte si la croissance de 10 mm de longueur totale a nécessité 1, 2 ou 3 mois.

Pendant la période où la longueur relative de la partie striée diminue, le taux de croissance s'élève à 12 jusqu'à 17 mm par mois. Il baisse au fur et à mesure que le sépion se rapproche de nouveau du stade A (en réalité, le ralentissement de la croissance amène la transformation). Le taux est estimé à 8-10 mm jusqu'à la transformation. Il atteint finalement une valeur de 5 mm environ, et c'est ce ralentissement considérable qui conduit au stade A très accusé.

Le passage au stade A est donc réalisé par une croissance ralentie. A ce propos, il est intéressant de signaler les résultats, d'ailleurs inattendus, de deux auteurs anglais, DENTON et TAYLOR (1964) qui, en voulant extraire du gaz du sépion afin d'analyser sa composition, se sont aperçus que chez les Seiches mûres du printemps, les dernières plaques (chambres) ne contenaient qu'une minime quantité de gaz. La coupe longitudinale du sépion révèle que les dernières cloisons sont très rapprochées, fait que les auteurs mettent sur le compte d'une croissance ralentie. Mais sur la face ventrale du sépion, les stries d'accroissement, correspondant à ces cloisons, sont espacées (fig. 7). La vitesse de dégénération était très grande par rapport à celle de formation. La figure donnée par DENTON et TAYLOR est le type parfait d'un sépion A dont les cloisons sont rapprochées sur la face dorsale (croissance ralentie) mais dont les stries sur la face ventrale sont espacées.

Si le ralentissement de la croissance est le principal facteur amenant la transformation de B en A, il ne doit cependant pas être l'unique. Il est probable que la vitesse absolue de résorption soit plus grande chez les A que chez les formes qui restent longtemps au stade B. La formation des plaques calcaires est légèrement ralentie.

Le développement schématique, donc simplifié, d'une Seiche A et d'une Seiche B peut être présenté de la manière suivante :

A	Long. totale ..	40 (2 mois)	55 (2 mois)	70 (2 mois)	85 (2 mois)	100
	Long. p. str. ..	20	30	40	50	60
	Nombre stries	35	44	53	62	71

La croissance du sépion est de 15 mm en deux mois, celle de la partie striée de 10 mm pendant la même période. 9 plaques sont déposées en deux mois.

B	Long. totale ..	40 (2 mois)	60 (2 mois)	80 (2 mois)	100 (2 mois)	120
	Long. p. str. ..	20	28	36	44	52
	Nombre stries	35	45	55	65	75

La croissance du sépion est de 20 mm en deux mois, celle de la partie striée de 8 mm pendant la même période. 10 plaques sont déposées en deux mois.

A taille égale, les A sont plus âgées que les B; leur nombre de stries est légèrement supérieur.

Il reste à connaître le ou les facteurs responsables des changements de vitesse de croissance. Cette question est en réalité la même que celle posée plus haut : pourquoi la transformation de B en A a-t-elle lieu à des tailles si diverses ?

\*  
\*\*

Nous ne voudrions cependant pas clore ce chapitre de la transformation et de la croissance des sépions sans parler des recherches effectuées récemment chez un autre espèce du genre *Sepia*, *Sepia esculenta* Hoyle. L'auteur de ces travaux, YAGI (1960) démontre que l'indice loculaire qui n'est autre que la longueur de la partie lisse (et non pas de la partie striée) exprimée en pourcentage de la longueur du sépion, est en relation, d'une part, avec l'âge de l'animal et d'autre part avec le nombre de stries. L'indice loculaire ne dépend pas de la longueur du sépion. Cet indice est d'autant plus faible (c'est-à-dire, la partie lisse relativement plus courte) que l'animal est plus âgé et que le nombre de cloisons calcaires est plus important.

L'auteur japonais a dressé la courbe de croissance de *Sepia esculenta* en inscrivant sur l'ordonnée la longueur du sépion et sur l'abscisse l'âge, assez facile à déterminer puisque les éclosions se produisent autour du premier juillet. La courbe met en évidence une phase de croissance très rapide entre le 3<sup>e</sup> et le 6<sup>e</sup> mois environ. La vitesse de croissance s'atténue ensuite pour devenir presque nulle à partir du 9<sup>e</sup> mois. YAGI pense que les courbes de croissance (générales et individuelles), les relations entre l'indice loculaire et l'âge d'une part et entre cet indice et le nombre de stries d'autre part, sont caractéristiques pour chaque race de *Sepia esculenta*.

Les résultats de YAGI nous semblent être d'un grand intérêt. L'indice loculaire décroît plus régulièrement avec l'âge qu'avec la longueur du sépion, ou, autrement dit, la longueur de la partie striée augmente plutôt avec l'âge qu'avec la longueur du sépion. Ce fait, constaté chez *Sepia esculenta*, vient appuyer notre hypothèse sur la croissance de *Sepia officinalis*. Nous disions qu'à taille égale, une Seiche A, à faible indice loculaire, est plus âgée qu'une Seiche B, à indice élevé.

Plus récemment encore, CHOE (1963) a démontré que chez *Sepia esculenta* et chez *Sepia subaculeata*, le nombre de stries correspond, à peu de choses près, à l'âge de l'animal, c'est-à-dire au nombre de ses jours. Le dépôt de plaques serait donc réglé par un rythme très strict, une plaque est formée chaque jour. Cependant, l'auteur admet que ce rythme peut être perturbé par des

facteurs tels une baisse de température, un changement de salinité, une nourriture insuffisante, etc...

