HAL
open science

MORPHOLOGIE ET BIOMÉTRIE DES MANDIBULES DE QUELQUES CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

Katharina Mangold, Pio Fioroni

To cite this version:

Katharina Mangold, Pio Fioroni. MORPHOLOGIE ET BIOMÉTRIE DES MANDIBULES DE QUELQUES CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS. Vie et Milieu , 1966, pp.1139-1196. hal-02947266

HAL Id: hal-02947266

https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02947266v1

Submitted on 23 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.

MORPHOLOGIE ET BIOMÉTRIE DES MANDIBULES DE QUELQUES CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

par Katharina MANGOLD et Pio FIORONI (1)

SOMMAIRE

Les auteurs ont étudié la forme et le développement des mandibules de 18 espèces de Céphalopodes méditerranéens. Malgré l'existence de variations individuelles, de modifications ontogéniques et de dimorphisme sexuel, l'identification des espèces est possible d'après les mandibules. La croissance relative des mandibules est régulière, et strictement liée à la taille de l'animal.

I. INTRODUCTION

Jusqu'à une période très récente, l'attention accordée aux mandibules des Céphalopodes — plus communément appelées becs — était assez limitée. En décrivant une espèce, certains auteurs ont consacré quelques mots à la morphologie du bec ou en ont donné une figure, souvent très valable (p. ex. NAEF, 1923). Cependant, un ouvrage sur les mandibules des Céphalopodes en général faisait défaut et la valeur systématique de cet organe n'était, à quelques exceptions près, point prise en considération. Ceci peut paraître d'autant plus surprenant que les becs sont, pour un bon nombre

(1) avec l'aide financière du Fonds national suisse pour la Recherche scientifique.

de Céphalopodes, les seuls organes solides (abstraction faite de la radula), les seuls aussi qui ne se décomposent pas, ou dans une mesure très restreinte seulement, après la mort de l'animal.

Tous les Céphalopodes possèdent des becs. Ils sont assez faiblement développés chez *Amphitretus, Grimpella* et *Argonauta,* mais ils sont toujours présents. Ainsi, tout prédateur de Céphalopodes : Odontocètes, Phoques, gros Poissons, devient une précieuse source de renseignement sur la distribution et la biologie des Céphalopodes puisque les becs restent longtemps, inattaqués par les sucs gastriques, dans leurs estomacs. Mais pour que les renseignements soient valables, il faut que l'on puisse identifier ces mandibules.

Il y a quelques années, les mandibules des Céphalopodes ont brusquement fait parler d'elles. Lors de nombreuses croisières déjà, elles avaient été récoltées dans les échantillonnages de sédiment (draguage, carottage, etc...). En 1959 et 1962, Belyaev publiait les découvertes faites par le navire océanographique russe, le « Vitiaz » : des centaines de milliers de becs avaient été recueillis dans le Pacifique, l'Océan indien et plus particulièrement dans la Mer d'Arabie et le Golfe d'Aden. Cette concentration de mandibules (jusqu'à 15 000 par mètre carré) a non seulement révélé l'existence de courants mais a donné en même temps des indications sur leur direction, leur vitesse, etc... Pour le teuthologiste, ces récoltes peuvent fournir d'appréciables renseignements qu'il serait en mal d'obtenir par la pêche des seuls animaux vivants, et notamment sur la distribution géographique et régionale des différentes espèces, leur abondance, leurs migrations et concentrations à un endroit déterminé à certaines périodes (en vue de la reproduction, p. ex.), leur croissance, leur taille maxima, etc...

Clarke (1962) qui avait parfaitement compris l'importance des renseignements que cette double possibilité de récoltes — sédiments et contenus stomacaux — pouvait livrer, s'est attaqué à la tâche de l'identification des becs. Il a suivi leur croissance et les modifications qu'ils subissent au cours de l'existence des animaux. Nous lui devons un très beau travail consacré en premier lieu aux Céphalopodes pélagiques, les Architeuthacés, qui constituent la principale nourriture des Baleines et Poissons mangeurs de Céphalopodes. Mais l'auteur a étendu son étude aux autres groupes : Loliginacés, Sepiidés et Octopodes.

La portée de recherches sur les mandibules est d'autant plus grande que l'identification est plus précise et ne concerne pas seulement la famille, mais le genre et même l'espèce. C'est dans le but d'une identification spécifique que nous avons entrepris ce travail. Nous n'avons pas récolté des becs isolés, mais essayé de donner une description aussi caractéristique que possible des mandibules d'une espèce parfaitement déterminée. Nos recherches ont porté sur 18 espèces méditerranéennes, toutes recueillies dans la région de pêche de Port-Vendres et de Rosas (Mangold-Wirz, 1963).

Notre travail est divisé en deux parties, une partie morphologique et une partie biométrique.

La première contient un chapitre consacré à la morphologie des mandibules des animaux adultes, un deuxième chapitre traite des changements de forme et de pigmentation qui interviennent au cours de la croissance. Elle se termine par une clé de détermination des 18 espèces.

Nous pouvons démontrer d'une part qu'en disposant d'un matériel important, il est possible de déterminer une espèce — au moins celles

considérées ici — d'après ses mandibules supérieure et inférieure. CLARKE s'en tenait à la détermination de la famille ou du genre; il n'avait pas à sa disposition un nombre d'individus aussi élevé par espèce.

D'autre part, nos résultats mettent en évidence qu'à l'intérieur d'une espèce, la variabilité est aussi importante pour les mandibules que pour tout autre organe. Il y a des espèces où ces variabilités sont négligeables, chez d'autres, au contraire, elles sont assez importantes. Avant CLARKE, seul ROBSON avait insisté sur ce fait qui l'avait d'autant plus frappé que le bec est précisément un des seuls organes solides des Céphalopodes.

La possibilité de la diagnose d'une espèce par les mandibules n'est pas seulement un moyen précieux pour identifier les espèces récentes. Les becs sont, avec la radula (la coquille et les cercles chitineux des ventouses là où ils existent) les seuls témoins fossiles. CLARKE avait, à juste titre, attiré l'attention sur la possibilité de suivre l'évolution de certaines familles de Céphalopodes par la comparaison des becs fossiles et récents.

La deuxième partie de notre travail est consacrée aux dimensions et à la croissance relatives des mandibules. La grandeur de référence ne sera pas le poids de l'animal (CLARKE), trop variable à notre avis, mais la longueur dorsale du manteau. En effet, nous avons pu constater à maintes reprises que des animaux mal nourris perdent extrêmement vite de leur poids alors que la longueur du manteau ne diminue pas.

Les dimensions relatives n'ont pas été utilisées pour la diagnose des espèces.

Ce sont les excellentes conditions de travail trouvées au Laboratoire Arago qui nous ont permis de réaliser cette étude. Que les Directeurs successifs de ce Laboratoire, MM. les Professeurs G. PETIT et P. DRACH ainsi que leurs collaborateurs veuillent bien trouver ici l'expression de notre vive gratitude.

Nous tenons à remercier tout particulièrement M. le Professeur A. PORTMANN de l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner à nos recherches. Nos remerciements s'adressent finalement à Mme E. FIORONI-SANDMEYER pour les figures qui illustrent la clé de détermination et à M. F. MEIER pour les photographies.

II. MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les mandibules de 18 espèces, dont 6 Octopodes et 12 Décapodes (en tout 1 278 individus) ont été examinées. Dans le tableau 1, nous avons indiqué pour ces 18 espèces les abréviations souvent employées dans le texte, le nombre d'animaux juvéniles, de mâles et de femelles ainsi que la longueur dorsale du manteau du plus petit et du plus grand exemplaire de ces trois catégories. Par « animaux juvéniles », nous désignons, dans ce premier tableau, ceux dont la distinction extérieure du sexe n'est pas possible. Dans le texte, le terme sera employé d'une façon plus générale, il qualifiera les becs des jeunes animaux.

Pour chaque espèce les mandibules types sont décrites et dessinées. Les variations individuelles se trouvent résumées sous forme de tableau, leurs descriptions sont condensées dans un petit texte.

Pour décrire les mandibules, nous nous sommes limités, dans la mesure du possible, aux caractères revêtant une importance capitale pour la détermination des espèces méditerranéennes. Ainsi, nous n'avons pas tenu compte de tous les caractères énumérés par CLARKE. Mais nous avons été amenés à créer quelques nouveaux termes. Ceux utilisés par CLARKE et repris par nous ont été traduits le plus fidèlement possible.

Les nouveaux termes sont définis dans le tableau 2. Ce sont : le capuchon, le crochet, les stries d'accroissement et les stries longitudinales.

CLARKE, pour étudier la croissance relative, avait mesuré 4 dimensions de la mandibule supérieure et 5 dimensions de la mandibule inférieure (longueur du rostre, du capuchon (hood), de la crête et de l'aile). Nous en avons utilisé deux seulement, celles qui nous semblent être les plus importantes : la longueur du capuchon et celle de la crête (fig. 1).

PARTIE MORPHOLOGIQUE

1. MORPHOLOGIE DES MANDIBULES

Les diverses parties des mandibules supérieure et inférieure (fig. 1, tabl. 2) sont décrites, les principales différences entre les espèces sont mises en valeur. Pour chaque partie, nous énumérons les plus importantes variations individuelles à l'intérieur d'une espèce (tabl. 3).

TABLEAU 1

espèce	abréviation	nombre et tailles des animaux examinés					
		juv.		mâles		femelles	
		Nr.	M.d. en mm	Nr.	M.d. en mm	Nr.	M.d. en mm
Illex coindetii	L.c.			29	87 - 186	28	125 - 252
Todaropsis eblanae	T.e.			9	111 - 141	5	133 - 196
Todarodes sagittatus	T.s.	1	190	20	168 - 340	41	140 - 400
Loligo vulgaris	L.v.	12	56 - 93	12	136 - 252	14	135 - 270
Alloteuthis media	A.m.	8	27 - 50	39	42 - 80	51	38 - 112
Sepia officinalis	S.o.			41	36 - 257	32	44 - 215
Sepia orbignyana	S.or.			31	37 - 80	53	36 - 92
Sepia elegans	S.e.			32	22 - 57	47	23 - 66
Rossia macrosoma	R.m.			19	24 - 57	30	46 - 75
Rossia caroli	R.c.			23	32 - 50	32	29 - 63
Sepiola robusta	S.r.	2	8 - 10	27	11 - 22	28	10 - 25
Sepietta oweniana	S.ow.			11	15 - 32	20	18 - 38
Octopus vulgaris	O.v.			87	32 - 210	40	55 - 175
Octopus salutii	O.s.			36	40 - 108	43	40 - 125
Pteroctopus tetracirrhus	P.t.			25	40 - 117	40	40 - 156
Bathypolypus sponsalis	B.sp.			20	35 - 56	29	36 - 76
Eledone moschata	E.m.			30	72 - 142	39	46 - 147
Eledone cirrosa	E.c.			64	46 - 108	128	46 - 163

Tableau 2
***Terminologie* (voir aussi fig. 1)**

partie morphologique CLARKE	MANGOLD - FIORONI	définition des termes nouvellement créés
	capuchon (ca.)	toute la partie rostrale (antérieure) des deux mandibules, nettement détachée des parois latérales. Le capuchon comprend le rostre, l'épaule, l'aile et le crochet.
rostre	rostre (r.)	
shoulder	épaule (é.)	
wing	aile (a.)	
	crochet (mandibule supérieure seulement) (cr.)	pointe postérieure du capuchon
	angle postérieur (a.p.)	échancrure plus ou moins profonde située sur le bord postérieur du capuchon
lateral wall	paroi latérale (p.l.)	
crest	crête (c.)	
jaw angle	angle mandibulaire (a.m.)	
	stries d'accroissement (st.a.)	stries visibles sur certaines mandibules, formées, soit par une pigmentation, soit par une chitinisation
	stries longitudinales (st.l.)	fines stries ou crêtes propres à la presque totalité des mandibules, rangées parallèlement à la crête sur les parois latérales, prenant une direction dorso-ventrale sur le capuchon
partie biométrique		
hood length	longueur du capuchon (a) } mand. sup.	de la pointe du rostre à l'extrémité du crochet
crest length	longueur de la crête (b) } mand. sup.	
hood length	longueur du capuchon (c) } mand. inf.	
crest lenght	longueur de la crête (d) } mand. inf.	

TABLEAU 3

Variations individuelles et modifications ontogéniques

	Variations morphologiques												modifications ontogéniques	Variations de couleurs		
	Mandibule supérieure						Mandibule inférieure									
	rostre	angle mand.	épaule	aile	crochet	paroi et crête	rostre	angle mand.	épaule	aile	crochet	paroi et crête		nombre des variations de couleur	intensité de pigmentation	extension de pigmentation
T.s.	+			+	+			+					-	-	+	+
I.c.	+			+	+			+					+	-	+	+
T.e.													-	-	-	+
L.v.	+				+			+		+			.	2	+	+
A.m.		+	+		+			+				+	.	3	+	-
S.o.				+		+		+			+		.	2	-	+
S.or.	+					+		+		+		+	-	-	+	-
S.e.	+	+	+	+	+	+		+		+			-	2	+	+
R.m.			+		+	+		+				+	-	2	+	+
R.c.			+			+		+					-	2	-	-
S.r.	+		+			+		+			+	+	.	-	-	-
S.ow.			+			+		+		+		+	-	2	-	-
O.v.	+		+	+	+	+	+	+				+	+	2	-	+
O.s.	+		+			+		+	+	+		+	+	2	-	+
P.t.	+	+	+		+	+	+	+		+		+	+	2	+	+
B.sp.			+		+	+	+	+		+			-	2	-	+
E.m.	+		+			+		+				+	+	2	+	+
E.C.	+		+			+	+	+				+	+	2	+	+

-, variations inexistantes ; ., variations peu importantes ; +, variations importantes.

Le matériel n'étant pas assez abondant, les variations morphologiques de *Todaropsis eblanae* ne sont pas indiquées.

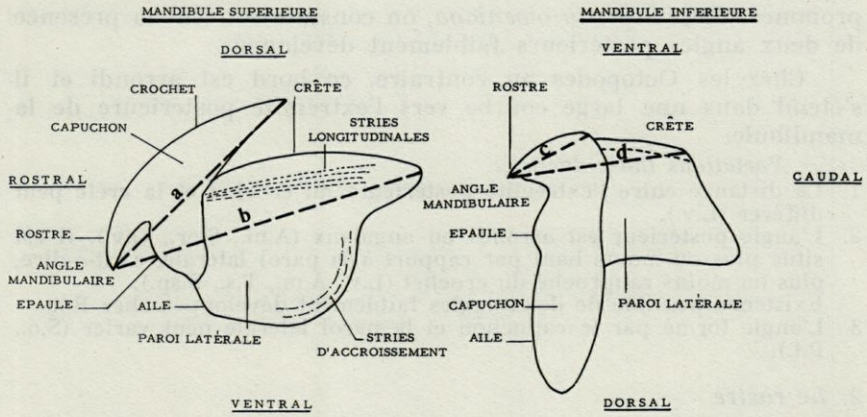


FIG. 1. — Schéma de la mandibule supérieure et de la mandibule inférieure des Céphalopodes. a, longueur du capuchon de la mandibule supérieure; b, longueur de la crête de la mandibule supérieure; c, longueur du capuchon de la mandibule inférieure; d, longueur de la crête de la mandibule inférieure.

A. *Morphologie*

Les deux mandibules se composent du capuchon, de formation dure, dont la fonction essentielle est celle de mordre, et des parois latérales, de consistance plus souple qui servent en premier lieu de point d'attache aux muscles mandibulaires.

Du point de vue systématique, le capuchon revêt une plus grande importance que les parois latérales. Contrairement à ce que pense CLARKE, la mandibule supérieure donne autant de caractères taxonomiques valables que la mandibule inférieure (voir p. 1149). Le plus souvent, les deux mandibules sont ornées de fines stries ou crêtes longitudinales. Celles des Octopodes (à l'exception d'O.s.) sont en outre pourvues de protubérances plus ou moins développées. Chez beaucoup d'espèces, les stries d'accroissement sont parfaitement visibles, surtout celles de la paroi latérale (S.o., jeunes S.e., S.or., S.ow., R.m., O.v., O.s., B.sp.).

Mandibule supérieure

1. *Le capuchon*

Très grand chez les Décapodes où il s'élève au-dessus de la crête, se détachant ainsi des parois latérales, il est petit chez les Octopodes où il repose sur la crête et épouse étroitement les parois latérales (exception : B.sp.).

Le bord postérieur du capuchon est très largement échancré chez les Décapodes, il forme, chez les Loliginacés, un angle assez

prononcé. Chez *Sepietta oweniana,* on constate souvent la présence de deux angles postérieurs faiblement développés.

Chez les Octopodes au contraire, ce bord est arrondi et il s'étend dans une large courbe vers l'extrémité postérieure de la mandibule.

Variations individuelles :

1. La distance entre l'extrémité postérieure du crochet et la crête peut différer (L.v.).
2. L'angle postérieur est arrondi ou anguleux (A.m., S.or., O.v.). Il est situé plus ou moins haut par rapport à la paroi latérale, c'est-à-dire, plus ou moins rapproché du crochet (L.v., A.m., T.s., B.sp.). Existence possible de deux angles faiblement développés chez R.m.
3. L'angle formé par le capuchon et la paroi latérale peut varier (S.o., P.t.).

