



**HAL**  
open science

# NOS CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES OCTOPODES

S V Boletzky

► **To cite this version:**

S V Boletzky. NOS CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES OCTOPODES. Vie et Milieu , 1978, pp.85-120. hal-02998275

**HAL Id: hal-02998275**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02998275v1>**

Submitted on 10 Nov 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.

## NOS CONNAISSANCES ACTUELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DES OCTOPODES

par S. v. BOLETZKY

C.N.R.S., Laboratoire Arago (L. A. 117)  
66650 Banyuls-sur-Mer

### ABSTRACT

Morphological and biological characteristics of Octopod development are reviewed and discussed in terms of their significance to phylogenetic conceptions.

### INTRODUCTION

Les Céphalopodes vivants, de la sous-classe des Coleoidea (= Dibranchiata) se rangent, à une espèce près, dans deux grands groupes : les Décapodes et les Octopodes (Tableau I).

Chez les Décapodes, la couronne brachiale est différenciée en huit bras similaires et deux tentacules spécialisés pour la capture de proies vivantes. Bras et tentacules sont munis de ventouses pédonculées dont l'ouverture est renforcée par un anneau corné.

Les Octopodes, par contre, se distinguent par leurs huit bras similaires avec des ventouses sessiles et souples, dépourvues d'anneau corné. Bien que ces différences puissent paraître mineures, leur importance est confirmée par d'autres caractères. Ils concernent à la fois l'anatomie interne, le développement et la biologie de la reproduction.

Toutes ces différences soulèvent le problème des rapports phylogénétiques entre ces deux groupes, problème qui peut être abordé dans le domaine de la paléontologie et dans celui de la morphologie et de la biologie des formes vivantes. La biologie du développement en particulier peut fournir certaines indications. Leur interprétation varie en fonction des hypothèses directrices que l'on admet, mais aussi dans des limites qui seront d'autant plus étroites que les données fournies par l'étude du développement sont précises et fiables.

TABLEAU I

*Le système des Coléoidés récents.*

(voir texte pour le classement des Sepioidea et des Teuthoidea)

Ordre	DECAPODA		VAMPYROMORPHA	OCTOPODA	
	Sepioidea	Teuthoidea		Cirrata	Incirrata
Sous-ordre					
Famille	5	2 + 23	1	3	9 (8)
Genres	19	9 + 74	1	7	36

Dans le cas des Céphalopodes, l'analyse du développement s'est longtemps limitée aux seuls Décapodes. A côté de l'immense majorité de formes profondément « modifiées », ce groupe comprend les deux seuls genres qui ont conservé la coquille calcifiée et cloisonnée représentant le type de la classe des Céphalopodes : la Spirule et la Seiche. Le développement relativement bien connu de la Seiche et de quelques autres Décapodes a largement dominé l'image qu'on se faisait du développement des Céphalopodes en général.

En effet, une étude comparée du développement embryonnaire des Octopodes, limitée à quelques formes du sous-ordre des Incirrata, a pour la première fois été présentée il y a un demi siècle seulement (NAEF, 1928). Pour la grande famille des Octopodidae, l'étude du développement embryonnaire a par la suite été approfondie par PORTMANN (1933, 1937) qui a mis l'accent sur l'importance des phénomènes biologiques qui dépassent le cadre de l'embryologie morphologique. C'est en grande partie grâce à lui que ces études ont été poursuivies par d'autres, notamment par plusieurs de ses élèves, de sorte qu'au cours des dernières décennies, le nombre des travaux consacrés au développement des Octopodes s'est multiplié. Il suffit cependant de consulter la monographie de ROBSON (1929, 1932) pour se rendre compte des très grandes lacunes lorsque l'on considère l'ensemble des Octopodes.

Il nous paraît néanmoins important de résumer nos connaissances actuelles sur le développement de ce groupe afin de faciliter l'orientation de recherches futures. Dans ce même but, nous donnons quelques indications préliminaires sur un petit nombre d'embryons du sous-ordre des Cirrata (= Cirromorpha) dont le développement était pratiquement inconnu jusqu'à maintenant (VERRILL, 1885).

### DÉVELOPPEMENT ET RAPPORTS PHYLOGÉNÉTIQUES

Si nous avons fait allusion au domaine paléontologique comme source d'information sur les rapports phylogénétiques des Octopodes, précisons que les informations venant de ce domaine sont extrêmement limitées. En fait, on connaît un seul Octopode mésozoïque : *Palaeoctopus newboldi* du Crétacé supérieur. Cette forme présente une combinaison de certains des caractères que l'on retrouve dans chacun des deux sous-ordres des Octopodes récents. Ainsi la présence de véritables nageoires, l'apparente présence de cirres à côté des ventouses, et la forme de la coquille correspondent à des caractères typiques des Cirrata (ROGERS, 1944), alors que la forme générale de l'animal et la présence de la poche d'encre rappellent le type des Incirrata, sous-ordre qui comprend la grande majorité des Octopodes récents. La position apparemment « intermédiaire » de *Palaeoctopus* a amené NAEF (1922) à créer pour cette forme un troisième sous-ordre, celui des Palaeoctopoda.

On ne connaît que trois spécimens de *Palaeoctopus*, tous provenant des bancs de calcaire du Sénonien de Sahel-el-Alma (Mont du Liban). Ces couches ont dû présenter des conditions vraiment exceptionnelles pour la fossilisation de Céphalopodes. On ne peut douter que des Octopodes n'aient toujours existé entre le Crétacé et le Miocène où se trouvent enfin les premières traces du genre *Argonauta*, uniquement sous forme des nacelles conservées (NAEF, 1922).