Il est certain que chez *Sepia officinalis*, le processus de la formation des plaques n'est pas aussi régulier durant toute l'existence de l'animal; il va en ralentissant. Une Seiche de 200 mm de longueur avec un nombre de stries de 110 à 120, est évidemment plus âgée que 4 mois !!

#### E) MATURATION SEXUELLE ET CROISSANCE DU SÉPION

Le fait qui nous avait frappée le premier et qui est capital pour le problème qui nous préoccupe, est l'absence de femelles mûres du stade B. Nous le répétons : pendant 8 années de recherches, nous n'avons jamais récolté une femelle mûre qui soit encore au stade B. Même celles avec de grands œufs appartiennent déjà en très grande majorité au type A. Il n'y a donc pas de doute : la transformation du sépion, effet d'un ralentissement de la croissance, est intimement liée aux dernières phases de la maturation des produits sexuels.

Il ne s'agit pas là d'un phénomène isolé. Nous avons démontré (1963) à propos de la croissance d'un autre Céphalopode, *Eledone cirrosa*, que la maturation des produits sexuels est le principal facteur responsable du ralentissement de la croissance. Chez *Sepia officinalis*, ce ralentissement est particulièrement mis en évidence par la transformation du sépion.

Les mâles, eux, ont des spermatophores en réserve à partir d'une certaine taille, qu'ils soient encore au stade B ou déjà passés au stade A. Cependant, à partir d'une longueur de 120 mm, les A sont plus nombreux que les B. Les mâles B qui possèdent des spermatophores ne sont pas encore prêts à s'accoupler.

#### 1. Femelles

La figure 8, représentant 4 diagrammes de fréquence de taille celui des femelles mûres et à grands œufs, celui des femelles non mûres, à petits œufs et à œufs moyens, celui des femelles A et finalement celui des femelles B, démontre d'une façon extrêmement claire que la transformation du sépion va de paire avec la maturation des gonades. La courbe des femelles mûres révèle deux sommets, un premier à 135 mm, un second à 185 mm. A ces deux maxima correspondent deux maxima de la courbe des femelles A. Les femelles à gonades non ou peu développées sont particulièrement abondantes en dessous d'une longueur de 100 mm bien entendu, mais également à une taille de 155 à 165 mm. A ce

deuxième sommet de la courbe des femelles non mûres correspond le second sommet de la courbe des femelles B et un minimum de la courbe des femelles aptes à se reproduire.

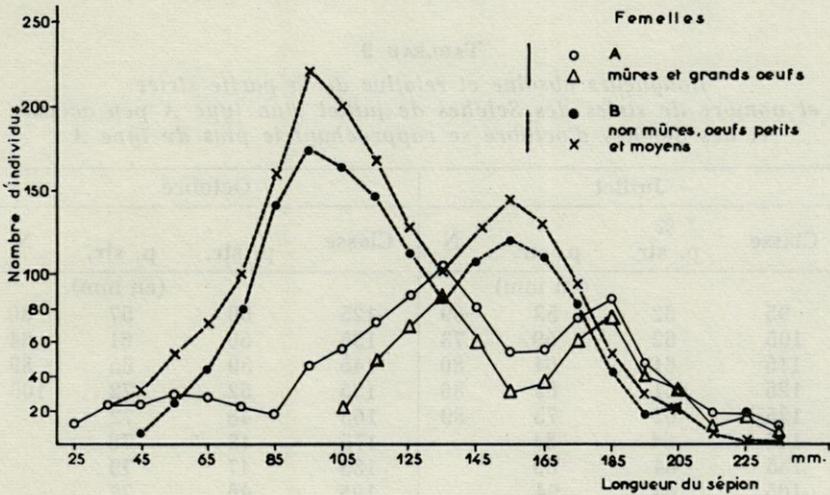


FIG. 8. — Courbes de fréquence de taille des femelles A, B, mûres et non mûres.

Un premier groupe de femelles, le plus important, se reproduit à une taille moyenne de 135 mm. Les femelles du second groupe, moins nombreuses, sont aptes à se reproduire à une taille moyenne de 185 mm seulement. Deux hypothèses peuvent être envisagées :

- 1) Les petites femelles meurent ou disparaissent des fonds accessibles à la pêche après la ponte.
- 2) Les petites femelles se transforment, la période de ponte passée, en Seiches du type B, transformation à laquelle correspondrait une régression des gonades. Elle deviendraient ensuite, au fur et à mesure que leurs gonades se développent, à nouveau des animaux A.

Si la première hypothèse était juste, il faudrait admettre que les femelles ne pondent qu'une fois, soit à 135 mm soit à 185 mm. Si la seconde hypothèse se révélait être la bonne, les femelles se reproduiraient au moins deux fois dans leur existence. Cette deuxième hypothèse semble être peu probable. Les petites femelles qui pondent à une taille moyenne de 135 mm, sont particulièrement nombreuses entre juin et août. Ce sont celles que LAFONT avait désignées sous le nom de *Sepia fischeri*. Leur partie striée est très longue, elle comporte plus de 60 % de la longueur du sépion. Ces animaux devraient parcourir un stade B en automne et se mêler, au cours de l'hiver, à la catégorie des Seiches A. Leur croissance

après la ponte, tout en étant plus lente que pendant la première année, serait accélérée par rapport à celle de la période précédant la ponte. Une Seiche A de juillet de 135 mm pourrait avoir, en octobre, une longueur de 155 à 175 mm. Dans le tableau 9, nous