2. *Le rostre*

C'est la partie mordante des mandibules. Le rostre est court chez beaucoup d'Octopodes, particulièrement chez *Eledone mo-*

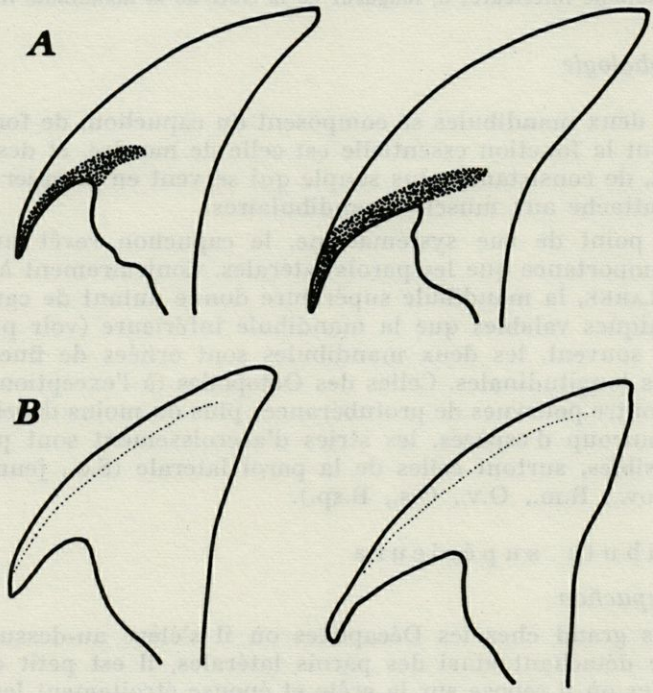


FIG. 2. — Variations individuelles du rostre de la mandibule supérieure. *A, Illex coindetii,* deux femelles de 185 et 225 mm de longueur dorsale du manteau; *B, Sepiola robusta,* deux femelles de 20 et 19 mm de longueur.

schata, il est, par contre, assez long chez *Octopus salutii* ainsi que chez l'une des Sépiolidés : *Sepietta oweniana.*

Le rostre peut être obtus (S.o., S.e., S.ow., S.r., O.v.) ou pointu (Ommatostréphidés, Loliginacés, les deux espèces du genre *Rossia*).

Son bord ventral peut être droit (R.c.) ou arrondi (O.s.).

Variations individuelles :

1. Longueur très variable (fig. 2 — I.c., T.s., S.or., S.r., O.v., O.s.).
2. Pointe du rostre obtuse ou aiguisée, avec tous les stades intermédiaires (S.e., O.v., O.s.).
3. Bord ventral droit ou courbé (L.v., P.t., E.m.). Chez *Octopus vulgaris,* ce bord est souvent garni d'une proéminence en forme de crête. L'extrême pointe du bord ventral peut être cassée (fig. 3 — P.t., E.c.).

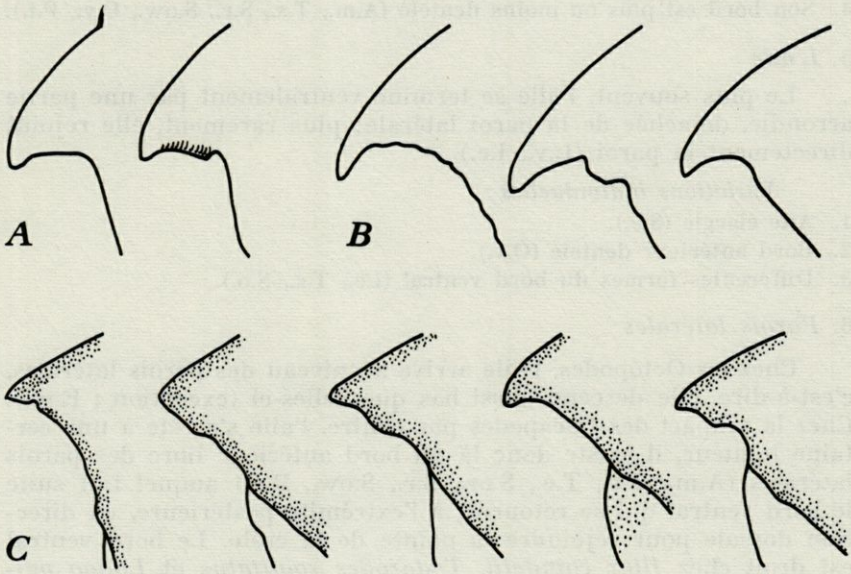


Fig. 3. — Variations individuelles de la mandibule supérieure chez les Octopodes. *A, Octopus vulgaris,* on remarque la crête du bord inférieur du rostre; *B, Pteroctopus tetracirrhus,* la forme de l'angle mandibulaire diffère; *C, Eledone moschata,* le rostre peut avoir différents contours, la limite de la zone pigmentée est variable.

3. *L'angle mandibulaire*

Cet angle se trouve à la conjoncture du bord ventral du rostre et du bord de l'épaule. Chez *Loligo vulgaris, Illex coindetii* et *Todarodes sagittatus,* il présente une entaille en forme de virgule.

Variations individuelles :

L'ampleur de cet angle peut différer, la différence étant en partie causée par les diverses formes du rostre (S.e., S.r., E.c.).

4. *L'épaule*

L'épaule suit, ventralement, l'angle mandibulaire. Elle est souvent largement arrondie, saillante (Ommatostrephidés, R.m., O.v.). En parlant des Architeuthacés, NAEF lui avait donné le nom de « dent latérale ». Chez certaines espèces, l'épaule est dentelée, fait qui peut en partie être mis en relation avec l'usure (S.e., R.c., E.m.).

Variations individuelles :

1. La saillie de l'épaule est plus ou moins accusée, voire inexistante (S.r., S.ow., O.s., P.t., B.sp., E.c.).
2. Elle est anguleuse plutôt qu'arrondie (R.m.).
3. Elle peut être échancrée (E.m.).
4. Son bord est plus ou moins dentelé (A.m., T.s., S.r., S.ow., O.v., P.t.).

5. *L'aile*

Le plus souvent, l'aile se termine ventralement par une partie arrondie, détachée de la paroi latérale; plus rarement, elle rejoint directement la paroi (L.v., I.c.).

Variations individuelles :

1. Aile élargie (S.e.).
2. Bord antérieur dentelé (O.v.).
3. Différentes formes du bord ventral (I.c., T.s., S.o.).

6. *Parois latérales*

Chez les Octopodes, l'aile arrive au niveau des parois latérales, c'est-à-dire, elle descend aussi bas que celles-ci (exception : E.m.). Chez la plupart des Décapodes par contre, l'aile s'arrête à une certaine hauteur, il existe donc là un bord antérieur libre des parois latérales (A.m., T.s., T.e., S.or., S.r., S.ow., R.c.) auquel fait suite le bord ventral qui se retourne, à l'extrémité postérieure, en direction dorsale pour rejoindre la pointe de la crête. Le bord ventral est droit chez *Illex coindetii, Todarodes sagittatus* et *Loligo vulgaris,* légèrement arrondi, chez les autres espèces.

A l'exception de *Rossia macrosoma* et d'*Octopus vulgaris,* les parois sont longues. Leur bord postérieur peut être échancré en forme de selle. (S.o., S.ow., P.t., B.sp.).

Variations individuelles :

1. Longueur variable (S.ow., R.m., R.c., O.s., E.m.).
2. Bord ventral droit ou arrondi (S.o., S.ow., S.r., O.v.).
3. Avec ou sans bord antérieur libre en passant par tous les stades intermédiaires (S.e., S.or., S.ow., R.m.).
4. Echancrure caudale plus ou moins fortement développée (S.o., S.e., S.ow.), située plus ou moins haut (S.ow., R.m., O.v., P.t.).
5. Parois latéralement creusées (B.sp.).

Mandibule inférieure

1. *Le capuchon*

Le capuchon de la mandibule inférieure est beaucoup plus court que celui de la mandibule supérieure. Son bord postérieur, dépourvu d'angle, descend en ligne droite pour former l'aile. Dans la partie ventrale du capuchon, sur les faces médianes, il existe, chez certaines espèces (I.c., L.v., P.t.), des concavités assez profondes.

Variations individuelles :

Le bord postérieur peut être très droit ou légèrement incurvé.

2. *Le rostre*

Le rostre des Décapodes est, d'une manière générale, plus proéminent que celui des Octopodes. Il est pratiquement inexistant chez *Octopus vulgaris* et *Eledone moschata,* mais relativement bien développé chez *Pteroctopus tetracirrhus.* Toujours chez les Décapodes, il est très clairement séparé de l'angle mandibulaire par un bord supplémentaire qui s'intercale entre ces deux parties du capuchon. Chez certains Octopodes (O.v., O.s.), il est doté de deux bosses.

3. *L'angle mandibulaire et l'épaule*

Chez de nombreuses espèces, l'épaule est très faiblement développée, l'angle mandibulaire continuant ainsi directement dans le bord antérieur de l'aile. Cet angle est donc souvent plat et étiré (S.or., S.e., S.r., B.sp., E.m., E.c.), parfois demi-circulaire (S.o., R.m., O.v., P.t.), mais il est profondément échancré chez *Sepietta oweniana.*

L'épaule porte une petite dent chez *Illex coindetii* et *Sepia officinalis.* Cette dent est puissamment développée chez *Todarodes sagittatus* et *Todaropsis eblanae.*

Variations individuelles :

L'angle mandibulaire est extrêmement variable chez toutes les espèces (fig. 4).

1. Echancrure plus ou moins profonde (I.c., O.v., E.c.).
2. Angle arrondi ou anguleux (I.c., S.or., S.e., S.r., S.ow, R.m., P.t., Bs.p., E.m., E.c.).
3. Plus ou moins grand (L.v., S.or., R.m., R.c., G.s.).
4. Situé à diverses hauteurs par rapport à l'aile d'où résulte une différence dans la longueur des deux côtés de l'angle (R.m., O.v.).
5. Angle et épaule dentelés et (ou) bosselés (toutes les espèces sauf L.v., T.s., T.e., R.m.).
6. Epaule plus ou moins bombée (E.m.).

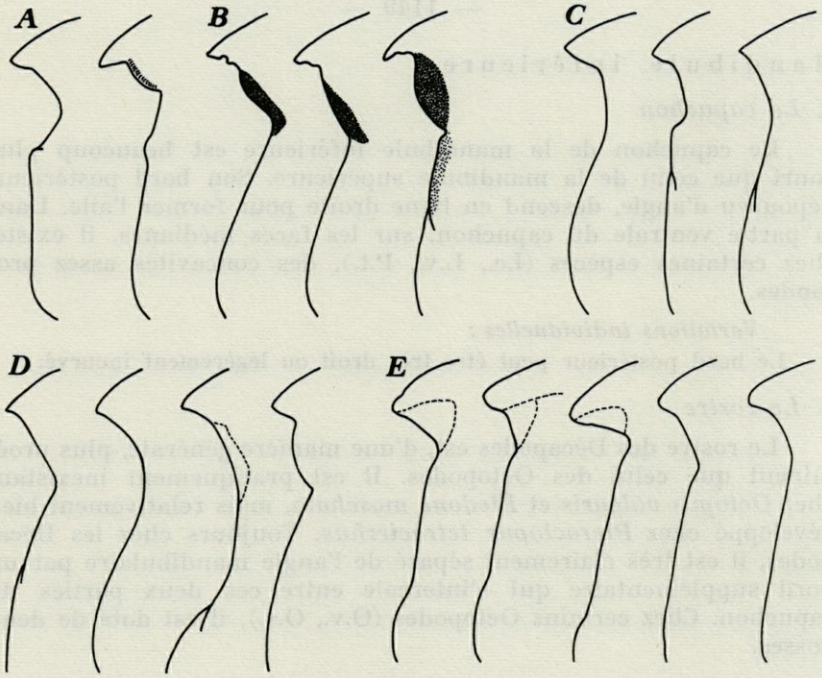


Fig. 4. — Variations individuelles de l'angle mandibulaire de la mandibule inférieure chez les Décapodes. *A, Loligo vulgaris; B, Alloteuthis media* (en pointillé : la partie mordante, très foncée); *C, Sepia elegans; D, Sepiola robusta; E, Rossia macrosoma.*

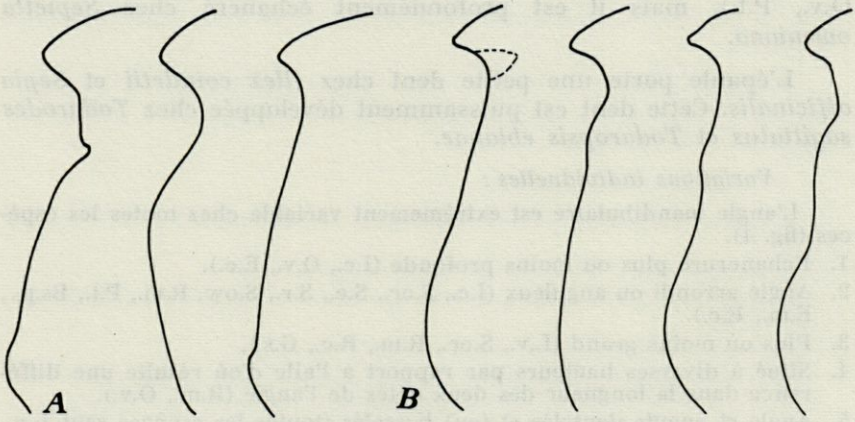


Fig. 5. — Variations individuelles de l'angle mandibulaire de la mandibule inférieure chez les Octopodes. *A, Octopus salutii; B, Bathypolypus sponsalis.*

4. *L'aile*

L'aile de la mandibule inférieure est beaucoup plus importante que celle de la supérieure. Du côté dorsal, elle dépasse largement les parois latérales. Elle est souvent resserrée à la hauteur de l'angle mandibulaire et de l'épaule puisque son bord postérieur est légèrement vouté.

L'extrémité de l'aile est le plus souvent arrondie, parfois pointue (O.v.), anguleuse (S.or.) ou presque circulaire (T.s., B.sp.).

Variations individuelles :

1. Largeur différente (L.v.).
2. Echancrures sur le bord postérieur (S.e.).
3. Différentes formes de l'extrémité (S.or., S.ow., O.s., P.t.).

5. *Les parois latérales*

Très courtes chez les Ommatostréphidés, les parois latérales sont longues et basses chez les Octopodes. Elles sont munies, chez certains Octopodes, d'une arête latérale qui se dirige, obliquement, vers le bord postérieur.

La crête, toujours dure, n'est pas détachée des parois ou peu détachée seulement. Cependant, chez *Todarodes sagittatus, Todaropsis eblanae* et *Alloteuthis media,* elle en est séparée par une arête latérale. Une échancrure plus ou moins profonde existe à son extrémité postérieure d'où prennent naissance les bords postérieurs qui se dirigent en direction dorsale. Chez *Loligo vulgaris, Illex coindetii* et *Rossia caroli,* ces bords sont très finement étirés.

Variations individuelles :

1. Nombre changeant (0-2) d'arêtes et de concavités latérales (P.t., E.m., E.c.).
2. Crête légèrement saillante dans l'échancrure entre les deux parois (R.m., O.v., E.c.).
3. Variabilité de forme du bord postérieur (A.m., S.r., S.ow., O.v., B.sp., E.c.).

Parmi les plusieurs centaines de mandibules examinées, nous n'avons trouvé qu'une seule déformée (fig. 6). Il est, à priori, inconcevable d'extraire des animaux récoltés des becs gravement déformés. L'animal, incapable de se nourrir, serait voué à une mort certaine.

B. *Pigmentation*

La pigmentation des mandibules est dans une large mesure spécifique mais elle ne permet pas, à elle seule, de déterminer une espèce avec certitude.

On peut distinguer des espèces fortement, moyennement (L.v., S.r., S.ow.) ou faiblement (A.m.) pigmentées.

A l'exception des becs uniformément colorés et souvent opaques (S.o., S.e., O.v., O.s., B.sp.), le capuchon, c'est-à-dire, la partie dure, est toujours plus fortement pigmenté que les parois latérales qui sont plus molles. La plus haute concentration de pigment se trouve dans les parties mordantes. Chez les Architeuthacés et *Alloteuthis media,* seul le bord inférieur du rostre est pigmenté.

Chez *Alloteuthis media* et *Todarodes sagittatus,* les parois latérales de la mandibule inférieure sont plus foncées que celles de la mandibule supérieure, particulièrement chez les jeunes animaux.

La crête est souvent plus fortement pigmentée que les parois (Ommatostréphidés, S.ow.), mais chez *Octopus salutii,* elle est plus claire.

La diminution régulière de la concentration du pigment (« Pigmentgefälle ») en direction antéro-postérieure sur les parois, en direction ventro-dorsale sur l'aile de la mandibule inférieure, n'existe pas, ou dans une faible mesure seulement, sur les becs très foncés.

Des stries d'accroissement dues à un apport de pigment sont bien visibles chez *Todarodes sagittatus* et *Eledone cirrosa.*

Toute la mandibule, à l'exception de la partie mordante, est bordée d'une zone claire. Cette zone est large chez les Loliginacés, *Sepia orbignyana, Sepietta oweniana, Rossia caroli* et les deux espèces du genre *Eledone,* étroite chez *Sepia officinalis* et *S. elegans, Rossia macrosoma, Octopus vulgaris* et *O. salutii* et *Pteroctopus tetracirrhus.* Mais il existe également des mandibules sans bandes claires.

La zone intermédiaire entre la zone obscure et la zone claire est souvent effilochée, notamment sur les parois (R.c., les deux Elédones). Sur l'aile de la mandibule inférieure d'*Octopus vulgaris,* elle est parcourue par de véritables cordons de pigment très foncé.

Chez les Octopodes, il y a une large zone claire sur le bord ventral de la paroi latérale de la mandibule supérieure. De même, l'extrémité de l'aile de leur mandibule supérieure est toujours dépourvue de pigment.

Chez *Alloteuthis media,* la paroi latérale de la mandibule supérieure ne montre souvent pas trace de pigment.

Les limites de la zone pigmentée sur l'aile de la mandibule inférieure sont très variables d'une espèce à l'autre, elles peuvent revêtir une assez grande importance taxonomique :

1. La limite de la zone obscure suit plus ou moins les bords de l'aile; chez *Rossia macrosoma, Pteroctopus tetracirrhus* et *Eledone cirrosa,* le pigment est étalé sur la presque totalité de l'aile.