L'observation d'après laquelle les Octopodes « apparaissent » au Crétacé supérieur, pour « disparaître » aussitôt, ne peut donc nous renseigner sur l'origine de ce groupe (cf. DONOVAN, 1977). En particulier, elle ne peut servir d'argument décisif en faveur de l'hypothèse d'une séparation tardive des Octopodes à partir d'une ligne évolutive décapode déjà spécialisée (cf. ROGER, 1944, 1952; MANGOLD et FIORINI, 1970).

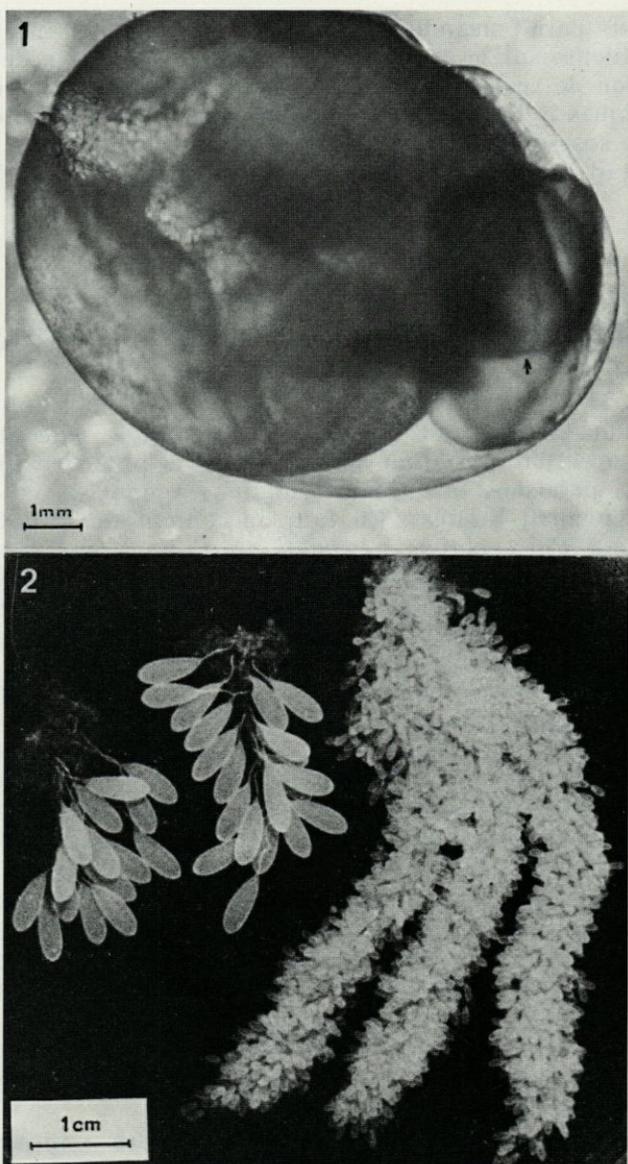


FIG. 1. — Embryon d'un Octopode cirromorphe dans son chorion (spécimen fixé). L'enveloppe externe est enlevée. A l'intérieur de l'embryon proprement dit, à droite, on reconnaît le sac vitellin interne (flèche). Pour d'autres détails, voir Fig. 16.

FIG. 2. — Cordons de ponte de deux Octopodidés, *Eledone cirrosa* (à gauche) et *Octopus vulgaris* (à droite).

NAEF (1922, 1923, 1928) et SACARRAO (1961) avaient déjà insisté sur l'idée selon laquelle la séparation des Décapodes et des Octopodes avait dû avoir lieu avant la différenciation des lignes évolutives qui aboutissent aux Sepioidea et aux Teuthoidea, classés comme ordres dans la systématique contemporaine (Voss, 1974, 1977). Si l'on accepte la conception de NAEF, on peut renvoyer ces ordres au rang de sous-ordres des Décapodes (Tableau I). Dans une étude comparée du système nerveux des Céphalopodes, YOUNG (1977) a conclu : « In spite of the obvious difficulties it seems to me to be important to retain the decapods as a unit. In the nervous system and other parts there are many striking similarities between sepoids and teuthoids, which strongly suggest that they are a common stock, distinct from that of octopods ».

Il faut enfin mentionner l'ordre monotypique des Vampyromorpha qui a été créé par PICKFORD (1939) pour une forme très particulière. Il réunit une dizaine d'espèces qui semblent toutes synonymes de *Vampyroteuthis infernalis*. Considérée autrefois comme Octopode primitif, lié aux Cirrata (cf. ROBSON, 1932), cette espèce est maintenant reconnue comme seul représentant vivant d'un groupe très ancien réunissant des caractères de Décapodes et d'Octopodes (PICKFORD, 1939; JELETZKY, 1966; YOUNG, 1977).

*Vampyroteuthis* est caractérisé par une couronne brachiale très semblable à celle des Octopodes cirromorphes. Cependant, entre les bras dorsal et dorso-latéral, se trouve de chaque côté un « filament rétractile » qui s'est avéré être homologue du bras dorso-latéral des Décapodes. Ceci est d'autant plus important que la différenciation de la couronne brachiale des Octopodes, au cours de leur évolution, peut être expliquée, à partir d'un ensemble de cinq paires de bras, par la disparition d'une des trois paires dorsales. NAEF (1922) a bien souligné que ce ne sont certainement pas les tentacules spécialisés des Décapodes (en position ventro-latérale) qui auraient été supprimés chez les Octopodes. Son argument crucial est l'organogenèse de la paupière primaire qui se forme essentiellement à partir de deux paires de plis tégumentaires prolongeant, de chaque côté de la tête, la base des bras latéraux (bras III et tentacules chez les Décapodes; bras II et III chez les Octopodes : voir Figure 11 B).