TABLEAU 9  
*Longueurs absolue et relative de la partie striée  
 et nombre de stries des Seiches de juillet d'un type A peu accusé  
 et des Seiches d'octobre se rapprochant le plus du type A*

Juillet				Octobre			
Classe	% p. str.	p. str.	N	Classe	p. str.	p. str.	N
		(en mm)				(en mm)	
95	62	53	69	125	50	57	80
105	62	59	73	135	50	61	84
115	61	64	80	145	50	65	89
125	61	69	86	155	52	72	100
135	62	75	89	165	48	72	
145	64	84		175	48	76	
155	64	89		185	47	79	
165	64	94		195	46	77	

avons indiqué les formes A de juillet les moins accusées et celles d'octobre se rapprochant le plus du type A. La transformation d'A en B serait donc relativement peu importante. Mais ce tableau met en évidence que les animaux mûrs de juillet et les Seiches à gonades non développées pêchées en octobre, ne peuvent pas être les mêmes. Ou bien, les plaques seraient déposées à une vitesse telle que les dernières stries devraient former une zone extrêmement serrée — ce qui n'est pas le cas — ou bien, la longueur absolue de la partie striée des animaux d'octobre devrait être plus courte que celle des Seiches de juillet, processus irréalisable. Si cette transformation d'une Seiche de juillet d'un type A relativement peu prononcé en Seiche B peu accusée s'avère être impossible, elle est *a priori* à exclure pour les autres Seiches (tab. 10).

Les Seiches récoltées en octobre, comme d'ailleurs celles prises en novembre, ne sont, en aucun cas, les mêmes que celles qui se sont reproduites en été. Cependant, ces dernières pourraient, théoriquement, se joindre à la population d'hiver, aux animaux qui sont déjà passés au stade A; leurs gonades étant en état de maturation très avancé (tabl. 11). Dans ce cas, les Seiches d'été ne se transformeraient pas en Seiches B une fois la ponte terminée. La longueur relative de leur partie striée deviendrait seulement un peu moins

**TABEAU 10**  
*Valeurs moyennes des longueurs absolue et relative  
de la partie striée de Seiches de juillet et octobre*

Juillet			Octobre		
Classe	%		Classe	%	
	p. str.	p. str.		p. str.	p. str.
		(en mm)			(en mm)
95	63	55	125	47	54
105	63	62	135	46	57
115	67	70	145	45	59
125	68	78	155	45	64
135	67	82	165	45	68
145	68	90	175	45	71
155	67	94	185	44	74
165	69	104	195	45	79

importante, processus provoqué par une croissance plus rapide pendant la période succédant à la reproduction. Ces Seiches disparaîtraient des fonds accessibles à la pêche puisqu'elles n'ont jamais été récoltées pendant l'automne. Mais à la fin de l'hiver, on recueille effectivement un très petit nombre de femelles de grande taille qui ne sont jamais passées par un stade B (vérification par coupe longitudinale du sépion). Il semble donc que quelques rares femelles de petite taille qui pondent en été ne meurent pas et se reproduisent une seconde fois au printemps prochain. Mais, en majorité, les Seiches meurent (ou disparaissent) après la ponte.

**TABEAU 11**  
*Longueur totale, longueur de la partie striée  
et nombre de stries des femelles de juillet, janvier et février  
(valeurs moyennes)*

Juillet			Janvier			Février		
l. t.	p. str.	N	l. t.	p. str.	N	l. t.	p. str.	N
95	55	75	145	67	85	145	77	92
105	62	80	155	72	90	155	80	103
115	70	83	165	81	103	165	88	103
125	78	87	175	84	106	175	89	107
135	82	88	185	89	107	185	96	113
145	90	94	195	94	109	195	99	111

Les femelles qui se reproduisent peuvent donc être rangées dans deux groupes principaux. Les plus petites, particulièrement nombreuses en été, pondent entre mai et août. Les plus grandes mûrissent au cours de l'hiver et se reproduisent dès janvier.

En outre, on récolte en hiver quelques rares femelles de grande taille (205 - 255 mm) qui se trouvent, soit encore au stade B — et elles n'ont alors que des œufs moyens, soit tout juste au stade A, leurs œufs étant alors presque mûrs. Est-ce que ces femelles pondent pour la première fois dans leur vie malgré leur taille très importante ? Cela semble en effet être le cas puisque après avoir parcouru un stade initial A plus ou moins prolongé, elles sont restées au stade B jusqu'à ce qu'elles aient atteint une taille supérieure à 200 mm (section longitudinale du sépion).

Il apparaît donc que les femelles de *Sepia officinalis* de la Mer catalane se reproduisent, en très grande majorité, une fois dans leur vie, mais à des tailles, voire des âges différents. On distingue deux grands groupes. Le premier, le plus important, est composé de Seiches dont la longueur moyenne est de 135 mm. Ces Seiches pondent entre mai et août, elles sont particulièrement nombreuses à partir de juillet. Les Seiches du deuxième groupe, moins important, ont une taille moyenne de 185 mm, elles se reproduisent à partir de janvier. Quelques Seiches finalement ne pondent qu'à une taille de 215 mm environ, elles forment le troisième, et très petit groupe.