2. A la hauteur de l'angle mandibulaire, la zone pigmentée se rétrécit en direction antérieure, donnant ainsi naissance, sur le bord postérieur de l'aile, à un triangle clair (L.v., S.o., O.s.).

3. La partie libre de l'aile est presqu'entièrement claire comme chez *Alloteuthis media, Sepiola robusta* et *Sepietta oweniana.* Chez *Eledone moschata,* la limite entre les zones obscure et claire s'étire, obliquement, de la partie libre de l'aile vers le crochet.

Il est important de noter que la limite de la zone pigmentée est relativement indépendante de la forme des mandibules. En effet, la pigmentation des parois latérales peut ne pas suivre les contours de celles-ci. De même, le passage de l'aile dans les parois n'influence pas la limite de la zone pigmentée.

Variations individuelles (Fig. 6)

Il faut distinguer strictement les variations que l'on peut observer chez les individus de la même taille d'une espèce et les changements qui interviennent au cours de la croissance.

Le degré de variabilité diffère d'une espèce à l'autre. Il est faible chez *Illex coindetii, Rossia macrosoma, Octopus salutii, Bathypolypus sponsalis* et les deux Elédones.

1. *Variations de la couleur*

Les variations que nous allons décrire maintenant, répétons-le, ne dépendent pas de l'âge, ni d'ailleurs du sexe de l'animal (tabl. 3, 4, 5; fig. 11).

Le nombre des principales couleurs que nous avons observées chez les 18 espèces, est indiqué dans le tableau 3 (3e rangée de droite). Une seule espèce, *Alloteuthis media,* dispose de trois couleurs, chez la majorité, il y en a deux, chez les Ommatostréphidés, *Sepia orbignyana* et *Sepiola robusta* une seule.

Si chez certaines espèces, les mandibules portent distinctement l'une ou l'autre des couleurs, chez d'autres, par contre, des couleurs intermédiaires se trouvent assez fréquemment. Tel est le cas de *Sepia officinalis, Octopus vulgaris* et *Octopus salutii.*

Les trois espèces du genre *Sepia* se distinguent entre elles par une différence de la richesse de couleur de leurs mandibules. Chez *Sepia orbignyana,* il n'y a qu'une seule couleur. Chez *Sepia elegans,* il en existe deux, très différentes, mais il faut préciser que le capuchon est toujours brun. Chez *Sepia officinalis* finalement, on trouve entre le brun rougeâtre, qui est fréquent, toutes les couleurs intermédiaires jusqu'au brun noirâtre qui est bien plus rare.

Les qualités des différentes couleurs ainsi que leur relative fréquence sont indiquées dans le tableau 4. On notera que chez *Rossia macrosoma,* les mandibules brun foncées sont extrêmement rares alors que chez l'espèce très voisine, *Rossia caroli,* ce sont au contraire les becs brun-rougeâtres qui ne se trouvent que chez quelques exemplaires. Il en est est de même pour *Eledone moschata* et *Eledone cirrosa.* Chez l'une, les mandibules brun foncées se trouvent plus fréquemment, chez l'autre, les mandibules rougeâtres dominent.

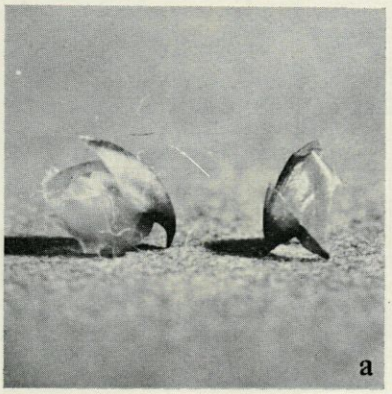
TABLEAU 4

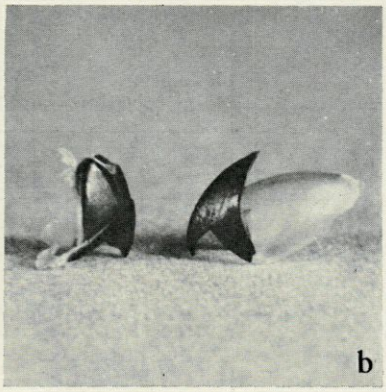
Variations de couleur et leurs fréquences relatives

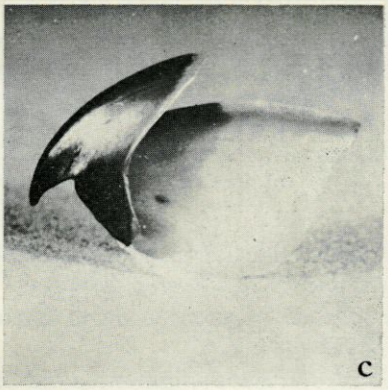
espèces	couleurs		fréquence relative		
Loligo vulgaris	rouge	brun	61		39
Alloteuthis media	brun jaunâtre brun foncé	rouge noirâtre	56	30	14
Sepia elegans	brun	gris noirâtre	54		46
Rossia macrosoma	brun rougeâtre	brun noirâtre	98,6		1,4
Rossia caroli	brun noirâtre	brun rougeâtre	97,6		2,4
Sepietta oweniana	brun noirâtre	brun rougeâtre	77		23
Octopus vulgaris	brun rougeâtre	brun foncé	85		15
Octopus salutii	brun rougeâtre	brun foncé	71		29
Pteroctopus tetrac.	brun foncé	brun noirâtre	78		22
Bathypolypus sp.	brun noirâtre	brun foncé	65		35
Eledone cirrosa	brun rougeâtre	brun foncé	63		37
Eledone moschata	brun foncé	brun rougeâtre	60		40

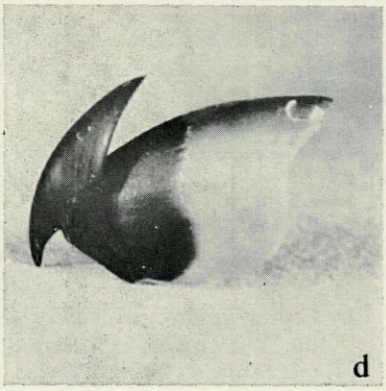
Le tableau 5 met en évidence que chez *Loligo vulgaris* (comme d'ailleurs chez la plupart des autres espèces), les deux couleurs se rencontrent indistinctement chez les animaux juvéniles, les mâles et les femelles de toutes les tailles. Il n'y a donc pas de rapport entre la couleur des mandibules et la taille, voire l'âge de l'animal. On pourrait se demander si les mandibules rouges qui ne se trouvent que chez les femelles de grande taille, ne seraient pas caractéristique d'une race chez laquelle seules les femelles mûres auraient des mandibules d'une teinte particulière, alors que chez les mâles de cette même race, il n'existerait pas de relation entre le degré de maturation sexuelle et la couleur des becs.

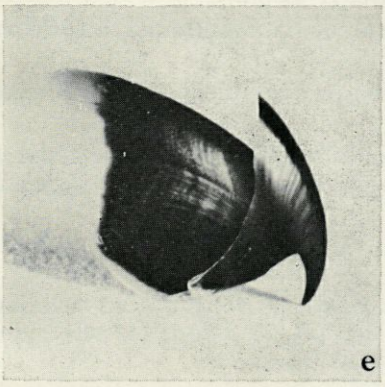
FIG. 6. — Variations de pigmentation et mandibules tératologiques. A, *Alloteuthis media,* variation brun-jaunâtre claire; B, *Allotheuthis media,* variation rouge-noirâtre; C, *Loligo vulgaris,* variation rouge claire (avec tache de pigment très foncée); D, *Loligo vulgaris,* variation rouge foncée; E, *Rossia macrosoma,* mandibule supérieure portant des crêtes fortement pigmentées sur la paroi latérale; F, *Eledone cirrosa,* mandibule supérieure portant une excroissance sur le capuchon.

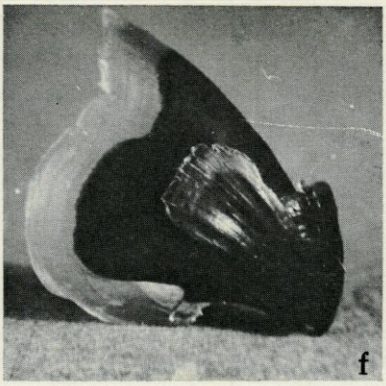

a


b


c


d


e


f

Mais il est plus probable que l'absence de jeunes femelles aux mandibules rouges soit due à un manque de matériel qui, en effet, n'est pas très abondant pour cette espèce.

TABLEAU 5
Variations de couleur chez *Loligo vulgaris*

	longueur dorsale du manteau en mm (maxima et minima)		
couleurs	animaux juvéniles	mâles	femelles
rouge	56 - 95	121 - 252	195 - 255
brun	60 - 93	61 - 205	89 - 270

Chez plusieurs espèces on peut observer en outre des variations dans l'intensité de la pigmentation; celles-ci sont également indépendantes de l'âge et du sexe des animaux.

2. *Variations de l'étendue de la zone pigmentée*

C'est avant tout la largeur de la zone claire de la paroi latérale de la mandibule supérieure et de l'aile de la mandibule inférieure qui est susceptible de varier.

Voici ci-dessous quelques exemples de variations que nous avons trouvées plusieurs fois (ex. 1, 5, 6) ou constatées une seule fois (ex. 2, 3, 4).

1. Limite inférieure de la zone pigmentée de la paroi latérale de la mandibule supérieure concave ou convexe (O.s.).
2. Bande diagonale claire dans la zone pigmentée de la paroi de la mandibule inférieure (O.v.).
3. Triangle clair dans la partie postérieure pigmentée de la paroi de la mandibule inférieure (E.m.).
4. Zone très foncée sur la paroi de la mandibule inférieure (P.t.).
5. Crête de la mandibule inférieure avec deux lignes foncées (A.m.).
6. Zone pigmentée de l'aile de la mandibule inférieure séparée de la zone claire par une bande de gros grains de pigment très foncé (S.o.).

3. *Les cas tératologiques*

La distribution perturbée du pigment est toujours en relation avec un processus de chitinisation déréglé. Il s'agit, en effet, des parties fortement épaissies. Nous avons trouvé :

1. Des points plus ou moins nombreux, bien plus foncés que leur entourage, sur le capuchon de la mandibule supérieure

(A.m., T.s.), sur la paroi de la mandibule inférieure (T.s., L.v., A.m., S.e.; fig. 6).

2. Des taches plus grandes sur la paroi de la mandibule supérieure (S.o.), sur celle de la mandibule inférieure (T.s., L.v., S.o., S.r., S.ow.) et sur l'aile de la mandibule inférieure (L.v., S.e.).
3. Plus rarement des stries assez larges sur la mandibule supérieure (R.c.) ou sur la mandibule inférieure (S.or., R.c.; fig. 6).

2. Les modifications ontogéniques

Le présent chapitre traitera des modifications subies par les mandibules au cours de la croissance.

A. *Morphologie*

Les modifications sont peu importantes chez les Décapodes. Elles s'expriment, en premier lieu, par un changement des dimensions relatives des différentes parties des mandibules. Nous y reviendrons dans le chapitre traitant des dimensions et de la croissance relatives.

La dent de l'épaule de la mandibule inférieure des Ommatostréphidés est libre chez les jeunes individus; alors que chez les plus âgés, elle s'intègre plus ou moins à l'aile (fig. 7).

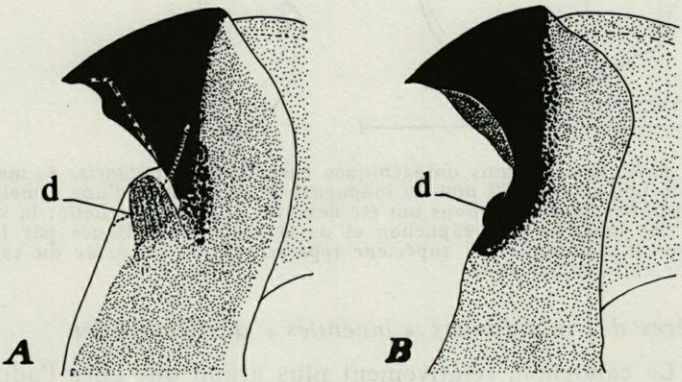


Fig. 7. — Modifications ontogéniques chez *Illex coindetii*. La dent (d) de la mandibule inférieure, libre chez les jeunes exemplaires, s'intègre à l'épaule chez les individus plus âgés. *A*, mandibule d'une femelle de 172 mm; *B*, mandibule d'une femelle de 225 mm de longueur dorsale du manteau.

Chez les Octopodes par contre, les modifications qui se produisent au cours de la croissance, sont très importantes (figs. 8 et 9). Ce fait avait déjà été constaté par NAEF pour *Octopus vulgaris*. Cependant, *Bathypolypus sponsalis* fait exception à cette règle. En effet, les mandibules des *Bathypolypus* adultes possèdent toujours les caractères typiques des mandibules juvéniles.

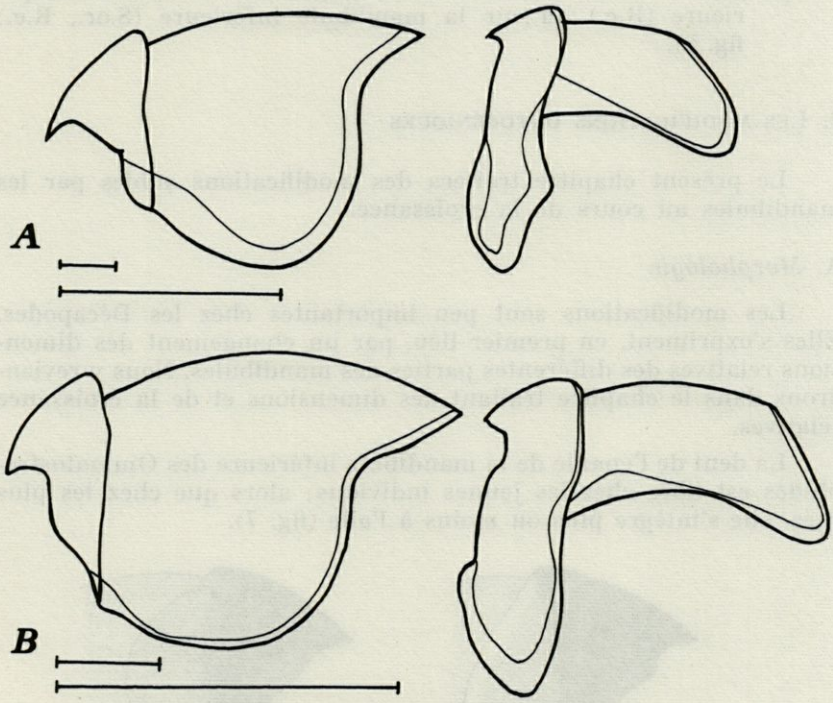


FIG. 8. — Modifications ontogéniques chez *Octopus vulgaris*. *A*, mandibule d'un mâle non mûr de 82 mm de longueur; *B*, mandibule d'une femelle mûre de 155 mm. Les deux capuchons ont été dessinés à la même échelle; la véritable relation des longueurs du capuchon et de la crête est indiquée par les deux traits sous la mandibule, le supérieur représentant la longueur du capuchon, l'inférieur celle de la crête.

Caractères des mandibules « juvéniles » des Octopodes

1. Le capuchon, relativement plus grand que chez l'adulte, se présente sous la forme d'un triangle isocèle, le capuchon des adultes étant plus haut que large.

2. Dorsalement, en arrière du capuchon, les parois latérales de la mandibule supérieure peuvent être légèrement creusées sur leurs faces médianes (O.s., E.c.).

3. Le rostre qui, chez *Octopus vulgaris* est bien plus pointu que chez les adultes, rejoint directement les parois, en ligne oblique, en se dirigeant vers l'extrémité postérieure, *sans* former une épaule.

4. L'aile de la mandibule inférieure, très large par rapport à la paroi (O.s.), ne dépasse celle-ci que de très peu. L'échancrure médiane entre les deux parois est à peine indiquée.

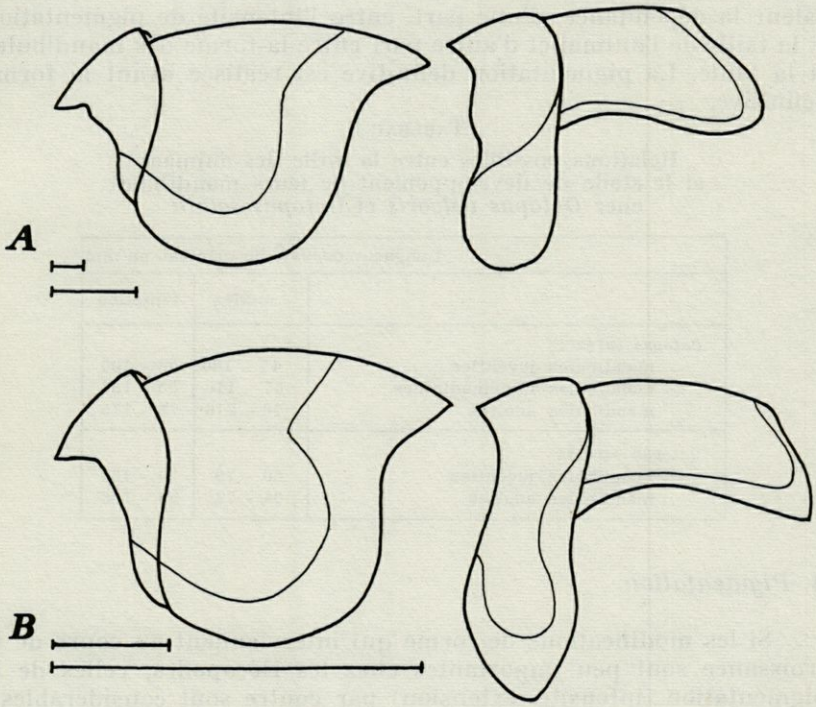


Fig. 9. — Modifications ontogéniques chez *Eledone cirrosa*. *A*, mandibule d'un animal juvénile de 22 mm; *B*, mandibule d'une femelle de 91 mm. La véritable relation des longueurs du capuchon et de la crête est indiquée par les deux traits (voir fig. 8).