NAEF (1928) suppose que c'est le bras dorsal (I) des Décapodes qui manque aux Octopodes, et il présente de bons arguments pour soutenir cette hypothèse. Cependant chez les Décapodes et chez les Octopodes, deux paires de « vésicules métabrachiales » (BOLETZKY *et al.*, 1970) se forment à partir d'invaginations ectodermiques qui se situent toujours entre la base des bras dorsal et dorso-latéral, d'une part, et entre la base des bras ventral et

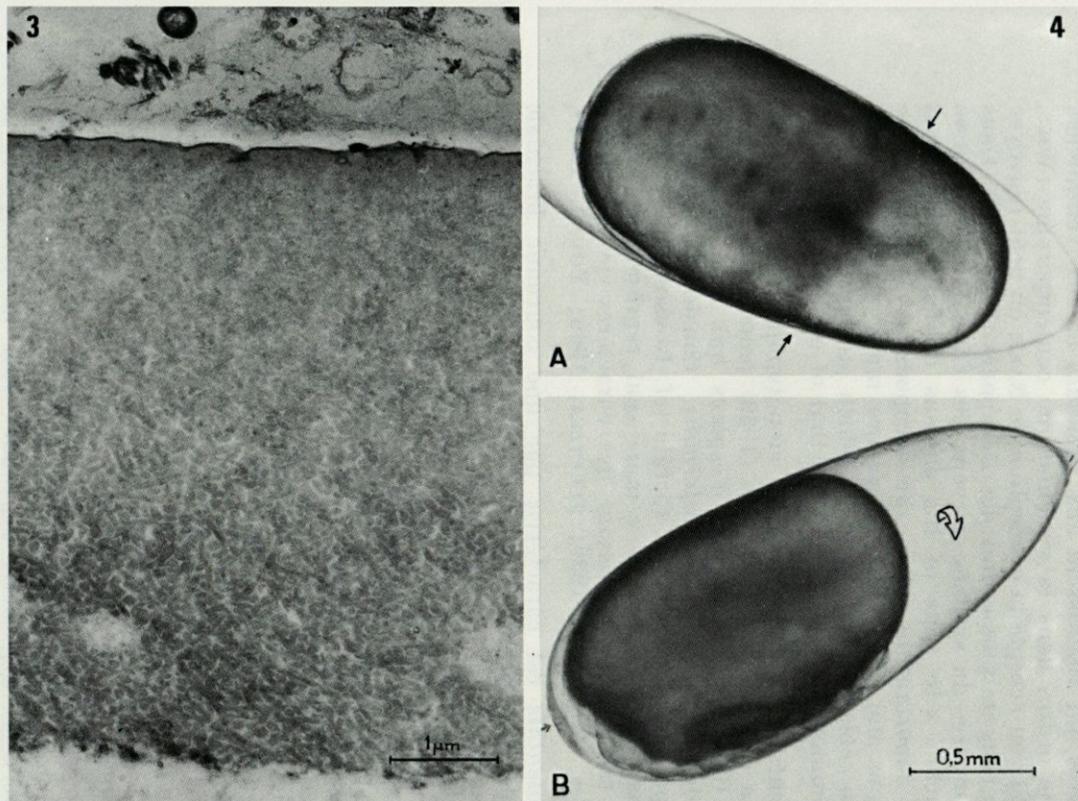


FIG. 3. — Coupe transversale du chorion d'un œuf d'*Octopus vulgaris*. A la surface du chorion (en haut), des micro-organismes se sont fixés. Noter la structure fibreuse, moins dense du côté intérieur (en bas) qu'à la surface du chorion (fixé à l'acide osmique, coupe fine contrastée au citrate de plomb).

FIG. 4. — Embryons d'*Octopus vulgaris*. A : stade VI-VII d'après Naef (1928). La calotte de l'embryon proprement dit couvre le pôle animal de l'œuf (à gauche), la partie extra-embryonnaire (future enveloppe du sac vitellin externe) couvre un tiers environ de la masse vitelline (limite de la calotte marquée par les flèches). La partie libre du vitellus est couverte uniquement du cortex plasmatique de l'œuf; elle effectue des mouvements de torsion décelables en cinématographie accélérée. B : stade VIII environ, au cours du premier retournement. Le sens de rotation autour de l'axe du chorion est indiqué par la flèche. A ce stade, le vitellus est entièrement recouvert par la calotte embryonnaire et l'enveloppe ciliée du sac vitellin externe. La petite flèche indique le micropyle fermé.