## 2. Mâles

A partir d'une longueur de 85 mm, les mâles peuvent avoir des spermatophores dans la poche de Needham. Mais des mâles à gonades non développées ou avec des spermatophores en formation se trouvent jusqu'à une taille de 135 mm. Les mâles qui ont dépassé cette longueur sont toujours pourvus de spermatophores.

Les très petits mâles, comme les petites femelles, sont en majorité du type A. A partir d'une longueur de 65 mm, les B deviennent plus nombreux, ils le restent jusqu'à une taille de 115 mm. Ensuite, et jusqu'aux plus grandes tailles, les mâles A sont plus abondants que les B. La figure 10 démontre que les mâles peuvent déjà être munis de spermatophores alors qu'ils se trouvent encore au stade B. Le développement des gonades et la transformation du sépion sont apparemment moins intensément liés chez eux que chez les femelles. Cela veut dire que chez les mâles, la maturation des produits sexuels ne cause pas obligatoirement un ralentissement aussi marqué de la croissance que chez les femelles. Mais il est très probable que les mâles qui sont vraiment aptes à se reproduire appartiennent tous au type A.

En effet, les mâles qui sont prêts à s'accoupler, se distinguent de ceux qui ne sont pas encore entrés dans la phase reproductrice, par des mouvements et des couleurs caractéristiques. Des bandes

blanches et noires recouvrent le dos et les bras ventraux, donnant ainsi l'impression d'une peau zébrée, alors que les couleurs sont fondues, gris-brunâtres, chez les animaux en état de repos sexuel. Le désir de s'accoupler est en outre signalé par un mouvement particulier d'un bras ventral; il est dirigé vers la femelle. En s'écartant des autres bras, la coloration zébrée est parfaitement mise en évidence. Rien de tel chez les animaux en repos. Non seulement, le bras ne porte pas cette coloration, mais, fait très important, il est beaucoup plus court que chez les mâles qui se reproduisent.

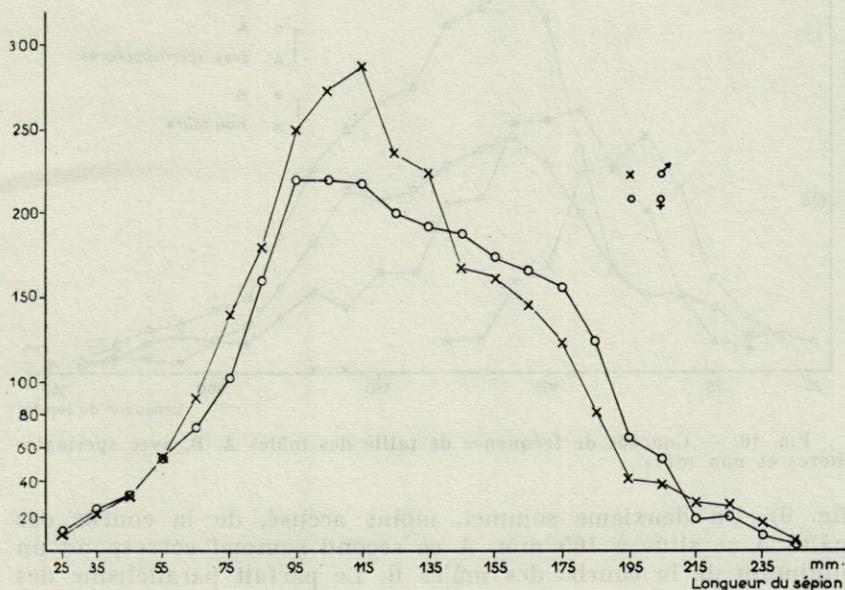


FIG. 9. — Courbes de fréquence de taille de toutes les femelles (A et B) et de tous les mâles (A et B).

Nous avons mesuré les bras ventraux d'un grand nombre de mâles A et B. Chez les individus de petite taille, à gonades non développées, la différence de la longueur des bras ventraux entre les types A et B est nulle ou insignifiante. Chez les mâles A qui ont des spermatophores dans la poche de Needham, ces bras deviennent très longs, ils peuvent atteindre la longueur dorsale du manteau. Parmi les mâles B pourvus de spermatophores, ceux dont la longueur relative de la partie striée est inférieure à 48 %, ont des bras ventraux de taille normale, mais chez ceux qui se rapprochent du type intermédiaire, les bras ventraux s'allongent très nettement. La différence de la longueur des bras ventraux chez les mâles dont la partie striée est inférieure à 48 %, et ceux dont

cette partie est supérieure à 49 %, est hautement significative ( $P = 0,001$ ). Ce fait appuie très solidement notre hypothèse, à savoir que les mâles qui se reproduisent appartiennent au type A ou se trouvent tout au moins au stade intermédiaire.