5. Les mandibules sont nettement moins dures que chez les adultes, en particulier chez les deux espèces du genre *Eledone*.

Modifications ontogéniques

Les ailes et la paroi latérale acquièrent leur forme définitive avant l'épaule qui, elle, se développe tardivement.

A l'intérieur d'une espèce, la forme définitive ou adulte des mandibules est atteinte à des tailles, voire à un âge, assez variables. Le tableau 6 démontre la dépendence peu stricte de la formation

des mandibules adultes de la taille des animaux (*Octopus vulgaris* et *Octopus salutii*). Les résultats obtenus pour les autres Octopodidés examinés, à l'exception de *Bathypolypus sponsalis*, s'accordent avec les observations notées dans le tableau 6. La forme définitive est acquise à une longueur dorsale du manteau de plus ou moins 100 mm; les variations individuelles sont très importantes. Pour un autre Octopodidé, *Eledone cirrosa*, la figure 11 met en valeur la dépendance, d'une part, entre l'intensité de pigmentation et la taille de l'animal et d'autre part entre la forme des mandibules et la taille. La pigmentation définitive est réalisée avant la forme définitive.

TABLEAU 6

Relations possibles entre la taille des animaux et le stade de développement de leurs mandibules chez *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii*

	Longueur dorsale du manteau en mm	
	mâles	femelles
Octopus vulgaris		
mandibules juvéniles	47 - 100	68 - 100
mandibules intermédiaires	67 - 140	55 - 155
mandibules adultes	78 - 210	74 - 175
Octopus salutii		
mandibules juvéniles	50 - 78	70 - 125
mandibules adultes	54 - 72	85 - 108

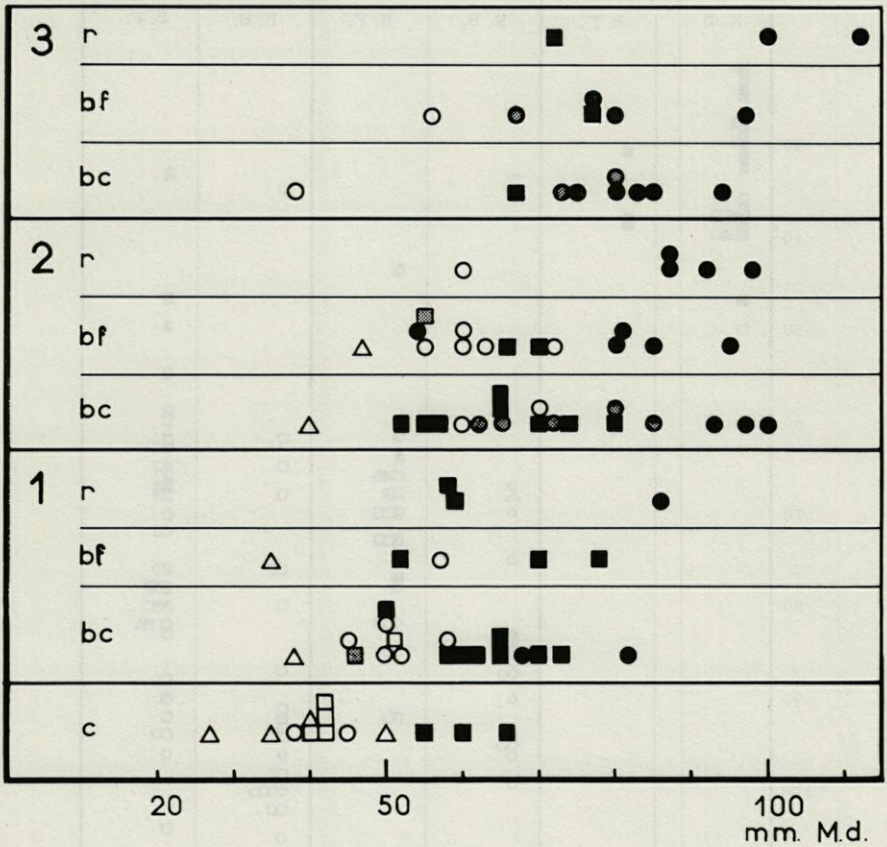
B. *Pigmentation*

Si les modifications de forme qui interviennent au cours de la croissance sont peu importantes chez les Décapodes, celles de la pigmentation (intensité, extension) par contre sont considérables.

La théorie de CLARKE, postulant que les différents stades de croissance sont caractérisés par diverses intensités et extensions de pigment, est confirmée par nos observations. Toutefois, l'importance des modifications varie d'une espèce à l'autre. Chez *Rossia caroli* et *Sepietta oweniana* p. ex., les relations entre l'intensité de la couleur et l'âge ne sont pas strictes; cependant, les mandibules très foncées appartiennent toujours à des animaux de grande taille.

Modifications ontogéniques

1. Chez beaucoup d'espèces, les mandibules des animaux adultes sont plus fortement colorées que celles des jeunes (l.c., L.v., A.m., S.or., S.e., R.m., O.v., P.t., E.m., E.c.); les becs des très jeunes individus sont souvent à peine colorés. (*Loligo vulgaris*



Signification des symboles

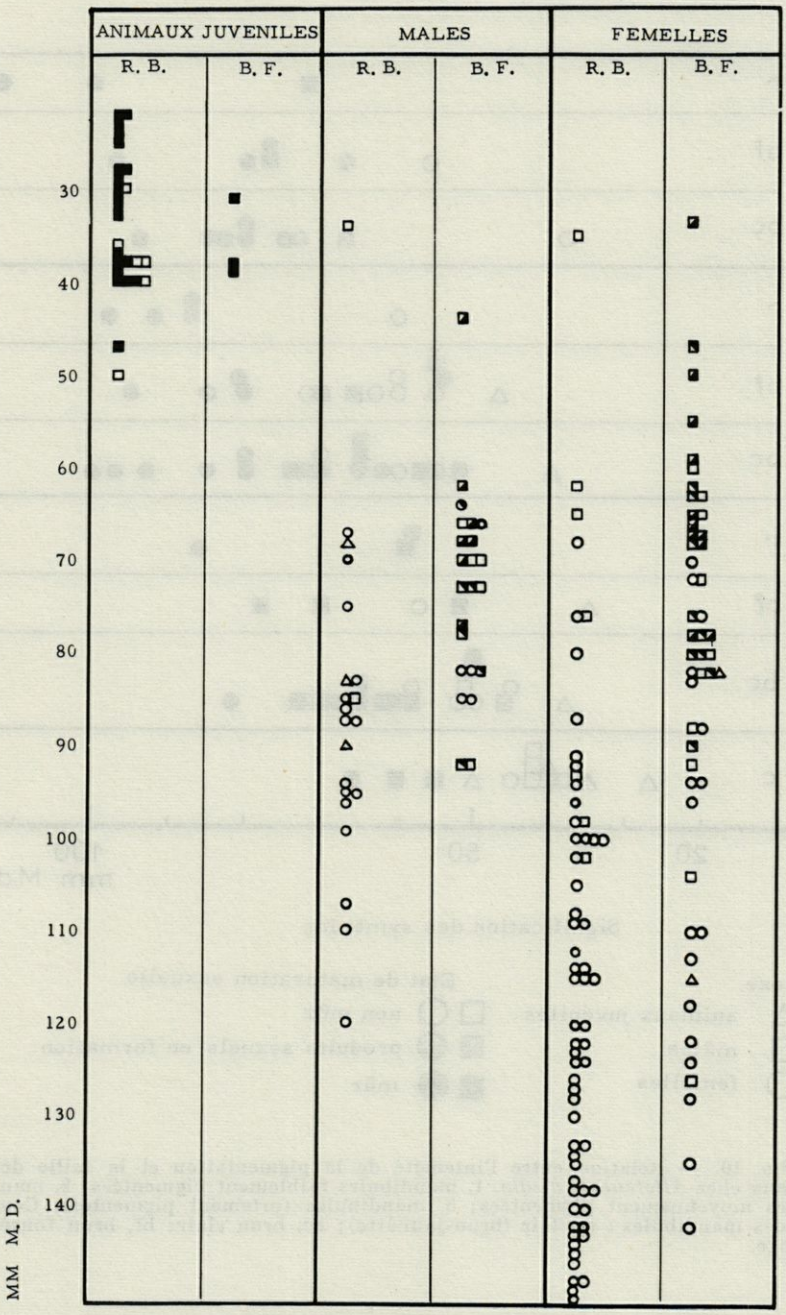
Sexe

- △ animaux juvéniles
- □ mâles
- ○ femelles

Etat de maturation sexuelle

- □ ○ non mûr
- ▩ ◍ produits sexuels en formation
- ■ ● mûr

FIG. 10. — Relation entre l'intensité de la pigmentation et la taille des animaux chez *Alloteuthis media*. 1, mandibules faiblement pigmentées; 2, mandibules moyennement pigmentées; 3, mandibules fortement pigmentées. Couleur des mandibules : c, clair (brun-jaunâtre); bc, brun clair; bf, brun foncé; r, rouge.


ANIMAUX JUVENILES
MALES
FEMELLES
R. B.
B. F.
R. B.
B. F.
R. B.
B. F.
30
40
50
60
70
80
90
100
110
120
130
140
MM M. D.

jusqu'à 110 mm de longueur dorsale du manteau, *Alloteuthis media* et *Sepia orbignyana* jusqu'à 50 mm). Une exception cependant : les mandibules rougeâtres des jeunes *Loligo vulgaris* (jusqu'à 150 mm) sont plus fortement pigmentées que celles des animaux plus grands.

2. Les mandibules des jeunes animaux sont souvent bordées d'une large bande claire (Ommatostréphidés, *Loligo vulgaris, Sepia officinalis* et *S. elegans, Rossia macrosoma,* Octopodidés sauf *Bathypolypus sponsalis*), en particulier les parois latérales de la mandibule supérieure et l'aile de la mandibule inférieure. Chez *Todarodes sagittatus* et *Loligo vulgaris,* des taches qui sont d'abord isolées, s'étendent progressivement pour se confondre avec le pigment du capuchon (fig. 12). Chez les Sepidés, le pigment est réparti de façon égale relativement tôt, fait que Naef avait déjà remarqué.

3. La crête de la mandibule inférieure des très jeunes *Eledone cirrosa* possède souvent une courte ligne sombre.

Voici quelques exemples qui vont illustrer les modifications énoncées ci-dessus.

1. *Intensité de la pigmentation*

a. *Alloteuthis media.* La figure 10 démontre la relation entre l'intensité de la pigmentation et la taille des animaux. Les mandibules ont été classées selon leur couleur : brun clair, brun foncé et rouge. Trois degrés d'intensité de pigmentation ont été distingués : faiblement, moyennement et fortement pigmenté. Mâles, femelles et animaux juvéniles ont été considérés séparément. Le stade de la maturation sexuelle est indiqué (animaux non mûrs, produits sexuels en formation, animaux mûrs). Les grands animaux, ou les

---

Fig. 11. — Relation entre l'intensité de pigmentation, la morphologie des mandibules et la taille des animaux chez *Eledone cirrosa.* Couleur des mandibules : R.B., rouge brunâtre; B.F., brun foncé.

Signification des symboles

Intensité de pigmentation	Morphologie des mandibules
■ ● très faible	□ mandibules juvéniles
◪ ◐ faible	◁ mandibules en transformation
◩ ◔ moyenne	○ mandibules adultes
□ ○ forte	

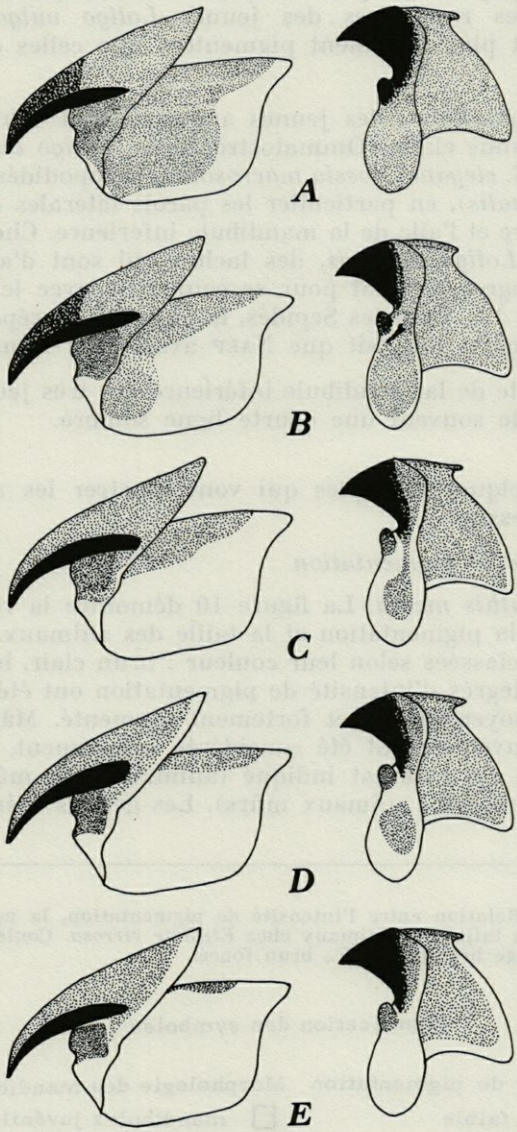


Fig. 12. — Différents stades de l'extension du pigment chez *Todarodes sagittatus*. *A* représentant le stade le plus fortement pigmenté, *E* le plus faiblement pigmenté.

animaux plus âgés, ont incontestablement des mandibules plus foncées. Une relation entre le degré de la maturation sexuelle et l'intensité de pigmentation telle qu'elle avait été constatée pour certaines espèces par CLARKE, n'a pas pu être mise en évidence pour *Alloteuthis media*. Il semble, en effet, que cette relation n'existe que dans la mesure où les grands animaux ont plus de chance d'être mûrs que les petits.

b. *Eledone cirrosa*. Pour cette espèce, la relation entre l'intensité de la pigmentation et l'âge des animaux est démontrée par la figure 11. Nous avons distingué 4 degrés d'intensité qui sont bien visibles pour les mandibules de couleur brun foncée, mais assez difficiles à discerner chez les brun rougeâtres. Là encore, les mandibules des jeunes animaux sont plus claires que celles des animaux plus âgés. Répétons que la qualité de couleur, contrairement à ce qui se passe pour son intensité, ne dépend pas de l'âge.

La pigmentation et la différenciation de la forme des mandibules d'*Eledone cirrosa* sont liées, les deux processus se déroulent parallèlement, mais le premier est achevé avant le second.

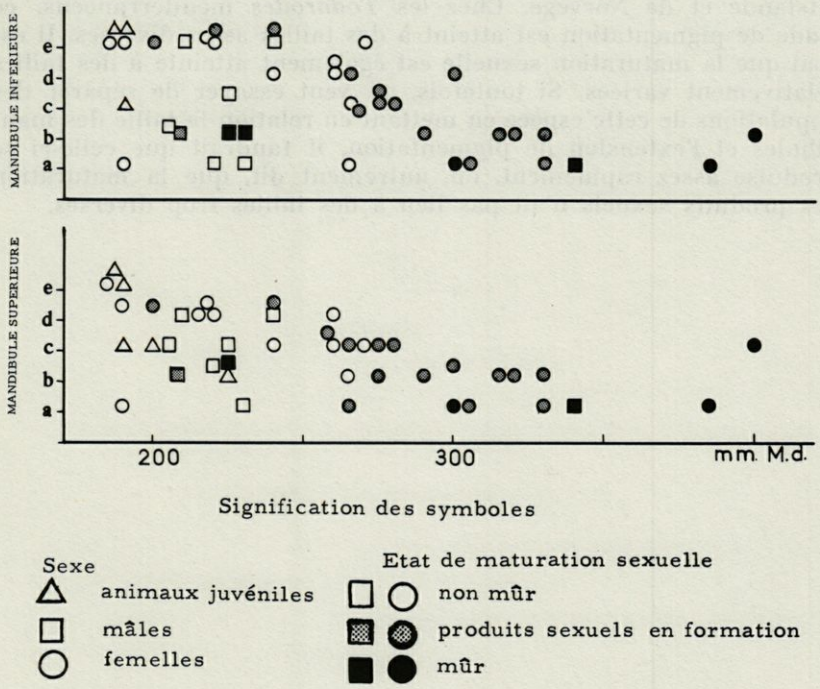


FIG. 13. — Relation entre les différents stades d'extension du pigment et la taille chez *Todarodes sagittatus*.

2. *Extension de la pigmentation*

a. *Todarodes sagittatus*. Nous avons distingué 5 stades d'extension de la pigmentation, A étant le stade le plus vastement pigmenté, E le plus pauvrement (fig. 12). Ces 5 stades ont été mis en relation avec d'une part la longueur des animaux (séparément pour les deux sexes) et d'autre part avec l'état de maturation sexuelle (fig. 13). Si les mandibules les plus claires appartiennent toujours à des animaux de petite taille, les becs plus pigmentés ou même très foncés se trouvent également, mais en moins grand nombre, chez les petits individus.

Clarke avait constaté que le début (onset) de la maturation sexuelle correspond au stade d'extension de pigmentation intermédiaire. Ce stade doit être l'équivalent de notre stade C, et c'est effectivement là que l'on trouve une grande partie des animaux dont les produits sexuels sont en formation.

D'autre part, Clarke avait trouvé que chez les *Todarodes sagittatus* de Madère, les mandibules deviennent plus foncées à une taille inférieure à celle des mandibules des animaux de la Mer d'Islande et de Norvège. Chez les *Todarodes* méditerranéens, ce stade de pigmentation est atteint à des tailles assez diverses. Il est vrai que la maturation sexuelle est également atteinte à des tailles relativement variées. Si toutefois, on veut essayer de séparer des populations de cette espèce en mettant en relation la taille des mandibules et l'extension de pigmentation, il faudrait que celle-ci se produise assez rapidement, ou, autrement dit, que la maturation des produits sexuels n'ait pas lieu à des tailles trop diverses.