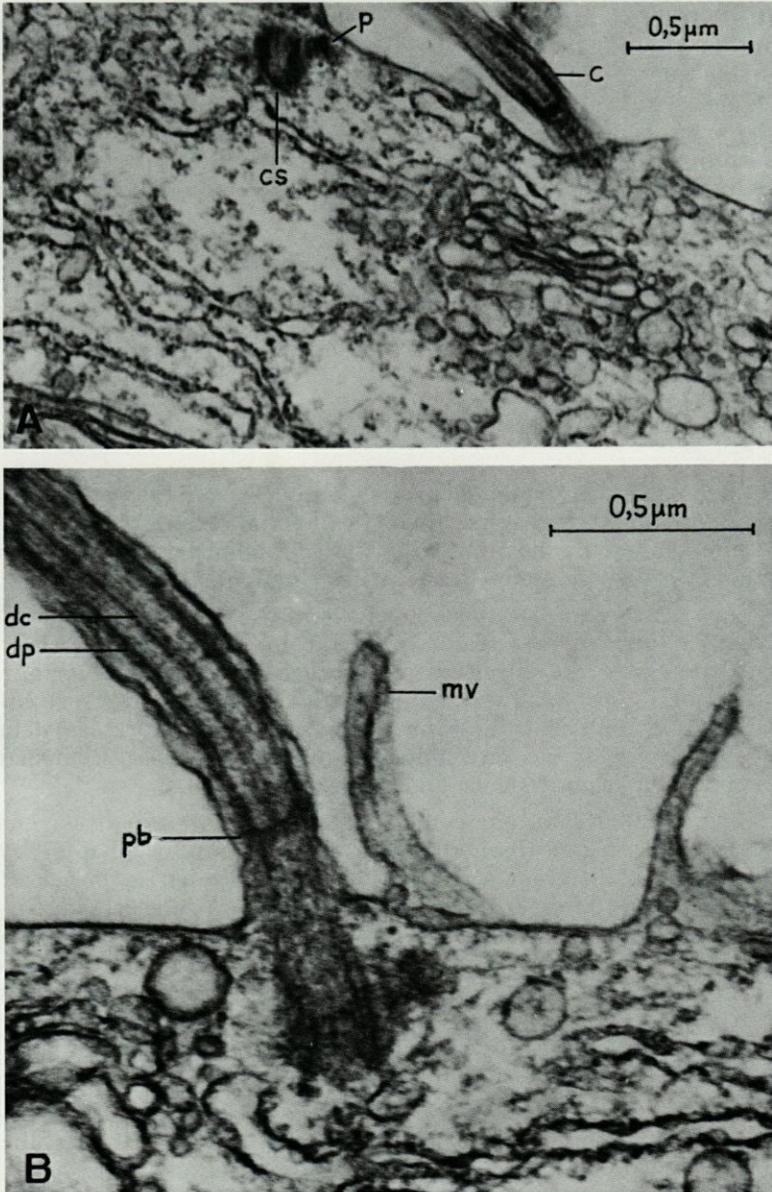


FIG. 5. — Cellules ciliées de l'enveloppe du sac vitellin externe chez l'embryon d'*Octopus vulgaris*. A : partie proximale d'un cil (c) et complexe basal d'un autre, avec le cinétosome (cs) accompagné d'un « pied » (basal foot) (p). B : base d'un cil entouré de microvilli bien espacés (mv). Au-dessus du cinétosome avec son pied, on reconnaît la plaque basale (pb) du doublet central (dc) et des doublets périphériques (dp). Ces cellules sont coupées à peu près dans le plan du battement des cils, au stade VII-VIII, peu avant le début du changement graduel de la direction de ce battement (changement responsable du premier retournement, voir texte).

ventro-latéral (tentacule chez les Décapodes), d'autre part. Etant donné la position des vésicules dorsales, il semble beaucoup plus probable que ce soit la deuxième ou la troisième paire de bras des Décapodes qui ait été éliminée chez les Octopodes. On pense évidemment à la deuxième paire si l'on considère que celle-ci est très rudimentaire chez *Vampyroteuthis*, et que l'appareil brachial de cette forme présente certains caractères typiques des Octopodes cirromorphes (cf. ROBSON, 1932).

## DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

### STRUCTURE DE L'ŒUF

Chez tous les Octopodes, les femelles sont dépourvues de glandes nidamentaires telles qu'on les connaît chez les Décapodes. La seule glande de l'oviducte produit le matériel de l'enveloppe (Cirrata) ou du « ciment » de fixation (Incirrata) pour l'œuf.

Chez les Cirrata, le chorion (enveloppe secondaire formée dans l'ovaire) a une forme ovoïde plus ou moins allongée (Fig. 1). L'œuf très gros est entièrement entouré d'enveloppes tertiaires, notamment d'une « coque » externe très résistante qui sert aussi à sa fixation au substrat. Pour le moment, on ignore les détails de la formation de ces enveloppes (voir MEYER, 1907; EBERSBACH, 1915, pour l'anatomie de la glande de l'oviducte).

Chez les Incirrata, par contre, le chorion reste nu. Il est longiforme et étiré en une tige de fixation du côté opposé au micropyle. Notons que la différenciation en tige de cette partie du chorion s'annonce tard dans l'ovogenèse. La sécrétion de la glande de l'oviducte (FRÖSCH et MARTHY, 1975) n'entoure que l'extrémité de la tige du chorion et sert à sa fixation sur un substrat. Suivant les espèces il peut s'agir d'une fixation individuelle pour chaque œuf (cas de quelques espèces d'Octopodidés ayant des œufs de très grande taille) ou d'une fixation collective par formation d'un axe portant de nombreux œufs (Fig. 2).

La structure générale des œufs des Cirrata représente sans aucun doute la condition primitive à partir de laquelle les Incirrata ont modifié cette structure. La modification a dû être liée à la différenciation du comportement « couveur » si typique des femelles des Incirrata. La forme de ce comportement peut varier, notamment chez les familles pélagiques (NAEF, 1923; YOUNG, 1972) où la viviparité (*Ocythoe*) existe, ainsi que la différenciation d'un appa-

reil unique : la « nacelle » calcifiée que fabrique la femelle d'*Argonauta* pour abriter sa ponte.