La courbe de fréquence de taille des mâles (fig. 10) révèle un premier sommet, le plus haut, à 115 mm. A ce maximum correspond celui de la courbe des mâles munis de spermatophores ainsi que celui de la courbe de tous les mâles récoltés pendant 8 ans

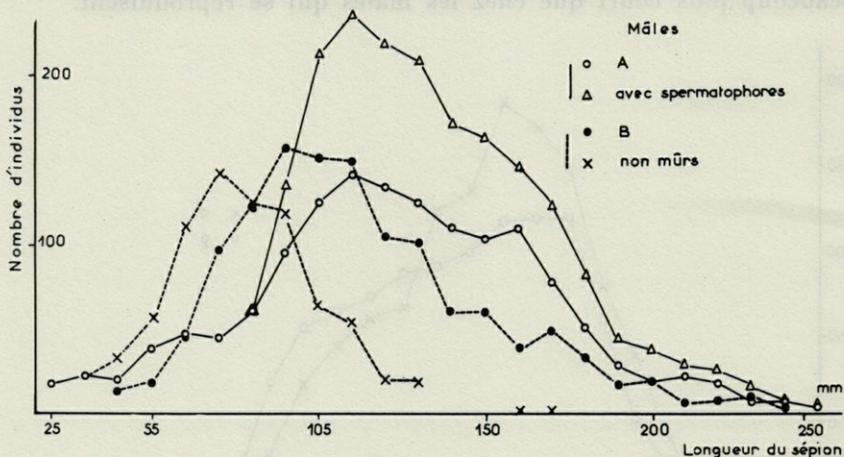


FIG. 10. — Courbes de fréquence de taille des mâles A, B, avec spermatophores et non mûrs.

(fig. 9). Un deuxième sommet, moins accusé, de la courbe des mâles A se situe à 165 mm. A ce second sommet correspond un minimum de la courbe des mâles B. Le parfait parallélisme des courbes des femelles A et des femelles mûres ne se retrouve pas chez les mâles A et ceux pourvus de spermatophores, puisque les mâles peuvent déjà être porteurs de spermatophores alors qu'ils sont encore au stade B. Cependant, il existe deux groupes distincts de mâles A. Le premier, le plus important, se reproduit à une taille moyenne de 115 mm, un second, de moindre importance, à 165 mm. Les petits mâles sont très abondants à partir de mi-avril jusqu'à la fin de la saison de ponte. Bien que les mâles murissent plus vite que les femelles et peuvent se reproduire à une taille inférieure, la taille moyenne des mâles d'été est légèrement supérieure à celle des femelles. Les grands mâles, appartenant au deuxième groupe, se reproduisent en hiver et au début du printemps, mais il n'est pas rare de récolter de grands exemplaires en été. Comme pour les femelles, il se pose la question de savoir si les petits mâles d'été sont les mêmes que les grands mâles de l'automne et de l'hiver, question à laquelle il faut répondre par la négative pour la grande

majorité parmi eux. Mais il convient de noter que les mâles qui n'ont jamais traversé un stade B, qui sont simplement passés par un stade A un peu moins accusé, sont un peu plus nombreux que les femelles. Il est donc probable que la fraction de mâles qui se reproduisent deux fois dans leur existence, est plus importante.

En outre, on récolte chez les mâles également un très petit nombre d'individus qui, malgré leur taille respectable, sont demeurés au stade B. D'aucuns ont parcouru un stade A prolongé au cours duquel ils se sont certainement reproduits; d'autres cependant ont très vite quitté le stade A initial, ils ne se sont probablement jamais accouplés.

## DISCUSSION

Nous avons essayé de résoudre le problème posé par le dimorphisme des sépions, appelés sépions A et B. Il a été démontré que ce dimorphisme n'est pas l'expression de l'existence de plusieurs races ou espèces de *Sepia officinalis*, mais qu'il traduit différents états physiologiques.

Entre avril et août, on récolte, dans la Mer catalane, dans les eaux littorales, des Seiches mûres ou en état de maturation sexuelle avancé dont le sépion est caractérisé par une longue partie striée. Mais on capture également, plus au large, des Seiches à gonades non développées; la partie lisse de leur sépion est plus longue que la partie striée. Les Seiches mûres, appartenant donc toutes au type A, disparaissent à la fin de l'été. Les Seiches du type B se rapprochent du rivage, leurs gonades commencent à se développer, la partie striée de leurs sépions devient progressivement plus longue. Ces Seiches se transforment au cours de l'hiver du type B en type A. Chez les femelles, cette transformation précède, sans exception aucune, la maturation des produits sexuels.

Toutes les petites Seiches, celles dont la longueur totale du sépion est inférieure à 35 mm, ont des sépions dont la partie striée est plus longue que la partie lisse; elles appartiennent à la catégorie A. Elles passent ensuite, en très grande majorité, par un stade B qui peut être plus ou moins prolongé, plus ou moins accusé. Même chez celles qui n'entrent pas dans un stade B, la longueur relative de la partie striée diminue passagèrement. Toutes les Seiches se transforment finalement en animaux du type A. Cette transformation, assez régulière au début, est très accélérée dans les derniers stades, juste avant que la maturation sexuelle ne soit atteinte.

La question d'une éventuelle signification physiologique d'une partie striée courte ou longue vient tout naturellement à l'esprit. Le comportement de l'animal, se trouve-t-il changé si la longueur de la partie striée de son sépion augmente ?

La fonction des plaques calcaires, ou, plus exactement, des « chambres » formées par l'épithélium coquillier a été brillamment démontrée par plusieurs auteurs anglais, DENTON, GILPIN-BROWN et HOWARTH (1961).

Les Seiches sont capables de varier la densité de leur sépion. La densité normale d'une Seiche flottant entre deux eaux est de 0,6. Elle peut être augmentée par du liquide pompé dans les chambres. Ce liquide comprime le gaz contenu dans le sépion. D'autre part, le sépion est rendu plus léger par l'expulsion de liquide, le gaz se répand à nouveau. Le liquide entre et sort uniquement par la partie striée, appelée "siphuncular wall" par les auteurs anglais. Les cloisons des chambres étant étanches, le liquide ne peut circuler qu'à l'intérieur de chaque chambre.