3. Clé de détermination de 18 céphalopodes méditerranéens

Cette clé est uniquement basée sur des caractères morphologiques; elle ne tient pas compte des dimensions et de la croissance relatives des mandibules.

Les principaux caractères, énumérés en premier, sont complétés, dans la mesure du possible, par des caractères secondaires qui pourront faciliter, dans certains cas, la détermination d'une espèce.

A Capuchon de la mandibule supérieure très grand par rapport aux parois latérales et s'élevant, dorsalement, loin au-dessus d'elles :

DECAPODA

— angle postérieur de la mandibule supérieure le plus souvent présent,

— aile de la mandibule supérieure ne descendant pas aussi bas que les parois latérales, celles-ci possédant donc un bord antérieur libre,

— angle mandibulaire de la mandibule inférieure bien entaillé,

— parois latérales de la mandibule inférieure relativement courtes et hautes.

B Capuchon de la mandibule supérieure petit par rapport aux parois latérales, ne s'élevant que peu au-dessus d'elles ou se serrant contre elles :

OCTOPODA

— angle postérieur de la mandibule supérieure manquant, bord postérieur du capuchon saillant,

— pas de bord antérieur libre des parois latérales de la mandibule supérieure, l'aile descendant aussi bas qu'elles,

— parois latérales de la mandibule inférieure longues et étroites.

A. DECAPODA

1. Parois latérales, en particulier celles de la mandibule supérieure avec une large zone claire. Jamais de pigmentation dense donnant une couleur brun-foncé, parois donc jamais opaques.

1 1. Parois latérales de la mandibule inférieure très courtes et hautes

— Rostre de la mandibule supérieure avec une zone de pigmentation fusiforme extrêmement dense, à la limite postérieure tranchante (cette limite s'estompe chez les très grands exemplaires dont la longueur de la crête dépasse 40 mm).

1 1 1. Bord inférieur du rostre de la mandibule supérieure relativement droit. Angle mandibulaire atteignant presque 90° :

Todarodes sagittatus

— échancrure en forme de virgule entre le rostre de la mandibule supérieure et l'épaule,
— bord antérieur de l'épaule droit, presque vertical,
— aile et crochet de la mandibule inférieure formant un angle assez accusé,
— épaule de la mandibule inférieure avec une puissante dent.

1 1 2. Bord inférieur du rostre de la mandibule supérieure incurvé. Angle mandibulaire pointu, n'atteignant pas 90°.

1 1 2 1. Bord postérieur de l'aile et crochet de la mandibule inférieure situés approximativement dans le même axe.

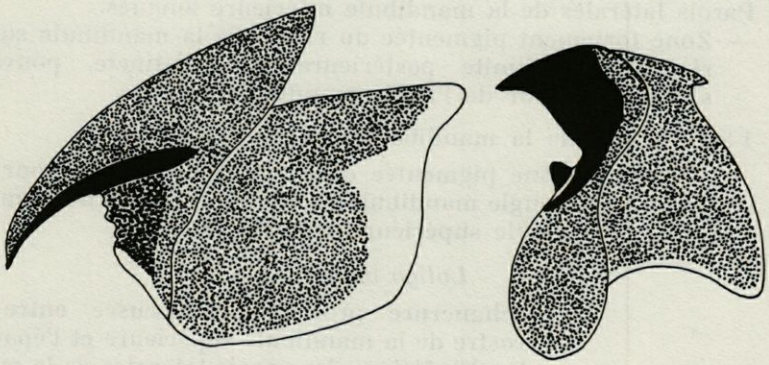
Illex coindetii

— entre le rostre de la mandibule supérieure et l'épaule souvent une échancrure arrondie assez large,
— bord postérieur du capuchon de la mandibule supérieure assez incliné,
— épaule de la mandibule inférieure avec une dent bien développée.

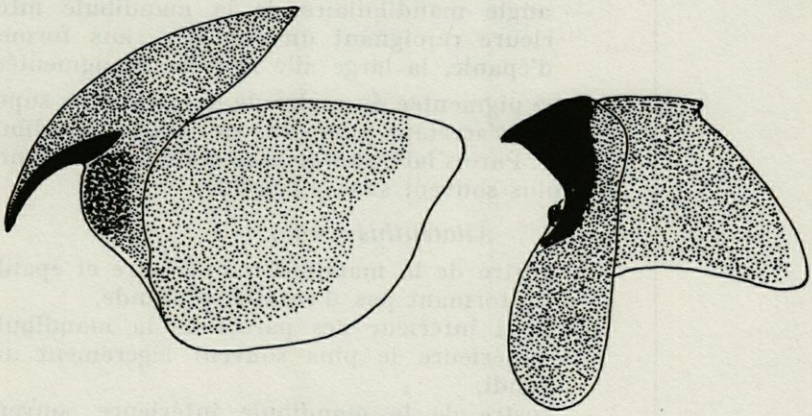
1 1 2 2. Bord postérieur de l'aile et crochet de la mandibule inférieure formant un angle assez accusé :

Todaropsis eblanae

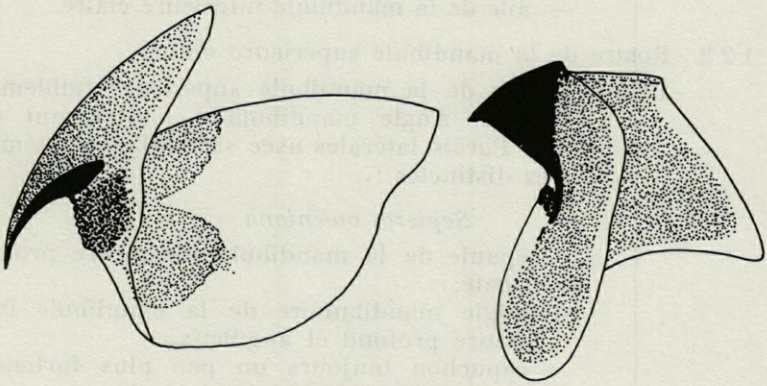
— bord postérieur du capuchon de la mandibule supérieure presque vertical,
— épaule de la mandibule inférieure avec dent.



Todarodes sagittatus



Illex coindetii



Todarodes eblanae

1 2. Parois latérales de la mandibule inférieure longues.
— Zone fortement pigmentée du rostre de la mandibule supérieure avec limite postérieure peu distincte, pouvant s'étendre autour de l'angle mandibulaire.

1 2 1. Rostre de la mandibule supérieure pointu.

1 2 1 1. Zone pigmentée du rostre s'étendant autour de l'angle mandibulaire. Parois latérales de la mandibule supérieure pigmentées :

Loligo vulgaris

— échancrure profonde et accusée entre le rostre de la mandibule supérieure et l'épaule,
— bord inférieur des parois latérales de la mandibule supérieure le plus souvent horizontal,
— angle mandibulaire de la mandibule inférieure rejoignant directement, sans former d'épaule, la large aile richement pigmentée.

1 2 1 2. Zone pigmentée du rostre de la mandibule supérieure s'arrêtant au-dessus de l'angle mandibulaire. Parois latérales de la mandibule supérieure le plus souvent sans pigment.

Alloteuthis media

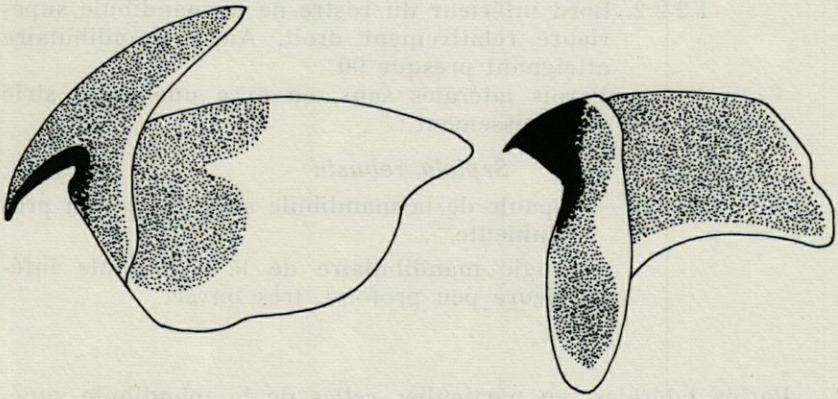
— rostre de la mandibule supérieure et épaule ne formant pas d'entaille profonde,
— bord inférieur des parois de la mandibule supérieure le plus souvent légèrement arrondi,
— rostre de la mandibule inférieure souvent avec crête épaisse (fig. 4, b),
— aile de la mandibule inférieure claire.

1 2 2. Rostre de la mandibule supérieure obtus.

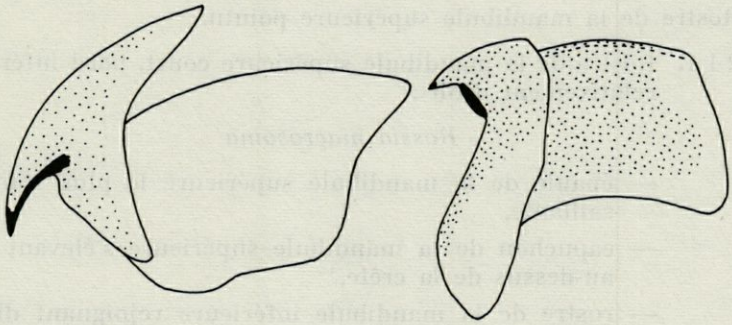
1 2 2 1. Rostre de la mandibule supérieure faiblement incurvé. Angle mandibulaire n'atteignant pas 90°. Parois latérales avec stries d'accroissement très distinctes :

Sepietta oweniana

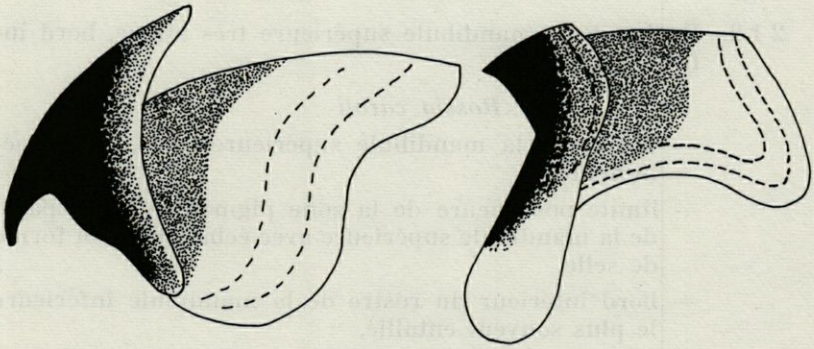
— épaule de la mandibule supérieure proéminente,
— angle mandibulaire de la mandibule inférieure profond et anguleux,
— capuchon toujours un peu plus fortement pigmenté que les parois latérales.



Loligo vulgaris



Alloteuthis media



Sepietta oweniana

1 2 2 2. Bord inférieur du rostre de la mandibule supérieure relativement droit. Angle mandibulaire atteignant presque 90°.
Parois latérales sans, ou avec une seule strie d'accroissement :

Sepiola robusta

— épaule de la mandibule supérieure non proéminente,

— angle mandibulaire de la mandibule inférieure peu profond, très ouvert.

2. Parois latérales, en particulier celles de la mandibule supérieure, sans large zone claire.

2 1. Rostre de la mandibule supérieure pointu.

2 1 1. Rostre de la mandibule supérieure court, bord inférieur relativement droit :

Rossia macrosoma

— épaule de la mandibule supérieure le plus souvent saillante,

— capuchon de la mandibule supérieure s'élevant peu au-dessus de la crête,

— rostre de la mandibule inférieure rejoignant directement l'angle mandibulaire,

— parois latérales avec d'étroites bandes claires.

2 1 2. Rostre de la mandibule supérieure très mince, bord inférieur incurvé :

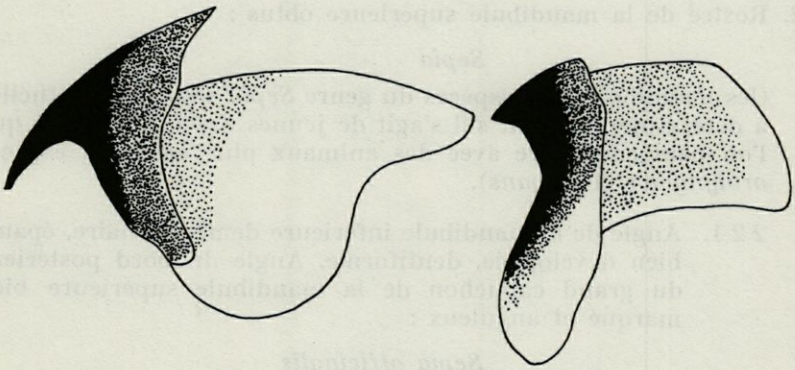
Rossia caroli

— épaule de la mandibule supérieure plate, non proéminente,

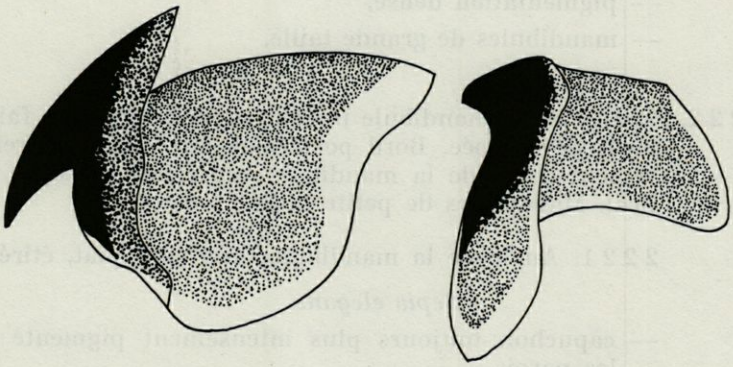
— limite postérieure de la zone pigmentée de la paroi de la mandibule supérieure avec échancrure en forme de selle,

— bord inférieur du rostre de la mandibule inférieure le plus souvent entaillé,

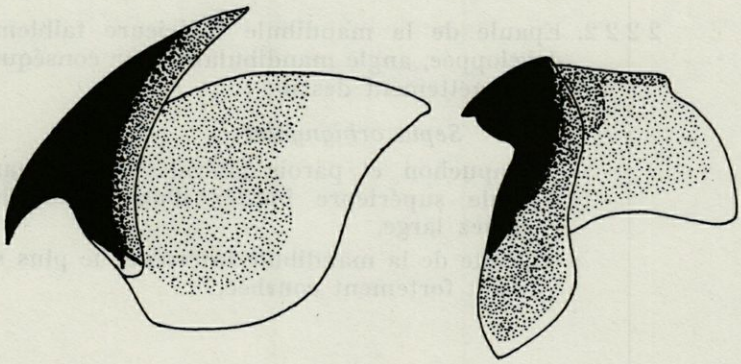
— large zone claire sur les parois latérales de la mandibule inférieure.



Sepiola robusta



Rossia macrosoma



Rossia caroli

2 2. Rostre de la mandibule supérieure obtus :

Sepia

(les mandibules des espèces du genre *Sepia* sont assez difficiles à déterminer, surtout s'il s'agit de jeunes *Sepia officinalis* que l'on peut confondre avec des animaux plus âgés des espèces *orbignyana* et *elegans*).

2 2 1. Angle de la mandibule inférieure demi-circulaire, épaule bien développée, dentiforme. Angle du bord postérieur du grand capuchon de la mandibule supérieure bien marqué et anguleux :

Sepia officinalis

— bandes claires étroites,

— pigmentation dense,

— mandibules de grande taille.

2 2 2. Epaule de la mandibule inférieure inexistante ou faiblement développée. Bord postérieur du capuchon (relativement petit) de la mandibule supérieure presque vertical. Mandibules de petite taille.

2 2 2 1. Angle de la mandibule inférieure plat, étiré :

Sepia elegans

— capuchon toujours plus intensément pigmenté que les parois,

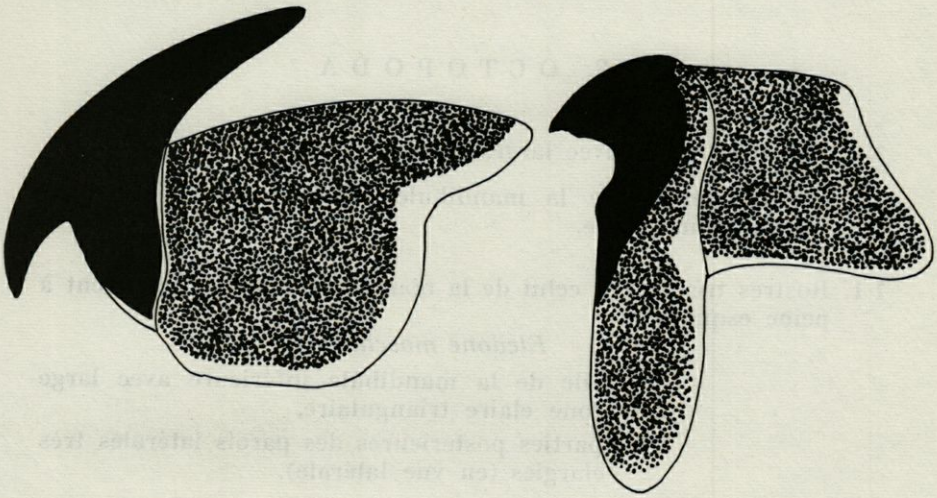
— capuchon de la mandibule supérieure sans bande claire ou avec une bande très étroite seulement.