Le comportement couveur se manifeste en une protection active des œufs tout au long du développement embryonnaire. Le chorion présente un bon substrat pour la fixation de micro-organismes (Fig. 3), mais cette colonisation est limitée, voire empêchée par la manipulation continuelle des œufs par la femelle qui assure, en même temps, un renouvellement continu de l'eau autour des œufs.

On ne sait pas encore si les femelles de certains Incirrata pélagiques émettent leurs œufs entre deux eaux, comme quelques pontes récoltées en haute mer sembleraient l'indiquer (THORE, 1949). On ne peut exclure la possibilité selon laquelle ces œufs se trouvaient dans les bras de femelles qui les ont abandonnés au moment de la capture.

Chez tous les Incirrata pélagiques dont on connaît les œufs, la taille de ceux-ci est relativement petite. Sans la tige du chorion, ils mesurent entre 1 et 3 mm de long environ. Par contre, chez les Octopodidae, tous benthiques, la taille des œufs est très variable, allant de la taille connue des formes pélagiques jusqu'à une longueur de 15 à 20 mm. On observe cette variation même parmi des espèces étroitement liées que l'on peut qualifier d'espèces « jumelles » (PICKFORD et McCONNAUGHEY, 1949).

#### PHASES PRÉCOCES DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

D'une façon générale, la segmentation partielle, discoïdale de l'œuf des Octopodes incirrates ressemble beaucoup à ce qu'on observe chez les Décapodes. Les différences qui existent dans la formation des premiers blastomères chez *Octopus*, *Loligo* et *Sepia* ont été décrites et discutées à plusieurs reprises, sans qu'on ait pu définir leur signification de façon précise (NAEF, 1928; FIORONI, 1978). De même, les mouvements autonomes de la masse vitelline avant son recouvrement par la calotte embryonnaire, chez les Octopodes, sont encore énigmatiques (PAINLEVÉ, 1958; ORELLI, 1960).

L'embryon proprement dit est toujours formé par les « micromères », alors que les cellules marginales (ou « macromères ») du disque germinatif sont incomplètement segmentées; elles forment le syncytium vitellin transitoire. D'après FUCHS (1973) et FIORONI (1974), il y aurait une exception chez l'Octopodidé *Eledone cirrosa* où des micromères de la partie centrale du blastoderme participeraient à la formation du syncytium vitellin. Une telle immigra-

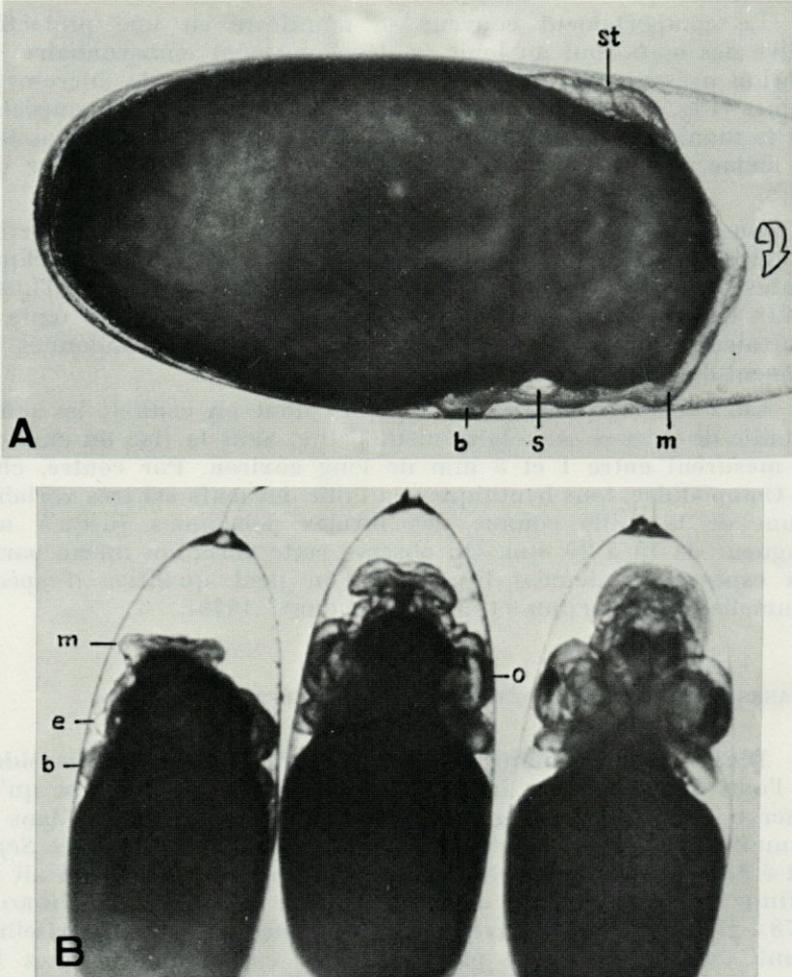


FIG. 6. — Embryons d'*Octopus vulgaris*. A : stade IX, à la fin du premier retournement; la rotation continue (flèche) dans le même sens qu'avant par rapport à l'axe du chorion, mais dans un sens inverse au précédent par rapport à l'axe de l'embryon. Dans cette vue latérale, on reconnaît le stomodéum (st), le manteau (m), le sinus sanguin transversal du côté ventral (s, «Gürtelsinus») et les ébauches des bras ventraux (b). B : stades ultérieurs : X, XII, XIV (de gauche à droite); contraction radiaire de la calotte embryonnaire pendant la phase tardive de l'organogenèse, entraînant une réduction du sac vitellin interne. En plus des ébauches déjà indiquées, on reconnaît celles de l'entonnoir (e) et de l'œil (o).

tion implique une fusion de la surface cellulaire avec la surface du syncytium. Ce processus qui va à l'encontre des processus de segmentation devra être éclairci.