La chambre la plus récemment formée est entièrement remplie de liquide. Au fur et à mesure que d'autres chambres sont déposées, le liquide est remplacé par du N, à basse pression d'abord (env. 4 atm.). La pression augmente vers l'extrémité postérieure du sépion, les 9° et 10° chambres contiennent du N dont la pression est de 8 atm. Les chambres plus anciennes sont remplies de liquide et de gaz, le premier étant situé vers le siphuncular wall, donc ventralement. Les chambres formées les premières, les plus petites, ne contiennent que du liquide.

Le changement de densité s'effectue sous l'influence de la lumière. Dans l'obscurité, les Seiches se maintiennent à la surface ou entre deux eaux. Exposées à la lumière, elles gagnent le fond.

On peut admettre qu'une longue partie striée, donc une longue partie perméable au liquide, augmente les possibilités d'un changement de densité, celui-ci peut se réaliser plus rapidement. Les Seiches seraient donc particulièrement mobiles juste avant d'atteindre la maturation sexuelle, ce qui leur permet d'effectuer des mouvements verticaux rapides. Nous savons, en effet, que les Seiches qui viennent pondre dans les eaux côtières se retirent assez brusquement en profondeur si les conditions météorologiques ne leur conviennent pas. En outre, il est possible que les produits sexuels changent le poids spécifique normal de l'animal et que ce poids modifié nécessite de plus grandes possibilités d'adaptation. Toujours est-il qu'une longue partie striée permet un changement plus rapide de la densité du sépion et que cette possibilité se trouve réalisée au moment de la maturation définitive des produits sexuels.

Les transformations dans les deux sens, A - B et B - A, sont réglées par la relation des vitesses de formation et de dégénération

de l'épithélium coquillier qui forme les cloisons calcaires. Pour qu'une Seiche A devienne B, il faut que la vitesse de formation dépasse le double de celle de résorption. Une Seiche B, au contraire, passe au stade A lorsque la vitesse de formation n'atteindra plus le double de celle de résorption. La relation des vitesses de formation et dégénération dépend, en premier lieu, de la croissance absolue de l'épithélium coquillier. La vitesse de résorption n'intervient qu'en second lieu. Le nombre de plaques déposées dans une unité de temps ne joue pas de rôle, bien qu'il ne soit pas identique chez les deux formes, le rythme du dépôt étant quelque peu ralenti chez les A. Une croissance accélérée conduit aux formes B, une croissance ralentie, au contraire, renverse l'équilibre en faveur de la vitesse de résorption, le sépion devient du type A. La cause de la transformation de B en A est donc finalement le ralentissement de la croissance. Le facteur responsable de ce changement de vitesse est la maturation des produits sexuels.

Il serait d'ailleurs sans doute plus juste de dire « le principal facteur ». Si nous sommes persuadée que le ralentissement de la croissance est effectivement dû, principalement, à la maturation des produits sexuels, d'autres facteurs peuvent intervenir dans le règlement de la croissance. L'abondance de nourriture, p. ex. serait à considérer. Mais si elle est importante à l'échelon individuel, elle peut être tenue pour négligeable quand il s'agit d'une population, et à plus forte raison, quand il s'agit de plusieurs populations, c'est-à-dire, si les recherches s'étendent à un certain nombre d'années. Plus importantes nous paraissent les conditions du milieu, les facteurs externes. Nous y reviendrons.

Une grande partie des femelles se reproduit à une taille moyenne de 135 mm, les autres ont environ 185 mm quand elles pondent et quelques exemplaires se reproduisent à une taille de 215 mm. Il est très probable qu'en majeure partie, les femelles ne pondent qu'une seule fois dans leur existence.

Une question se pose alors : pourquoi les femelles murissent-elles à des tailles si différentes ? Quelles sont les femelles qui se reproduisent à 135 mm, lesquelles ne pondent qu'à 185 mm ? Ce problème n'a pas encore trouvé de solution irréfutable. Nous proposons l'hypothèse suivante : les femelles qui pondent en été, entre juin et août (septembre) sont les premières nées de l'année précédente. Elles sont issues d'œufs déposés entre février et mai, les éclosions ont eu lieu à partir d'avril. Arrivées au stade de la maturation sexuelle, à une taille moyenne de 135 mm, elles sont âgées de 14 à 16 mois.

Les femelles qui quittent les œufs entre août et octobre (novembre), qui proviennent donc de pontes tardives, n'arrivent pas à maturation pendant l'année qui succède à celle de leur naissance :

elles ne pourront se reproduire qu'à partir de fin janvier de l'année suivante. Elles seront alors âgées de 18 mois environ, leur taille moyenne sera de 185 mm.

Les Seiches qui naissent au printemps d'œufs déposés tôt dans l'année, grandissent pendant l'été à des températures assez élevées; leur croissance est rapide (tabl. 4, transformation des petites Seiches de mai). On peut admettre un léger ralentissement en hiver, causé par des températures plus basses. A la fin de l'hiver, les gonades murissent, la croissance s'en trouve très nettement ralentie. Les Seiches se reproduiront en été.

Les Seiches issues de pontes tardives grandissent pendant l'hiver à un taux de croissance sans doute moins élevé que celui des animaux qui passent les premiers mois de leur existence en été. Il s'agit des Seiches B qui se rapprochent de la côte dès juin. Ayant déjà atteint, en automne, une certaine taille, leurs gonades se développent, la croissance est ralentie de ce fait, et sans doute également, à un moindre degré, par la baisse de température. Les animaux se transforment en animaux A et se reproduisent dès fin janvier.