2 2 2 2. Epaule de la mandibule inférieure faiblement développée, angle mandibulaire, par conséquent, assez nettement dessiné :

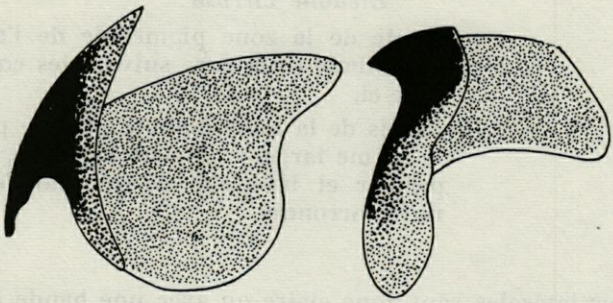
Sepia orbignyana

— capuchon et parois latérales de la mandibule supérieure bordés d'une zone claire assez large,

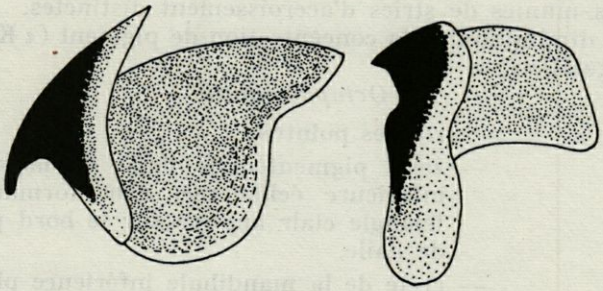
— crête de la mandibule inférieure le plus souvent fortement courbée.



Sepia officinalis



Sepia elegans



Sepia orbignyana

B. OCTOPODA

1. Parois latérales avec larges bandes claires.

Parois latérales de la mandibule supérieure très larges en section transversale.

1 1. Rostres très petits, celui de la mandibule inférieure souvent à peine esquissé :

Eledone moschata

— aile de la mandibule inférieure avec large zone claire triangulaire,

— parties postérieures des parois latérales très élargies (en vue latérale).

1 2. Rostres très distincts, formant un net angle avec l'épaule :

Eledone cirrosa

— limite de la zone pigmentée de l'aile de la mandibule inférieure suivant les contours de celle-ci,

— parois de la mandibule inférieure partout de la même largeur (en vue latérale), bords supérieur et inférieur donc parallèles, faiblement arrondis.

2. Parois latérales sans zone claire ou avec une bande claire très étroite seulement.

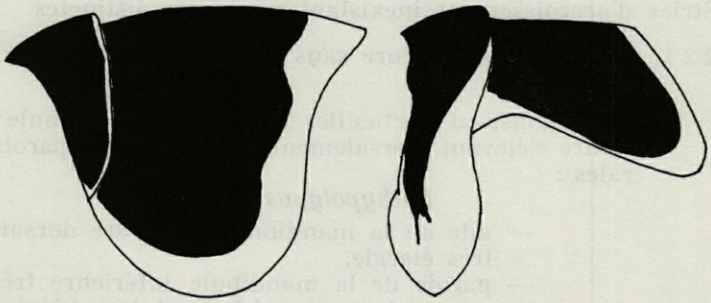
2 1. Parois munies de stries d'accroissement distinctes.
Forte diminution de la concentration de pigment (« Konzentrationsgefälle ») :

Octopus salutii

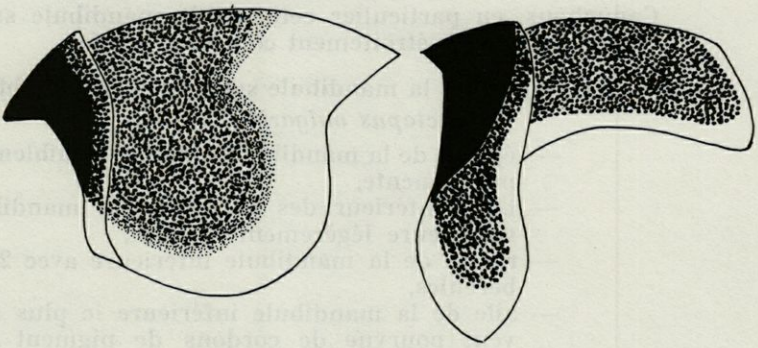
— rostres pointus,

— zone pigmentée de l'aile de la mandibule inférieure échancrée, d'où formation d'un triangle clair appuyé sur le bord postérieur de l'aile,

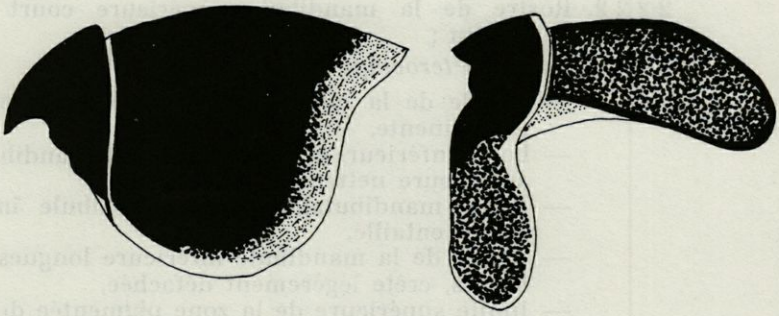
— crête de la mandibule inférieure plus claire, souvent avec ligne médiane très foncée.



Eledone moschata



Eledone cirrosa



Octopus salutii

2 2. Parois latérales plus ou moins uniformément pigmentées. Stries d'accroissement inexistantes ou peu distinctes.

2 2 1. Mandibule supérieure sans épaule descendant verticalement.

Capuchons, en particulier celui de la mandibule supérieure s'élevant, dorsalement, au-dessus des parois latérales :

Bathypolypus sponsalis

— aile de la mandibule inférieure dorsalement très élargie,
— parois de la mandibule inférieure très longues et basses, seul le bord dorsal légèrement arrondi.

2 2 2. Mandibule supérieure avec épaule très étirée, descendant verticalement.

Capuchons, en particulier celui de la mandibule supérieure, se serrant étroitement contre la crête.

2 2 2 1. Rostre de la mandibule supérieure court, obtus :

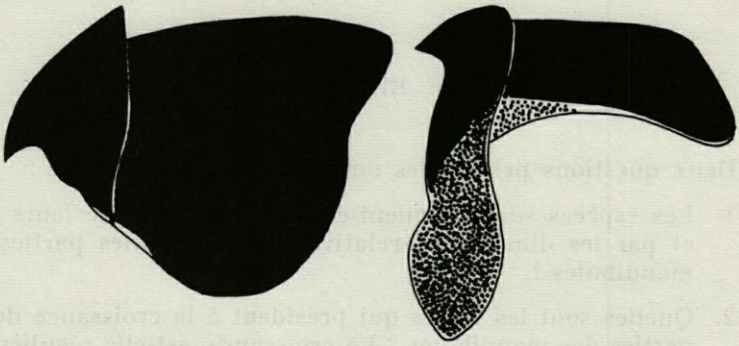
Octopus vulgaris

— épaule de la mandibule supérieure faiblement proéminente,
— bord inférieur des parois de la mandibule supérieure légèrement arrondi,
— rostre de la mandibule inférieure avec 2 tubercules,
— aile de la mandibule inférieure le plus souvent pourvue de cordons de pigment très foncé s'étalant en éventail,
— limite inférieure de la zone pigmentée des parois de la mandibule inférieure anguleuse.

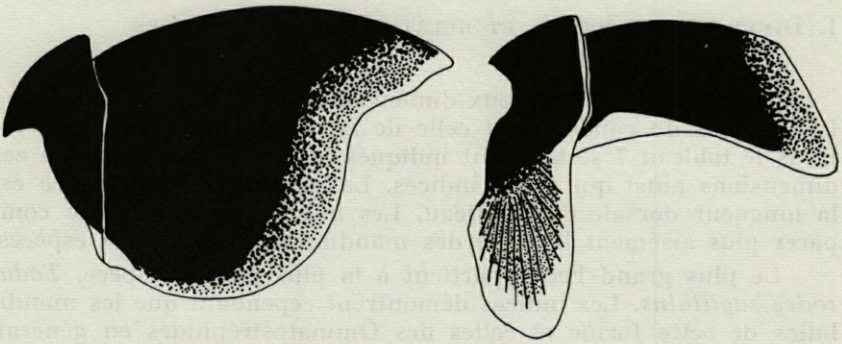
2 2 2 2. Rostre de la mandibule supérieure court et pointu :

Pteroctopus tetracirrhus

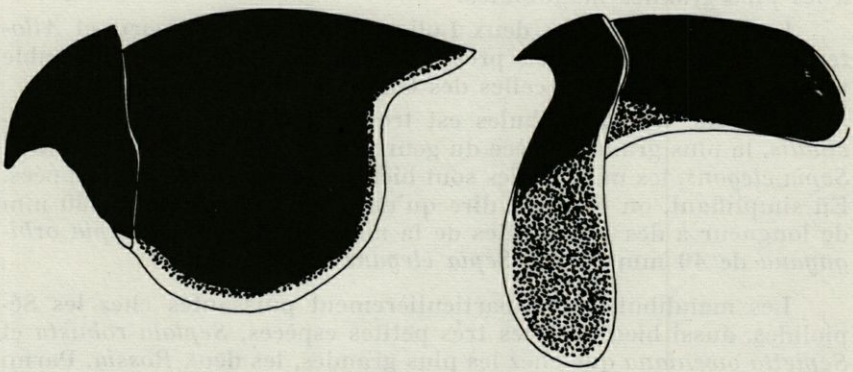
— épaule de la mandibule supérieure à peine proéminente,
— bord inférieur des parois de la mandibule supérieure nettement rond,
— angle mandibulaire de la mandibule inférieure entaillé,
— parois de la mandibule inférieure longues et basses, crête légèrement détachée,
— limite supérieure de la zone pigmentée de la mandibule inférieure droite, avec une zone de pigment clair.



Bathypolypus sponsalis



Octopus vulgaris



Pteroctopus tetracirrhus

PARTIE BIOMÉTRIQUE

Deux questions principales ont retenu notre attention :

1. Les espèces se distinguent-elles par la taille de leurs becs et par les dimensions relatives des différentes parties des mandibules ?

2. Quelles sont les règles qui président à la croissance de ces parties des mandibules ? La croissance, est-elle régulière ou perturbée ?

1. Dimensions absolues et relatives des mandibules

Nous avons mesuré deux dimensions pour chaque mandibule : la longueur du capuchon et celle de la crête (fig. 1; a, b, c et d). Dans le tableau 7 se trouvent indiqués les valeurs absolues de ces dimensions ainsi que leurs indices. La grandeur de référence est la longueur dorsale du manteau. Les indices permettent de comparer plus aisément la taille des mandibules des diverses espèces.

Le plus grand bec appartient à la plus grande espèce, *Todarodes sagittatus*. Les indices démontrent cependant que les mandibules de cette forme et celles des Ommatostréphidés en général, sont de taille assez modeste par rapport à la taille des animaux. Parmi les trois Ommatostréphidés examinés, *Todaropsis eblanae* a les plus grandes mandibules.

Les mandibules des deux Loliginacés, *Loligo vulgaris* et *Alloteuthis media* sont à peu près de taille égale et dans l'ensemble un peu plus petites que celles des Ommatostréphidés.

La taille des mandibules est très importante chez *Sepia officinalis*, la plus grande espèce du genre, alors que chez la plus petite, *Sepia elegans*, les mandibules sont bien plus faiblement développées. En simplifiant, on pourrait dire qu'une *Sepia officinalis* de 30 mm de longueur a des mandibules de la même taille qu'une *Sepia orbignyana* de 40 mm et une *Sepia elegans* de 50 mm.

Les mandibules sont particulièrement puissantes chez les Sépiolidés, aussi bien chez les très petites espèces, *Sepiola robusta* et *Sepietta oweniana* que chez les plus grandes, les deux *Rossia*. Parmi les Céphalopodes que nous avons examinés, c'est cette famille qui possède les plus grandes mandibules.

Tableau 7

Longueur en mm et indices du capuchon et de la crête des deux mandibules

Espèces	Sexe	M. d.	a		b		c		d	
			en mm	%	en mm	%	en mm	%	en mm	%
T. s.	♂	240	18,2	7,6	23,5	9,8	6,0	2,5	10,5	4,4
	♀	300	22,2	7,4	28,3	9,4	7,4	2,5	12,8	4,3
I. c.	♂	144	12,0	9,3	15,8	10,9	4,1	2,8	7,8	5,4
	♀	180	14,1	7,8	18,3	10,2	4,2	2,3	9,0	5,0
T. e.	♂	122	13,7	11,2	18,2	14,9	4,5	3,7	8,5	6,9
	♀	160	16,7	10,4	21,7	13,6	5,4	3,4	10,5	6,6
L. v.	juv	72	5,1	7,0	7,2	10,0	1,8	2,5	4,1	5,7
	♂	182	10,4	5,7	14,9	8,2	3,6	2,0	8,2	4,5
	♀	220	12,4	5,6	17,8	8,1	4,5	2,0	10,0	4,5
A. m.	juv	38	2,2	5,8	3,5	9,2	0,95	2,5	1,9	5,0
	♂	59	3,4	5,8	6,2	10,5	1,4	2,4	2,9	4,9
	♀	70	3,9	5,6	6,4	9,1	1,6	2,3	3,2	4,6
S. o.	♂	108	13,2	12,2	20,0	18,5	4,9	4,5	10,6	9,9
	♀	110	13,7	12,5	18,1	16,5	5,0	4,5	10,8	9,9
S. or.	♂	56	5,5	9,9	8,0	14,3	2,1	3,7	4,5	8,0
	♀	61	6,4	10,5	9,2	15,1	2,6	4,3	5,3	8,7
S. e.	♂	36	3,1	8,6	4,6	12,8	1,25	3,5	2,6	7,2
	♀	45	4,0	8,9	5,9	13,1	1,73	3,9	3,4	7,5
R. m.	♂	47	7,1	15,1	11,4	24,3	3,1	6,6	6,4	13,6
	♀	60	9,7	16,2	15,1	25,2	4,2	7,0	8,6	14,3
R. c.	♂	43	5,8	13,5	9,0	20,9	2,5	5,8	5,4	12,6
	♀	46	7,2	15,7	11,3	24,6	3,2	6,9	6,4	13,9
S. r.	♂	15	2,2	14,7	3,9	26,0	0,98	6,5	2,0	13,3
	♀	18	2,6	14,4	4,8	26,7	1,2	6,7	2,5	13,9
S. ow.	♂	24	3,2	13,3	5,4	22,5	1,4	5,8	3,0	12,5
	♀	30	4,0	13,3	6,8	22,7	1,8	6,0	3,9	13,0
O. v.	♂	116	6,8	5,9	19,2	16,6	4,9	4,2	11,5	10,0
	♀	104	6,4	6,1	17,2	16,5	4,4	4,2	10,2	9,9
O. s.	♂	69	3,7	5,4	9,7	13,8	2,4	3,5	5,4	7,8
	♀	80	4,1	5,1	10,7	13,4	2,8	3,5	6,1	7,6
P. t.	♂	92	5,4	5,9	14,8	16,1	3,7	4,0	9,4	10,2
	♀	97	5,6	5,8	15,1	15,5	3,8	3,9	9,9	10,2
B. sp.	♂	49	4,4	8,9	9,6	19,6	2,7	5,5	7,1	14,5
	♀	59	5,0	8,5	10,8	18,3	3,1	5,3	8,0	13,6
E. c.	♂	52	2,7	5,2	7,3	14,0	2,1	4,0	5,2	10,0
	♀	97	4,4	4,5	12,6	13,0	3,5	3,6	8,5	8,7
E. m.	♂	96	3,0	3,1	9,4	9,8	2,4	2,5	6,7	7,0
	♀	92	2,9	3,2	9,4	10,2	2,3	2,5	6,6	7,2

Les becs des Octopodes que l'on qualifie de prime abord de petits ne le sont point en réalité, exception faite du capuchon de la mandibule supérieure qui est faiblement développé. Il faut noter que les mandibules des Elédones, et plus précisément celles d'*Eledone moschata,* sont plus petits que ceux des autres Octopodidés. Le plus grand bec se trouve être celui de *Bathypolypus sponsalis.*

Existe-t-il des différences dans la taille des mandibules entre les deux sexes ? Il faut répondre affirmativement à cette question, en précisant toutefois que l'importance des différences varie d'une espèce à l'autre. Chez les Ommatostréphidés, les mâles ont des mandibules nettement plus puissantes que les femelles. Chez *Alloteuthis media,* ce sont également les mâles qui ont des mandibules plus grandes, mais les différences ne sont pas très importantes. Les deux sexes de *Loligo vulgaris* ont des becs de taille sensiblement égale; les mandibules des animaux juvéniles (sans distinction du sexe) sont nettement plus fortes que celles des adultes. Chez les Sépioidés, les femelles ont des becs plus grands que les mâles, les différences étant particulièrement marquées chez les deux espèces du genre *Rossia.* Chez les Octopodidés finalement, les mandibules sont mieux développées chez les mâles que chez les femelles. Seules les femelles d'*Eledone moschata* ont des becs plus grands que les mâles.

Si la détermination de l'espèce d'après les mandibules se base uniquement sur des critères morphologiques, celle de la taille, et par là même de l'âge de l'animal s'effectue en premier lieu d'après les dimensions; la distribution du pigment et son intensité ne donnant que des résultats peu certains. Nous avons indiqué dans le tableau 13 (annexe) la longueur des 4 dimensions pour différentes tailles de chacune de nos espèces. Ce tableau devrait permettre de se faire une idée assez précise de la taille de l'animal auquel appartenait la mandibule.

Les relations des dimensions des mandibules entre elles sont mises en évidence dans le tableau 8. Les Ommatostréphidés sont caractérisés par un très long capuchon de la mandibule supérieure. La longueur du capuchon de la mandibule inférieure dépasse 50 % de celle de la crête, mais cela ne signifie pas que le capuchon soit plus long que chez les autres espèces. En réalité, c'est la crête qui est particulièrement courte car elle est souvent profondément échancrée.