Le résultat de ces processus et de la gastrulation qui les suit est le même chez les Octopodes et les Décapodes : un disque composé d'une couche externe de cellules que l'on appelle « ectoderme », et une couche sous-jacente d'abord annulaire (ou en fer à cheval) dont la séparation en « mésoderme » et en « entoderme » définitif (complexe méso-intestinal) n'est pas encore manifeste. Sous cette couche méso-entodermique s'étend le syncytium vitellin qui peut être interprété comme la partie transitoire de l'entoderme. Ce disque embryonnaire s'agrandit en recouvrant, sous forme de calotte, la masse vitelline (Fig. 4 A).

Entre les Décapodes et les Octopodes étudiés jusqu'ici, on n'a trouvé aucune différence fondamentale quant à la disposition des « feuilletts germinatifs ». Bien que nous ne connaissions pas encore les phases précoces de l'embryogenèse des Cirrata, il est probable qu'ils ne se distinguent pas beaucoup des autres Octopodes et des Décapodes.

#### ORGANOGENÈSE

L'essentiel de ce que nous venons de noter pour la phase précoce de l'embryogenèse des deux groupes s'exprime dans un plan organogénétique quasi identique chez les Décapodes et les Octopodes (NAEF, 1928). Dans les détails de l'organogenèse, on note cependant certaines particularités qui se manifestent dès le début de la différenciation des organes; d'autres apparaissent plus tard. Inversement quelques particularités décrites dans la littérature se sont avérées inexistantes.

#### *La coquille.*

Le premier organe qui se différencie chez les Octopodes incirrates est le sac coquillier rudimentaire. Son invagination dans le centre de l'ébauche palléale est achevée avant même que ne débute les autres invaginations ectodermiques (stomodéum, yeux, statocystes) (APPELLÖF, 1898; NAEF, 1928; SPIESS, 1972). Après sa fermeture vers l'extérieur, ce très petit sac en forme de lentille s'agrandit en s'allongeant latéralement (Fig. 7), pour former finalement deux tubes séparés. Chez les Cirrata, ce processus est apparemment similaire, mais il s'arrête bien avant la séparation en deux parties d'un sac coquillier beaucoup plus grand.

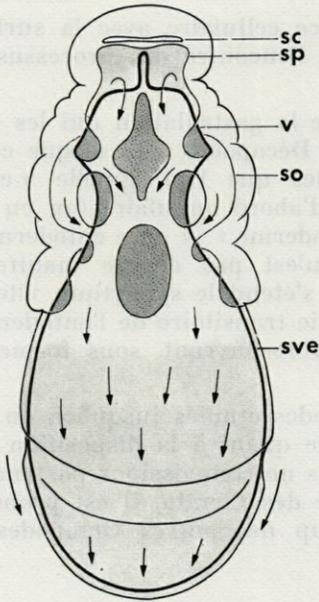


FIG. 7. — Présentation semi-schématique d'un embryon d'*Octopus vulgaris* au stade XII, en vue dorsale. Des vagues de contraction qui passent sur le sac vitellin externe (sve), du côté dorsal vers le côté ventral, maintiennent le sang en circulation constante autour du vitellus (v) et des ébauches d'organes, tels le complexe céphalique avec le sinus ophthalmique (so) et le complexe viscéral avec le sinus postérieur (sp). Le sac coquillier se présente sous forme d'un tube transversal (sc).

Chez certains Incirrata, comme par exemple *Argonauta*, la coquille (c'est-à-dire les bâtonnets latéraux qui la représentent) manque entièrement, mais l'ébauche se forme de la même manière que chez les autres espèces. La modification décrite par SACARRÃO (1949, 1952 a) pour *Tremoctopus* et *Argonauta*, où il y aurait libération et réaggrégation de cellules au cours de la formation du sac coquillier, n'a pu être confirmée.

#### *Intestin moyen.*

Le complexe médio-intestinal des Octopodes incirrates ne présente aucune différence essentielle vis-à-vis des Décapodes en ce qui concerne la disposition des ébauches. Contrairement à la description de SACARRÃO (1952 b), la poche d'encre se forme comme chez les Décapodes, c'est-à-dire comme un diverticule de la partie rectale de l'intestin (BOLETZKY, 1967; FUCHS, 1973). De même, la glande digestive avec ses annexes (« hépatopancréas ») est formée à partir d'une ébauche paire, et le jabot représente la partie antérieure de l'intestin moyen; il est homologue de la partie postérieure (non spécialisée) de l'œsophage des Décapodes (BOLETZKY et BOLETZKY, 1973; MEISTER et FIORONI, 1976; voir aussi BOLETZKY, 1978).