Après avoir terminé le présent mémoire, nous avons pu prendre connaissance d'un très récent travail de RICHARD (1966) sur l'influence de la température dans la croissance de *Sepia officinalis*. L'auteur a élevé trois lots de Seiches, pendant 8 mois, à partir de l'éclosion, à trois températures différentes : 20 °C, 15 °C et 10 °C, toutes les autres conditions expérimentales étant rigoureusement identiques pour les trois lots. Pour le premier lot, l'accroissement comportait 148,2 mm en 8 mois, soit 18,5 mm par mois. Les Seiches élevées à 15 °C ont grandi de 68,4 mm en 8 mois, soit de 8,5 mm par mois. Le taux de croissance mensuel des Seiches du troisième lot était de 5,9 mm. Ces expériences démontrent de façon très nette que la température est le principal facteur externe impliqué dans la croissance des Seiches pendant les premiers mois de leur existence.

Si notre hypothèse est donc juste, cela veut dire que la cause d'une maturation « précoce » ou « tardive » est finalement d'ordre écologique. Mais la diversité des conditions n'a pas conduit à la naissance de différentes races ou espèces. Tous les animaux passent d'un stade initial A par un stade B (ou un stade A moins accusé) pour redevenir des animaux A. Il faut bien dire d'ailleurs qu'il n'existe pas deux périodes de ponte bien délimitées, mais une seule période de reproduction très longue, s'étendant de fin janvier à fin août. Il est impossible de fixer un moment précis à l'intérieur de cette période qui séparerait les Seiches à maturation précoce de celles à maturation tardive.

On ne peut cependant pas exclure la possibilité que la cause de la maturation à différentes tailles ne soit pas d'ordre écologique mais génétique. Il se pourrait, théoriquement, qu'une partie de la ponte de chaque Seiche, qu'elle ponde tôt ou tard dans l'année, contienne des animaux à maturation précoce, une autre partie de la ponte des animaux à maturation tardive. Seul l'élevage de Seiches issues de pontes de printemps et de pontes d'été que l'on conduirait jusqu'à la reproduction, en respectant les conditions de leur milieu habituel, saurait résoudre le problème. Mais d'ores et déjà, nous accordons peu de crédit à cette hypothèse.

Quoi qu'il en soit, un fait est acquis. Il n'existe, en Méditerranée, qu'une seule espèce de *Sepia officinalis*. Il était, certes, séduisant de voir dans le dimorphisme du sépion l'expression de l'existence de plusieurs races, mais ce dimorphisme traduit, dans le cas de *Sepia officinalis*, des états physiologiques.

## RÉSUMÉ

Les très jeunes Seiches (jusqu'à 35 mm de longueur dorsale du manteau) sont toutes du type A; la partie striée de leur sépion est plus longue que la partie lisse. En grandissant, elles deviennent des animaux à courte partie striée (type B) qui eux, se transforment de nouveau en Seiches A, au cours de l'hiver, au fur et à mesure que leurs gonades mûrissent.

La transformation dans les deux sens, A - B et B - A, est réglée par la relation des vitesses de formation et de dégénération de l'épithélium coquillier qui sécrète les plaques calcaires du sépion. Cette relation est déterminée en premier lieu par la vitesse de croissance absolue de l'épithélium. Une croissance accélérée conduit au stade B, une croissance ralentie au stade A. Le principal facteur responsable du changement de vitesse de croissance est la maturation des produits sexuels.

Les sépions A et B ne représentent donc pas deux races ou espèces mais traduisent différents états physiologiques. Il n'existe qu'une seule espèce de *Sepia*, *Sepia officinalis* en Méditerranée.

### SUMMARY

Very young cuttle-fishes (up to 35 mm dorsal length of the mantle) always belong to A - type; the scratched part of their cuttle-bone is longer than the smooth one. During their growth, they become animals with a short scratched part (B - type); in the winter, they again turn into A - type as their gonads mature.

Transformation into the two ways A - B and B - A is determined by the relation between formation and degeneration speeds of the shelly epithelium which secretes the cuttle-bone calcareous plates. First of all, this relation is determined by the absolute growth speed of the epithelium. An accelerated growth leads to B - stage, a decreasing one to A - stage. The main factor responsible for the change of growth speed is the ripening of the sexual products.

The A and B cuttle-bones do not intend two races or species, but demonstrate the presence of different physiological stages. There is only one species of *Sepia* in the Mediterranean, *Sepia officinalis*.

### ZUSAMMENFASSUNG

Die ganz jungen Sepias (bis 35 mm dorsaler Mantellänge) gehören alle dem Typ A an; der gestreifte Teil ihres Schulpes ist länger als der glatte. Die Tiere wachsen, ihr Schulp verändert sich, der glatte Teil wird länger als der gestreifte (Typ B). Im Laufe des Winters, mit zunehmender Reifung der Geschlechtsprodukte, verwandeln sich diese Sepias wiederum in Tiere vom Typ A. Es sind die gleichen, die im Frühling in die küstennahen Gewässer kommen um dort zu laichen.