Le capuchon de la mandibule supérieure est également bien développé chez *Loligo vulgaris* et les trois espèces du genre *Sepia,* il est un peu plus petit chez *Alloteuthis media* et les Sépiolidés et nettement plus faible chez les Octopodidés. Chez *Bathypolypus* cependant, il est relativement bien développé, sa longueur comporte presque 50 % de celle de la crête. Un grand capuchon est caracté-

ristique pour les jeunes Octopodidés. Il n'est point surprenant de trouver chez *Bathypolypus sponsalis*, espèce de profondeur relativement peu évoluée, des caractères d'Octopode juvénile.

Les relations entre la taille du capuchon et celle de la crête de la mandibule inférieure sont moins variables. Pour cette mandibule, ce sont encore les Octopodidés qui ont le plus petit capuchon.

La relation de la taille des deux mandibules (longueurs des crêtes) est également indiquée dans le tableau 8. La mandibule supérieure est grande chez les Ommatostréphidés, chez *Alloteuthis media* et *Sepiola robusta*. Elle est par contre relativement petite chez *Bathypolypus sponsalis* et les deux Elédones.

TABLEAU 8

Indices intramandibulaires

	a en % de b		c en % de d		b en % de d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀
T. s.	0,77	0,79	0,57	0,58	2,24	2,18
I. c.	0,76	0,76	0,52	0,46	2,02	2,04
T. e.	0,75		0,53		2,14	
L. v.	0,70	0,69	0,43	0,45	1,75	1,78
A. m.	0,56	0,61	0,48	0,50	2,11	2,00
S. o.	0,66	0,76	0,46	0,46	1,89	1,68
S. or.	0,69	0,70	0,46	0,49	1,79	1,74
S. e.	0,67	0,68	0,48	0,51	1,77	1,74
R. m.	0,62	0,64	0,48	0,49	1,78	1,76
R. c.	0,64	0,64	0,46	0,50	1,67	1,77
S. r.	0,56	0,54	0,49	0,48	1,95	1,92
S. ow.	0,59	0,59	0,47	0,48	1,80	1,74
O. v.	0,35	0,36	0,42	0,43	1,66	1,69
O. s.	0,39	0,38	0,44	0,46	1,76	1,75
P. t.	0,37	0,37	0,39	0,38	1,57	1,52
B. sp.	0,46	0,46	0,38	0,39	1,35	1,35
E. c.	0,37	0,35	0,40	0,41	1,40	1,48
E. m.	0,32	0,31	0,36	0,35	1,40	1,43

2. LA CROISSANCE RELATIVE

La question de savoir pourquoi deux indices sont différents nous amène à considérer la croissance relative. Cette différence, en effet, peut avoir plusieurs raisons. Ou bien, les constantes d'équilibre ne sont pas identiques, ou bien, si elles le sont, les indices d'origine des dimensions diffèrent. Finalement, s'il s'agit de sexes ou d'espèces de taille dissemblable, constantes d'équilibre et indices d'origine peuvent être identiques, mais si la croissance n'est pas

isométrique, le plus grand sexe ou la plus grande espèce aura des indices qui diffèrent de ceux du plus petit sexe ou de la plus petite espèce.

Chez tous les Céphalopodes examinés, la croissance des mandibules est régulière; elle est représentée, dans le système des coordonnées, par une seule droite. CLARKE, qui avait rapporté la longueur du rostre de la mandibule inférieure (abscisse) au poids de l'animal (coordonnée) était arrivé à la même conclusion.

Chez la majorité des espèces, le coefficient de corrélation se situe entre 0,9 et 1. La relation entre la taille de l'animal et celle des mandibules est donc très stricte. Chez quelques espèces, et en particulier chez *Alloteuthis media, Rossia caroli,* les Octopodidés de profondeur et *Eledone moschata,* cette relation est moins rigoureuse, les coefficients oscillent entre 0,7 et 0,9. Pour les mâles de *Bathypolypus sponsalis* finalement, les coefficients varient entre 0,5 et 0,7.

Le tableau 9 contient, séparément pour les deux sexes, les valeurs des constantes d'équilibre des 4 dimensions. On peut constater que la croissance des mandibules n'est caractérisée par une allométrie positive que chez certains Décapodes. Les constantes d'équilibre des Octopodes se situent au-dessous de 1, la croissance est marquée par une allométrie négative plus ou moins accusée. Les

TABLEAU 9

Constantes d'équilibre
(grandeur de référence : longueur dorsale du manteau)

	a		b		c		d	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
T. s.	1,226	1,110	1,108	1,070	1,379	1,054	1,346	1,006
I. c.	1,111	1,039	1,202	0,890	1,176	0,925	1,101	0,731
T. e.	1,102		1,050		1,153		0,989	
L. v.	0,799	0,679	0,804	0,797	0,791	0,599	0,777	0,599
A. m.	0,871	0,710	0,690	0,608	0,907	0,746	0,873	0,625
S. o.	0,932	0,987	1,103	0,978	1,093	1,008	1,004	0,972
S. or.	0,847	0,784	0,836	0,856	1,181	1,109	1,042	0,923
S. e.	0,701	0,774	0,781	0,788	1,096	1,142	0,877	0,953
R. m.	0,855	0,592	1,195	0,635	0,868	0,725	1,100	0,650
R. c.	0,660	0,505	0,889	0,492	0,838	0,653	0,792	0,577
S. r.	0,620	0,779	0,709	0,717	0,555	0,788	0,723	0,800
S. ow.	0,845	0,778	0,771	0,734	0,789	0,903	0,929	0,925
O. v.	0,650	0,611	0,881	0,852	0,752	0,782	0,872	0,820
O. s.	0,788	0,769	0,897	0,937	0,930	0,825	0,869	0,884
P. t.	0,570	0,677	0,588	0,781	0,516	0,743	0,572	0,792
B. sp.	0,237	0,572	0,247	0,410	0,519	0,587	0,423	0,547
E. m.	0,314	0,677	0,649	0,761	0,254	0,703	0,606	0,769
E. c.	0,838	0,562	0,921	0,750	0,832	0,718	0,861	0,713

différences parmi les Décapodes sont considérables. La plus forte allométrie positive de croissance des mandibules se trouve être celle des Ommatostréphidés. Chez les Loliginacés par contre, l'allométrie de croissance est négative.

Chez les trois espèces du genre *Sepia,* les diverses parties des mandibules suivent différentes modalités de croissance; celle-ci peut être isométrique, positivement ou négativement allométrique.

La croissance des mandibules des Sépiolidés est marquée par une allométrie négative plus ou moins accusée. Chez *Rossia macrosoma* cependant, les parois des deux mandibules des mâles croissent rapidement; leurs constantes d'équilibre se situent au-dessus de 1.

Chez les Octopodidés, nous l'avons vu, les constantes sont assez basses, l'allométrie de croissance est négative pour les deux mandibules de toutes les espèces. Les plus hautes valeurs sont fournies par *Octopus salutii,* les plus basses par *Bathypolypus sponsalis.*

Le tableau 9 démontre en outre que chacune des 4 dimensions peut avoir la plus forte croissance. Ainsi, dans quelques rares cas, le capuchon de la mandibule supérieure grandit plus vite que les autres parties. Mais bien plus fréquemment, ce sont les parois latérales de cette même mandibule dont la croissance est la plus rapide. Chez d'autres espèces encore, et notamment chez les trois *Sepia,* c'est le capuchon de la mandibule inférieure qui fournit les plus hautes valeurs. Il n'existe donc pas de loi générale présidant à la croissance des différentes parties des mandibules. Il faudrait plutôt admettre que les relations des 4 constantes d'équilibre entre elles sont caractéristiques pour chaque espèce. Les différences qui existent entre ces 4 valeurs peuvent être assez importantes (Ommatostréphidés, Sépioidés, certains Octopodidés) ou négligeables (*Loligo vulgaris, Pteroctopus tetracirrhus*).

Seul chez les femelles des Ommatostréphidés, le capuchon de la mandibule supérieure a des valeurs plus élevées que les autres dimensions. Chez *Loligo vulgaris,* la croissance de la mandibule supérieure est accélérée par rapport à celle de la mandibule inférieure. Chez les femelles des Sépioidés, c'est au contraire la mandibule inférieure dont la croissance est plus rapide. Pour les mâles de cette tribu, aucune règle générale ne peut être constatée.

En ce qui concerne les Octopodidés, les parois latérales croissent, de manière générale, plus vite que les capuchons. La différence est particulièrement importante chez les mâles d'*Eledone moschata* dont les valeurs des constantes d'équilibre sont très basses.

La croissance du capuchon de la mandibule supérieure est caractérisée par une nette allométrie positive chez les mâles de *Todarodes sagittatus* et d'*Illex coindetii.* Elle est isométrique chez

les femelles de cette dernière espèce et chez les deux sexes de *Sepia officinalis*. Chez la plupart des espèces cependant, sa croissance est régie par une allométrie négative.

L'allométrie de croissance du capuchon de la mandibule inférieure est positive chez les mâles de *Todarodes sagittatus* et d'*Illex coindetii*, les deux sexes de *Sepia orbignyana* et les femelles de *Sepia elegans*. La croissance est isométrique chez les femelles de *Todarodes sagittatus*, les deux sexes de *Sepia officinalis* et les mâles de *Sepia elegans*. Chez la plupart des espèces cependant, la croissance du capuchon de la mandibule inférieure est marquée par une allométrie négative plus ou moins forte.

En ce qui concerne la croissance des parois latérales (crêtes) des deux mandibules, elle est caractérisée par une allométrie positive chez les mâles de *Todarodes sagittatus* et d'*Illex coindetii* ainsi que chez ceux de *Rossia macrosoma*. Chez les mâles de *Sepia officinalis*, seule la constante de la crête de la mandibule supérieure dépasse la valeur de 1,1. Il y a isométrie de croissance des parois de la mandibule supérieure chez les femelles de *Todarodes sagittatus*, celles de *Sepia officinalis* et les deux sexes d'*Octopus salutii* ainsi que chez les mâles d'*Eledone cirrosa*. Le mode de croissance le plus répandu pour les parois latérales est également une allométrie négative plus ou moins forte.

Les différences trouvées pour les indices des deux sexes s'expliquent, pour la plupart des espèces, par des constantes d'équilibre dissemblables, pour certaines cependant par la différence de taille entre mâles et femelles. Comme pour les indices, l'importance des différences varie d'une espèce à l'autre.

Chez les Ommatostréphidés, les droites de régression sont plus inclinées chez les femelles que chez les mâles. Si les petits mâles ont donc des becs plus grands que les petites femelles, la différence est encore plus accusée pour les animaux de taille importante. Il en est de même pour *Loligo vulgaris* et *Alloteuthis media*. Chez *Sepia officinalis*, les indices des deux sexes sont subégaux, les constantes d'équilibre sont un peu plus élevées pour les mâles que pour les femelles, mais les différences sont insignifiantes. Chez *Sepia elegans*, indices et constantes d'équilibre ont des valeurs plus hautes chez les femelles que chez les mâles. Chez *Sepia orbignyana* par contre, les femelles ont des indices plus élevés mais leurs droites de régression ont une pente plus faible que celle des mâles. Il en est de même pour les deux espèces du genre *Rossia* où les différences des constantes d'équilibre sont hautement significatives. Chez *Sepiola robusta* et *Sepietta oweniana* l'allométrie négative de croissance des mandibules est plus forte chez les femelles que chez les mâles.

Chez *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii,* ni les indices ni les constantes d'équilibre ne diffèrent entre les deux sexes. Chez *Pteroctopus tetracirrhus* et *Bathypolypus sponsalis,* les indices des mâles sont légèrement supérieurs à ceux des femelles, la croissance de leurs mandibules est cependant caractérisée par une allométrie négative très accusée. Ceci s'explique en partie par le fait que leur taille moyenne est plus petite que celle des femelles, mais en plus, les petits mâles ont des becs plus grands que les petites femelles alors que les grandes femelles ont des mandibules de taille plus importante que les grands mâles. Chez *Eledone cirrosa* finalement les valeurs des constantes d'équilibre plus hautes correspondent aux indices plus élevés du même sexe, alors que chez *Eledone moschata,* ce sont les femelles qui ont et des indices plus importants et une croissance plus rapide. Pour les deux espèces d'*Eledone* comme pour *Pteroctopus* et *Bathypolypus,* les constantes d'équilibre des deux sexes diffèrent de manière significative.

Aux deux questions posées au début de ce chapitre, nous pouvons donc donner les réponses suivantes :

Les différences de taille des mandibules entre les espèces examinées existent, elles sont assez considérables. Les mandibules sont particulièrement puissantes chez les espèces de la famille des Sépiolidés. Les Loliginacés, les Ommatostréphidés et *Eledone moschata* ont des becs nettement plus petits.

Chez les Sépioidés et les Octopodidés, les femelles ont des mandibules plus grandes que les mâles. Chez les Ommatostréphidés, *Alloteuthis media* et *Eledone cirrosa,* ce sont au contraire les mâles qui ont des becs plus puissants.

Par rapport à la paroi latérale, le capuchon de la mandibule supérieure est très développé chez les Ommatostréphidés, un peu moins chez les Sépiidés et *Loligo vulgaris.* Il est petit chez les Octopodidés.

La relation entre la longueur du manteau et la taille des différentes parties des mandibules est très stricte chez la plupart des espèces (coefficient de corrélation variant entre 0,9 et 1). La croissance relative des mandibules est représentée, dans le système des coordonnées, par une droite ininterrompue, elle est donc régulière.

La croissance est caractérisée par une allométrie positive chez les Ommatostréphidés, et en premier lieu chez les mâles. Chez les Sépiidés et *Rossia macrosoma,* certaines parties seulement des mandibules ont des constantes d'équilibres dépassant la valeur 1. Il y a allométrie négative plus ou moins accusée chez les Loliginacés, les Sépiolidés et les Octopodidés.

Si chez ces derniers, la paroi latérale croît plus vite ou aussi vite que le capuchon, chez les Décapodes par contre, parois ou

capuchons peuvent grandir plus rapidement. Seul chez les Ommatostréphidés, le capuchon croît toujours plus vite.

*
* *

Nous ne voudrions pas clore ce chapitre sans essayer de comparer nos résultats à ceux de CLARKE, dans la mesure où une telle comparaison paraît possible. En effet, en ce qui concerne la croissance relative des mandibules, on ne peut que constater, qu'elle est régulière, non perturbée, donc représentée par une seule droite dans le système des coordonnées, que la grandeur de référence soit la longueur du manteau ou le poids total. En plus, la relation entre la taille des mandibules et la longueur ou le poids de l'animal est très stricte. La dimension de la mandibule choisie par CLARKE étant la longueur du rostre de la mandibule inférieure (dimension non mesurée par nous) et la grandeur de référence le poids, il est évidemment inutile de confronter les constantes d'équilibre.

La croissance d'une partie de la mandibule par rapport à une autre, et en particulier celle du capuchon et de la crête, a été suivie par CLARKE et par nous (tableaux 10 et 11). La comparaison des

TABLEAU 10

Constantes d'équilibre
(abscisses : longueur de la crête, ordonnées : longueur du capuchon)

	Mandibule supérieure		Mandibule inférieure	
	mâles	femelles	mâles	femelles
T. s.	1,129	1,039	1,045	1,143
I. c.	0,922	1,171	1,075	1,087
T. e.	0,893		1,297	
L. v.	0,994	0,884	1,046	1,182
A. m.	1,000	1,042	1,034	1,186
S. o.	0,836	1,015	1,125	1,066
S. or.	1,037	0,943	1,172	1,256
S. e.	0,962	1,329	1,012	1,239
R. m.	0,752	1,348	0,895	1,305
R. c.	1,464	1,120	1,297	1,289
S. r.	0,942	1,127	0,839	1,013
S. ow.	1,092	1,151	0,906	1,000
O. v.	0,781	0,789	0,925	1,020
O. s.	0,885	0,848	1,139	0,979
P. t.	1,171	0,890	1,171	0,990
B. sp.	0,970	1,449	1,555	1,326
E. c.	0,934	0,855	1,009	1,057
E. m.	0,972	1,047	1,022	1,065

résultats est là des plus intéressantes, bien que l'auteur anglais se soit limité, dans la majorité des cas, à indiquer les constantes d'équilibre des familles ou du genre.

TABLEAU 11

Constantes d'équilibre d'après CLARKE pour les mêmes dimensions

	Mandibule supérieure		Mandibule inférieure	
	CLARKE	M. F.	CLARKE	M. F.
Ommastréphidés	1,04	1,04	0,95	1,11
Todarodes sag.	1,02	1,07	0,94	1,11
Sepiolidae (R. m.)	0,98	1,12	0,86	1,15
Sepiidae (S. o.)	1,03	0,91	1,07	1,10
Loliginidae	1,00	1,00	0,94	1,11
Octopodidae	0,78	0,87	0,96	1,02

La constante d'équilibre de la mandibule supérieure des *Todarodes sagittatus* méditerranéens est à peine supérieure à celle des animaux atlantiques. Pour la mandibule inférieure par contre, la croissance du capuchon des formes méditerranéennes est nettement accélérée. Pour la famille des Ommatostréphidés (CLARKE a analysé, outre *Todarodes, Illex coindetii, Illex illecbrosus, Stenoteuthis caroli* et *Stenoteuthis pteropus*), la constante d'équilibre de la mandibule supérieure est égale, alors que celle de la mandibule inférieure est nettement plus importante chez les animaux méditerranéens. Pour *Rossia macrosoma* (Sépiolidés chez CLARKE), le capuchon des deux mandibules croît plus rapidement chez les individus méditerranéens. Mais il faut noter que pour cette espèce, comme pour *Sepia officinalis* (Sepiidae), CLARKE ne disposait que d'un matériel très limité. La croissance de la mandibule supérieure des Loliginidés (espèces analysées par CLARKE : *Loligo vulgaris, Loligo forbesi* et *Sepioteuthis lessoniana*) est rigoureusement la même chez les animaux atlantiques et méditerranéens. La croissance relativement faible du capuchon de la mandibule supérieure des Octopodidés est commune aux espèces atlantiques et méditerranéennes.