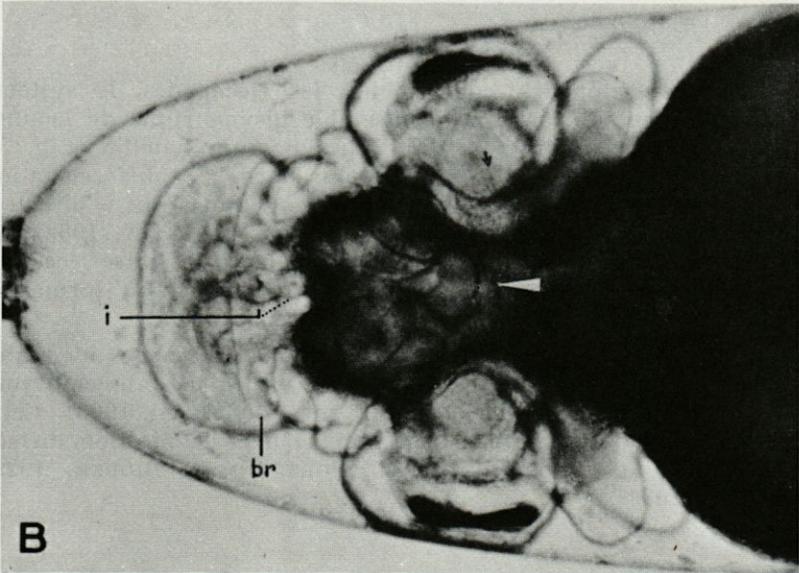
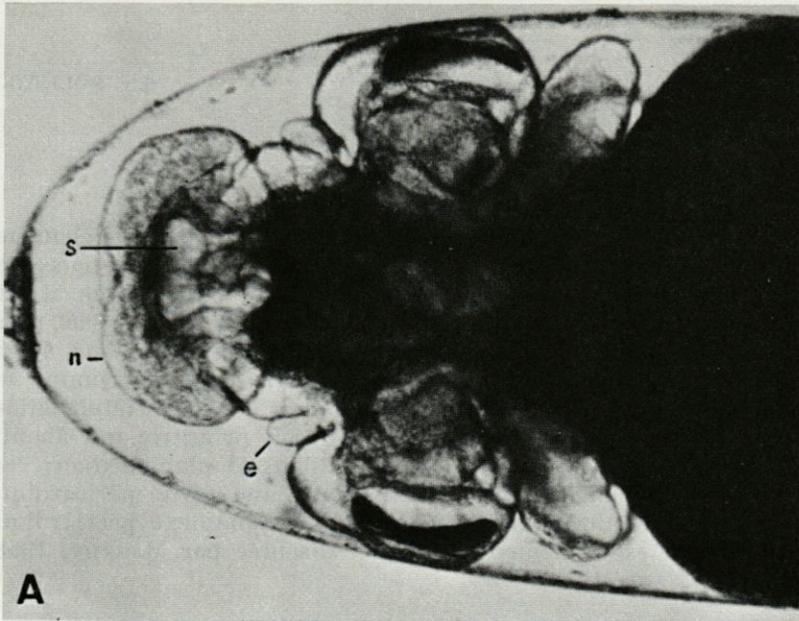


FIG. 8. — Embryon d'*Octopus vulgaris* au stade XII-XIII. A : vue dorsale. Entre la partie céphalique avec les yeux, marqués par la rétine pigmentée, et le complexe palléo-viscéral se trouve la poche de l'entonnoir (e). A l'intérieur de la bourse palléale, on reconnaît le sinus postérieur (s) avec deux vaisseaux parallèles venant de la partie céphalique; ce sont les veines caves situées du côté ventral, de part et d'autre de l'intestin et de la poche d'encre (voir B). Sur la face postérieure, les nageoires rudimentaires (n) s'élèvent sous forme de bourrelets transversaux. B : même embryon en vue ventrale, montrant l'intestin (i) avec la poche d'encre (à droite), les branchies (br), l'extrémité du tube de l'entonnoir (flèche blanche), et le bord du repli (petite flèche noire) qui formera la partie ventrale de la paupière primaire (cf. Fig. 11 B). Noter la forme encore arrondie des ébauches des bras.

### *Complexe coelomique.*

Ce complexe se différencie à partir d'une paire d'ébauches complexes, dont chacune contient trois zones donnant naissance respectivement à la gonade (zone médiale), au péricardium et aux « glandes péricardiques » (zone dorso-latérale), et au sac rénal (zone ventro-latérale) (MARTHY, 1968). Contrairement aux Décapodes, chez lesquels l'ébauche de la gonade apparaît comme un complexe unique dès les premiers stades de sa différenciation, on trouve chez les Octopodes une condition primitive qui aboutit ensuite à la fusion des deux ébauches dans le plan médian; ceci s'observe également lors de la formation d'une cavité péricardique unique (la réduction spatiale ultérieure du complexe péricardique chez *Octopus* est également décrite et discutée par MARTHY, 1968; voir aussi NAEF, 1912).

### *Système circulatoire.*

Chez les Octopodes, comme chez les Décapodes, le système veineux se forme à partir d'un ensemble bisymétrique de lacunes qui se développent d'abord autour du syncytium vitellin (Fig. 7). Le système artériel se différencie plus tard. La différenciation du cœur artériel des Octopodes incirrates semble plus « directe » que chez les Décapodes; ainsi chez *Octopus* (BOLETZKY, 1968), on n'observe pas l'ébauche d'une aorte céphalique paire (cas de *Loligo*) dont l'élément gauche disparaît peu après sa formation (NAEF, 1909, 1910).

Le grand sinus mésentérique, typique des Octopodes incirrates (absent chez les Cirrata !), se différencie à partir du sinus embryonnaire qui entoure le sac vitellin interne (BOLETZKY, 1968). Cette différenciation particulière est en rapport avec la position du sac vitellin dans le complexe viscéral (PORTMANN et BIDDER, 1929; BOLETZKY, 1974).