Die Verwandlung in beiden Richtungen, A - B und B - A, hängt vom Verhältnis der Bildungs- und Degenerationsgeschwindigkeit des Schalenepithels ab das die Kalkplatten des Schulpes ausscheidet. Das Verhältnis dieser beiden Geschwindigkeiten wird in allererster Linie von der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit des Epithels bestimmt. Ein schnelles Wachstum führt zum Typ B, ein langsames zum Typ A. Verantwortlich für die Änderung der absoluten Wachstumsgeschwindigkeit ist in erster Linie die Reifung der Geschlechtsprodukte.

Die Schulpes A und B stellen also nicht zwei verschiedene Arten oder Rassen dar, sondern sie sind Ausdruck verschiedener physiologischer Zustände. Es gibt im Mittelmeer nur eine einzige Art von *Sepia*, *Sepia officinalis*.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W., 1940. Les races de la Seiche commune (*Sepia officinalis* Linné). *Bull. Soc. Zool. France*, 65 : 125-131.
- ADAM, W., 1941. Résultats scientifiques des croisières du Navire-école belge « Mercator ». I. Cephalopoda. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, sér. 2, 21 : 83-162.
- APPELLÖF, A., 1893. Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. K. *Svenska Vetensk. Akad. Handl.*, 25 (7) : 1-106.
- CHOE, S., 1963. Daily age markings on the shell of Cuttlefishes. *Nature* (G.B.), 197 (4864) : 306-307.
- COZZI, S., 1938. Prime ricerche sulla *Sepia* del Mar Ligure. *Boll. Mus. Labor. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Genova*, 18 : 125-127.
- CUÉNOT, L., 1917. *Sepia officinalis* est une espèce en voie de dissociation. *Arch. Zool. exp. gén.*, 56 : 315-346.
- CUÉNOT, L., 1927. Contribution à la faune du bassin d'Arcachon. IX. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 24 : 269-282.
- CUÉNOT, L., 1933. La Seiche commune de la Méditerranée, étude sur la naissance d'une espèce. *Arch. Zool. exp. gén.*, 75 : 319-330.
- DENTON, E.J. et J.B. GILPIN-BROWN, 1961. The buoyancy of the Cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 41 : 319-342.
- DENTON, E.J. et J.B. GILPIN-BROWN, 1961. The effect of light on the buoyancy of the Cuttlefish. *Ibid.*, 41 : 343-350.
- DENTON, E.J. et J.B. GILPIN-BROWN, 1961. The distribution of the gas and liquid within the cuttlebone. *Ibid.*, 41 : 365-381.
- DENTON, E.J., J.B. GILPIN-BROWN et J.V. HOWARTH, 1961. The osmotic mechanism of the cuttlebone. *Ibid.*, 41 : 351-364.
- DENTON, E.J. et D.W. TAYLOR, 1964. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia officinalis*. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 44 (1) : 203-207.
- FISCHER, P., 1875. Catalogue des Nudibranches et Céphalopodes des côtes océaniques de la France. 3<sup>e</sup> suppl. *J. Conch. Paris*, 23 : 204-214.
- GHIRARDELLI, E., 1947. Considerazioni sull'influenza della pesca con le nasse sulla biologia delle specie costiere. *Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol.*, 2 (n.s.) (1), 6 pp.
- GHIRARDELLI, E., 1947. Nota sulla variazioni delle Seppie durante il periodo estivo. *Ibid.*, 11 pp.
- GHIRARDELLI, E., 1947. La pesca delle seppie con le nasse nella provincia di Pesaro. *La pesca italiana*, 8 (n.s.) (5).
- GHIRARDELLI, E., 1947. Le associazioni biologiche delle nasse da Seppie. *Note Labor. biol. mar. Fano*, 1 (4).
- GHIRARDELLI, E., 1950. Ulteriori osservazioni su « *Sepia officinalis* » del medio Adriatico. *Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol.*, 5 (2) : 180-201.
- GRIMPE, G., 1925. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. *Zool. Inst. Univ. Leipzig*, 16 et *Wiss. Meeresunt. Kiel*, N.F., 16, III (1) : 1-124.
- JATTA, G., 1896. I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 23.

- LAFONT, A., 1868. Journal d'observations faites sur les animaux marins du bassin d'Arcachon pendant les années 1866-1868. *Act. Acad. Sci. Bordeaux*, 30 : 630.
- LAFONT, A., 1869. Notes sur une nouvelle espèce de *Sepia* des côtes de France. *J. Conch. Paris*, 17 : 11-14.
- LAFONT, A., 1871. Note pour servir à la faune de la Gironde contenant la liste des animaux dont la présence a été constatée à Arcachon pendant les années 1869-1870. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 28 : 273.
- LATAGU, H., 1888. Caractères distinctifs de l'espèce et du sexe dans les coquilles types de 4 *Sepia*. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 42 : 105.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer catalane. *Vie et Milieu*, suppl. 13 : 1-285.
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 35, 1. Teil, I. Systematik.
- RICHARD, A., 1966. La température, facteur essentiel de la croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, sér. D : 1138-1141.
- SAVASTANO, A., 1927. Contributi alla conoscenza dei caratteri sessuali secondari dei Cefalopodi (*Sepia officinalis*, *Sepia orbignyana*). *Riv. Biol.*, 9 : 179-212.
- YAGI, T., 1960. Studies on the identification method of races in *Sepia esculenta* Hoyle by using the locular index of shells. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 26 (7) : 640-645.
- YAGI, T., 1960. On the growth of the shell in *Sepia esculenta* Hoyle caught in Tokyo Bay. *Ibid.*, 646-652.

Manuscrit reçu le 12 mars 1965.