Pour conclure, on peut dire à l'état actuel de nos connaissances, que la croissance du capuchon de la mandibule supérieure par rapport à celle de la paroi latérale est régie par la même loi chez les animaux de l'Atlantique et de la Méditerranée, alors que le capuchon de la mandibule inférieure croît plus vite chez les derniers.

DISCUSSION

Nous avons démontré que la détermination d'après les seules mandibules est possible jusqu'au niveau de l'espèce et non seulement jusqu'à celui du genre ou de la famille. Les mandibules, de ce fait, revêtent une très grande valeur taxonomique.

Les espèces dont les mandibules ont été récoltées, soit dans le sédiment des océans, soit dans l'estomac d'un prédateur de Céphalopodes, pourront être déterminées en comparant ces becs à des mandibules parfaitement identifiées puisque prélevées sur l'animal même. Il est fort probable, voire certain, que la détermination spécifique ne se limite pas aux espèces méditerranéennes mais qu'elle pourra être étendue à l'ensemble du groupe.

Les modifications ontogéniques que subissent les mandibules, mais bien plus encore leur taille et leurs dimensions relatives permettent en outre de se faire une idée assez précise de la taille et par là même de l'âge de l'animal dont les mandibules ont été récoltées.

Les mandibules sont donc des organes qui ne devraient jamais être négligés lors de la description d'une espèce. Des formes très voisines, telles *Eledone cirrosa* et *Eledone moschata* peuvent aisément être distinguées d'après leurs mandibules (tableau 12). Il en est de même pour *Rossia macrosoma* et *Rossia caroli* ou pour les espèces du genre *Octopus*.

TABLEAU 12

	Eledone moschata	*Eledone cirrosa*
Mandibule supérieure		
capuchon	épousant étroitement les parois latérales	s'élevant au-dessus des parois latérales
rostre	très petit, parfois inexistant (déjà vu par NAEF)	toujours présent, nettement détaché de l'angle mandibulaire
parois latérales	bord supérieur presque droit, bord ventral arrondi	bord supérieur fortement courbé, bord ventral anguleux
Mandibule inférieure		
rostre	presque toujours inexistant	large, fortement proéminent
angle mandibulaire	inexistant, le bord antérieur de la mandibule inf. formant une ligne droite, verticale	faiblement échancré, arrondi
parois latérales (en vue latérale)	partie postérieure nettement élargie	de largeur égale, bords supérieur et inférieur donc parallèles, légèrement arrondis
ailes	se terminant en demi-cercle	se terminant en pointe plus ou moins accusée
consistance	molle (déjà remarqué par NAEF)	un peu plus dure
pigmentation		
aile de la mandibule inférieure	la limite entre les zones pigmentée et claire traverse, obliquement, l'aile. Zone claire très grande	la limite entre les deux zones suit plus ou moins le contour des ailes. Zone claire moins étendue
stries d'accroissement	jamais distinctes	parfois distinctes
fréquence des deux couleurs		
brun-rougeâtre	37 %	60 %
brun foncé	63 %	40 %

La très profonde séparation qui existe entre les deux principaux ordres des Coleoidea, les Décapodes et les Octopodes, s'exprime également dans la structure des mandibules. Les Sépiolidés qui partagent avec les Octopodes un bon nombre de caractères, qui

occupent, en quelque sorte, une position intermédiaire, ont les mandibules typiques des Décapodes, fait qui avait déjà été remarqué par NAEF. Mais à l'intérieur de l'ordre des Décapodes, comme d'ailleurs des Octopodes, les différences entre les mandibules des diverses espèces ne correspondent pas forcément au degré de parenté qui existe entre ces espèces. Ainsi, les genres *Sepiola* et *Sepietta* se trouvent, en ce qui concerne les mandibules, plus proches des Loliginacés et même des Ommatostréphidés que des *Rossia* qui appartiennent pourtant à la même famille qu'eux. Un principal caractère sépare les membres de cette famille : la pigmentation de la paroi latérale de la mandibule supérieure. La paroi est bordée d'une large zone claire chez *Sepiola* et *Sepietta*. Chez *Rossia macrosoma* et *Rossia caroli* qui s'apparentent, d'après la structure des mandibules, aux espèces du genre *Sepia*, la paroi latérale de la mandibule supérieure ne porte qu'une étroite bande dépourvue de pigment.

Les différences de la taille relative des mandibules sont très importantes. La longueur des parois latérales de la mandibule supérieure peut comporter entre 8 et 27 % de la longueur du manteau. Les plus grandes mandibules étant celles des Sépiolidés, une famille dont les espèces sont de petite et même de très petite taille, on pourrait conclure que les mandibules sont d'autant plus petites que la taille de l'espèce est plus importante. Mais il n'existe pas de relation stricte entre la taille de l'espèce et l'importance de ses mandibules. Parmi les Sépiolidés mêmes, c'est la plus grande espèce, *Rossia macrosoma*, qui a les plus grandes mandibules. Il en est de même chez les Sépiidés : les becs sont plus puissants chez *Sepia officinalis* que chez *Sepia elegans*. Les mandibules d'*Eledone cirrosa* sont plus grandes que celles d'*Eledone moschata*, alors que les deux espèces, au moins les femelles, sont de taille identique.

La taille des mandibules n'est pas obligatoirement caractéristique pour une unité systématique. Des formes très voisines (comme p. ex. *Octopus vulgaris* et *Octopus salutii* ou *Eledone cirrosa* et *Eledone moschata*) peuvent avoir des mandibules de taille différente. Cependant, les Sépiolidés ont toutes des mandibules puissantes, les deux Loliginacés des becs de petite taille.

On cherche naturellement à établir un rapport entre la forme des mandibules et le mode de vie de l'espèce. Les formes pélagiques qui évoluent le plus souvent en pleine eau et qui se déplacent à une grande vitesse, se nourrissent d'autres animaux que les espèces benthiques, à mouvements plus lents. En effet, les Ommatostréphidés, mais également les Loliginacés, menant en grande partie une vie pélagique, mangent des Poissons ou se livrent au cannibalisme alors que les espèces vivant en contact avec le fond se nourissent en premier lieu de Crustacés. NAEF disait que les formes

pélagiques sont caractérisées par un très grand capuchon. Il est exact que celui-ci est puissamment développé chez les Ommatostréphidés, et chez les Architeuthacés en général, mais il est également de taille respectable chez les Sépiidés, formes benthiques alors qu'il est très faible chez les Octopodidés. Les différences importantes sont celles qui existent entre les deux ordres : Décapodes et Octopodes plutôt qu'entre habitants des domaines pélagique et benthique, c'est-à-dire entre les mangeurs de Poissons et ceux qui préfèrent les Crustacés.

Dans l'ensemble, les mandibules des formes benthiques et en particulier celles des Octopodidés, sont plus fortement pigmentées que les becs des espèces pélagiques. Mais les Ommatostréphidés, comme tous les Architeuthacés de très grande taille, ont également des mandibules foncées.

Nous avons insisté sur les différences relativement importantes des mandibules des Décapodes et des Octopodes. Cependant, lorsque l'on compare les mandibules des diverses espèces de ces deux ordres à celles de la forme la plus archaïque des Céphalopodes actuels, le Nautile, on se rend compte qu'en réalité, ces différences sont insignifiantes. Les mandibules du Nautile par contre se distinguent de celles des Coleoidea par plusieurs caractères essentiels (Griffin, 1900; Naef, 1923) :

— l'épaule de la mandibule supérieure n'est pas du tout développée,

— la mandibule inférieure, de grande taille, n'est pas différenciée en capuchon et parois latérales,

— les parties mordantes des deux mandibules sont partiellement recouvertes d'une couche calcaire blanchâtre (Naef).

Chez *Vampyroteuthys infernalis,* l'unique représentant du troisième ordre des Coleoidea récents, forme très particulière, le capuchon de la mandibule inférieure est très puissamment développé. Il est possible que la mandibule inférieure du Nautile corresponde en fait au seul capuchon des formes plus évoluées.

L'épaule de la mandibule supérieure est donc absente chez le Nautile. Les jeunes Octopodes partagent avec lui ce caractère primaire. Chez eux, l'épaule ne se forme que tardivement dans l'ontogénèse. Ce fait pourrait être interprété comme une sorte de récapitulation. Cette récapitulation n'existe pas chez les Décapodes; la mandibule supérieure des très jeunes animaux possède déjà une épaule.

Chez *Bathypolypus sponsalis,* la mandibule supérieure reste dépourvue d'épaule pendant toute l'existence des animaux, le caractère primitif est conservé. L'hypothèse de la position relativement

basse des Octopodidés de profondeur à l'intérieur de la famille se trouve ainsi étayée.

L'intérêt que présente une étude détaillée des mandibules des Céphalopodes est multiple. Le jour où l'on sera en mesure d'identifier toutes les espèces d'après les seules mandibules, bien des questions concernant la biologie et l'écologie des Céphalopodes trouveront une réponse. Une meilleure connaissance des mandibules des Céphalopodes fossiles permettra en plus de résoudre certains problèmes d'évolution.

RÉSUMÉ

Les mandibules de 18 Céphalopodes méditerranéens ont été décrites, les différences entre les espèces ont été mises en valeur ainsi que les variations individuelles qui existent à l'intérieur d'une espèce. Les modifications ontogéniques (morphologie et pigmentation) ont été suivies. La clé de détermination montre que l'identification spécifique d'après les seules mandibules est possible.

Nous avons trouvé non seulement des différences appréciables de la taille relative des mandibules entre les diverses espèces, mais dans certains cas, également entre les deux sexes. La croissance relative des mandibules est régulière; la relation entre la taille de l'animal et celle des différentes parties des mandibules est très stricte.

Une relation entre la forme ou la pigmentation des mandibules et le mode de vie (mode de nutrition) ne semble pas exister.

SUMMARY

The mandibles of 18 mediterranean cephalopods have been described; differences between species as well as individual variations which appear in one species have been shown. Ontogenic changes (morphology and pigmentation) have been followed. An identification key shows that specific determination is possible from the mandibles alone.

We have found not only appreciable differences in the relative size of the mandibles between various species, but in certain cases between the two sexes. Relative growth of mandibles is regular; connection between the animal size and that of the different parts of the mandible is very strict.

Relation between the mandible shape or pigmentation and the mode of life (alimentary mode) does not seem to exist.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Kiefer von 18 Tintenfischen des Mittelmeeres wurden genau beschrieben und die Artunterschiede hervorgehoben. Ferner sind wir auf die individuellen, zum Teil recht grossen Variationen eingegangen. Die Altersveränderungen der Kiefer (Form und Pigmentierung) ist verfolgt worden. Der Bestimmungsschlüssel zeigt, dass eine spezifische Bestimmung der Tintenfische an Hand der Kiefer allein durchaus möglich ist.

Wir konnten beträchtiliche Unterschiede in der relativen Grösse der Kiefer nicht nur zwischen den einzelnen Arten sondern auch zwischen den Geschlechtern feststellen. Das relative Wachstum der Schnäbel ist regelmässig. Die Grösse der Kiefer steht in genauer Relation zur Grösse des Tieres.

Eine Beziehung zwischen Form oder Pigmentierung der Kiefer und der Lebensweise, resp. der Ernährung scheint nicht zu bestehen.

BIBLIOGRAPHIE

BELYAEV, G.M., 1959. Interesting finds on the bottom of the Pacific Ocean. *Priroda,* **3** (12) : 105-108.

BELYAEV, G.M., 1962. Les becs des Mollusques Céphalopodes dans les sédiments océaniques. *Okeanologija SSSR,* **2** (2) : 311-326.

CLARKE, M.R., 1962. Significance of Cephalopod beaks. *Nature,* **193** (4815) : 560-561.

CLARKE, M.R., 1962. The identification of Cephalopod " beaks " and the relationship between beak size and total body weight. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool.,* **8** (10) : 421-480.

GRIFFIN, L.E., 1900. The anatomy of *Nautilus pompilius. Mem. Nat. Acad. Sci. Washington,* **8** : 101-197.

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.

PICKFORD, G.E., 1949. *Vampyroteuthis infernalis* Chun, an archaic Cephalopod. II. External anatomy. *Dana-Rep.* Nr. 32 : 1-132.

ROBSON, G.C., 1929. *A monogarph of recent Cephalopoda.* Part I. *Octopodinae.* London, 236 pp.

ROBSON, G.C., 1932. Part II. *The Octopoda* (excl. the *Octopodinae*). London, 359 pp.

Manuscrit reçu le 24 août 1965.

Annexe

TABLEAU 13

Longueur du capuchon et de la crête des deux mandibules pour différentes tailles

M. d.	a		b		c		d	
Todarodes sagittatus	m	f	m	f	m	f	m	f
150		12,5		16,0		3,7		7,5
200	16,2	15,5	20,6	20,0	5,1	5,0	9,2	9,5
250	20,2	20,6	25,5	26,1	6,2	7,1	13,1	12,3
300	23,9	24,9	30,1	31,4	8,1	8,9	14,4	15,2
350		30,5		38,0		10,0		17,1
400		34,0		43,7		10,7		19,6
Illex coindetii								
100	8,4		10,7		2,8		5,4	
150	13,0	11,5	17,1	15,2	4,4	4,0	8,4	8,0
200	16,8	16,0	23,2	20,8	6,4	5,4	11,6	10,8
250		18,9		24,3		6,1		11,8
Loligo vulgaris								
60	4,4		6,4		1,6		3,7	
100	7,0		9,9		2,6		6,0	
150	9,2	9,4	13,3	13,7	3,0	3,7	7,3	8,2
200	11,7	11,7	17,0	17,0	4,5	4,1	10,0	9,0
250	13,8	13,8	20,2	20,3	5,0	5,0	10,8	10,7
Alloteuthis media								
40	2,5	2,9	4,0	4,1	1,0	1,1	2,1	2,4
60	3,7	4,1	5,5	5,9	1,5	1,6	3,3	3,3
80	5,0	4,6	7,5	6,8	2,2	1,9	4,6	3,8
100		5,7		8,0		2,4		4,5
Sepia officinalis								
50	6,3	6,9	8,8	9,0	2,0	2,5	4,7	5,4
100	12,3	12,9	16,4	17,0	4,4	4,6	9,4	10,0
150	18,4	17,7	25,2	24,0	6,6	7,0	14,9	15,3
200	25,7	26,1	33,1	33,3	10,6	11,0	20,9	21,0
250	32,8		42,0		13,3		24,6	
Sepia orbignyana								
40	4,3	4,8	6,3	6,8	1,5	1,8	3,4	3,8
60	5,8	6,6	8,5	9,3	2,3	2,6	4,8	5,4
80	7,0	7,7	10,4	11,3	2,9	3,4	5,9	6,6
90		8,4		12,5		3,9		6,9
Sepia elegans								
20	2,1		3,2		0,65		1,7	
30	2,9	3,0	4,0	4,6	0,97	1,2	2,1	2,3
40	3,5	3,7	5,2	5,7	1,5	1,5	2,9	2,9
50	3,7	4,4	5,9	6,4	1,7	1,9	3,4	3,6
60		4,9		7,4		2,4		4,5
Rossia macrosoma								
30	5,1		7,2		2,1		3,9	
40	6,0		10,3		3,0		5,8	
50	7,8	9,0	12,9	13,5	3,4	3,8	7,1	7,7
60		10,2		15,8		4,2		8,9
70		10,8		16,8		4,7		9,5

M. d.	a		b		c		d	
	m	f	m	f	m	f	m	f
Rossia caroli								
30	5,3	6,7	8,6	10,0	2,1	2,4	5,0	5,7
40	5,5	6,6	9,1	10,4	2,3	2,9	5,1	5,8
50	6,3	7,4	10,3	11,7	2,5	3,4	5,4	6,7
60		7,8	12,2			3,6		7,0
Sepiola robusta								
10	1,7	1,7	3,0	3,1	0,8	0,8	1,5	1,5
20	2,4	2,7	4,5	4,9	1,1	1,3	2,3	2,7
Sepietta oweniana								
20	2,4	2,6	4,2	4,5	1,1	1,1	2,4	2,4
30	3,8	4,2	6,3	7,0	1,6	1,9	3,6	4,2
Octopus vulgaris								
50	4,0	4,0	9,7	10,5	2,8	2,6	5,7	6,0
75	5,0	5,4	12,8	13,7	3,3	3,5	7,9	7,9
100	6,1	6,3	15,9	16,6	4,2	4,3	9,5	10,2
125	7,3	7,5	22,0	20,5	5,4	5,6	12,6	12,6
150	8,3	7,8	26,5	24,3	6,4	6,5	15,8	14,8
170	9,6	9,3	30,1	27,8	6,7	7,4	17,5	17,2
200	10,3		34,0		7,1		19,2	
Octopus salutii								
50	3,3	2,9	8,1	7,1	1,9	2,0	4,4	4,3
75	4,6	3,9	12,0	10,0	2,7	2,6	6,0	5,6
100	5,1	5,3	13,5	14,1	3,5	3,7	7,6	7,8
120		5,9		16,2		4,1		9,2
Pteroctopus tetracirrhus								
50	3,1	3,0	7,5	7,3	1,7	1,7	5,0	4,8
75	4,8	4,3	12,6	11,7	3,2	3,0	8,3	7,5
100	5,4	6,2	14,8	16,5	3,9	4,2	9,4	10,5
125		6,7		18,7		4,6		12,0
Eledone cirrosa								
25	1,55		4,1		1,25		3,0	
50	2,6	2,6	6,9	7,4	2,2	2,2	4,5	5,1
75	3,6	3,7	10,1	10,2	2,9	2,9	7,0	7,0
100	4,5	4,7	13,3	14,5	3,7	3,9	9,0	9,2
125		5,1		15,4		4,4		10,5
150		5,4		17,0		4,7		11,0
Eledone moschata								
70	2,8	2,4	7,9	7,7	2,3	2,0	5,5	5,3
100	3,0	3,2	9,6	10,6	2,5	2,5	6,8	7,6
140	3,5	4,0	11,7	13,2	2,8	3,6	8,5	9,5