### *Système nerveux.*

L'organogenèse du système nerveux des Octopodes n'a jamais été décrite en détail. Cette lacune sera en partie comblée par une étude du développement du système nerveux d'*Octopus vulgaris* actuellement en cours (MARQUIS, communication personnelle) (pour la morphométrie du système nerveux central des animaux nouveaux, voir FRÖSCH, 1971).

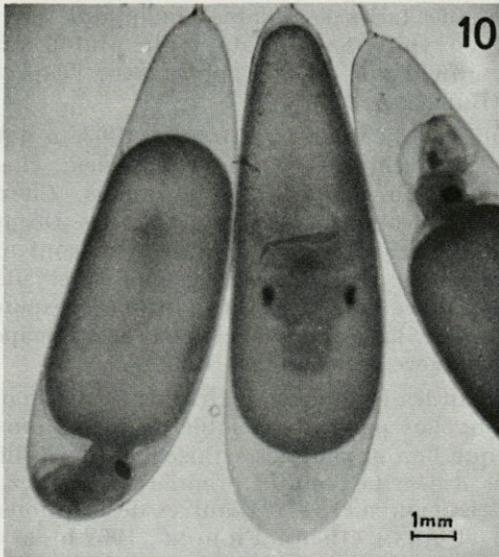
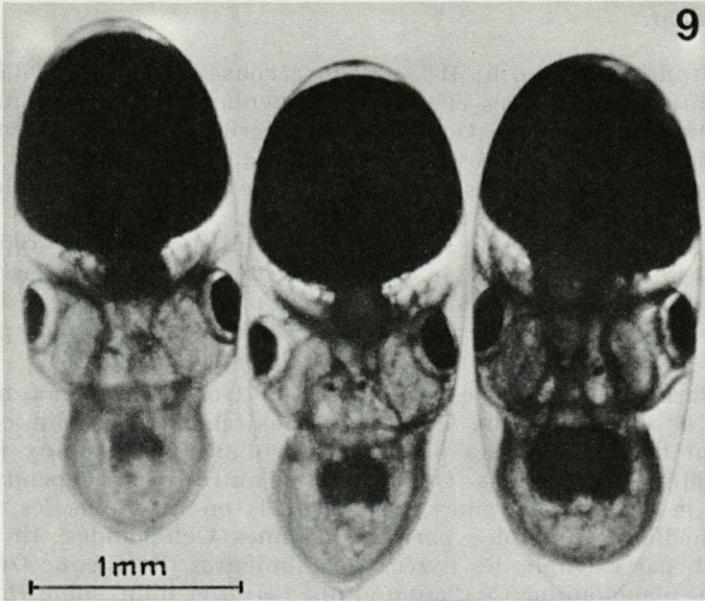


FIG. 9. — Trois embryons d'*Octopus vulgaris* entre les stades XV et XVI, montrant (de gauche à droite) l'agrandissement secondaire du sac vitellin interne.

FIG. 10. — Trois embryons d'*Octopus briareus*, à peu près au même stade de développement que les embryons de la figure 9. Noter la petite taille de l'animal par rapport à la grande masse vitelline. L'embryon à gauche n'a pas effectué le premier retournement, celui du milieu est en position intermédiaire du fait d'un retournement retardé. L'embryon à droite a effectué le retournement de façon normale.

### Tégument.

FIORONI (1962 a, b; 1965; 1970) a consacré une série d'études à la différenciation des éléments tégumentaires chez les embryons des Décapodes et des Octopodes. Il décrit le développement des chromatophores et des iridophores dans la zone sous-cutanée. Tous les jeunes Céphalopodes ont une « livrée » chromatique plus ou moins élaborée au moment de l'éclosion, suivant l'espèce et la taille du jeune animal. FIORONI (1965) distingue deux types de livrée, l'un qu'il appelle le type « planctonique », caractérisé par une faible densité en chromatophores, plutôt transparent, l'autre qu'il appelle « benthique », caractérisé au contraire par une grande densité en chromatophores et une faible transparence.

Parmi les Octopodes incirrates, on trouve ces deux mêmes types de livrée, et dans leurs formes extrêmes, elles sont effectivement liées aux jeunes planctoniques d'une part, et aux jeunes benthiques de certains Octopodidés d'autre part. Cependant il s'agit là de deux extrêmes entre lesquels on note tous les stades intermédiaires possibles parmi les jeunes Octopodidés. En comparant, par exemple, les livrées très similaires d'un jeune *Octopus salutii*, planctonique (MANGOLD et al., 1976), et d'un jeune *Octopus joubini*, de taille semblable, mais qui est benthique (BOLETZKY, 1969), on voit que c'est la taille plutôt que le mode de vie du jeune animal qui est en rapport avec l'aspect de la livrée chromatique (BOLETZKY, 1977).

Quant à l'épiderme, FIORONI (1963) a noté une nette différence entre les Décapodes et les Octopodes; elle concerne surtout la différenciation des cellules à mucus. Chez les Octopodes, elles sont moins volumineuses que chez les Décapodes. Les cellules de la glande d'éclosion (organe de Hoyle) sont moins concentrées chez les Octopodes que chez les Décapodes, et elles sont limitées à une bande transversale (Fig. 11 C) qui correspond aux deux branches latérales de la glande d'éclosion des Décapodes qui, elle, est en forme d'ancre (cf. ORELLI, 1959).

Enfin les Octopodes incirrates se distinguent de tous les autres Céphalopodes par un ensemble de formations transitoires du tégument que l'on appelle les « faisceaux de Kölliker », d'après l'auteur qui les a décrits pour la première fois chez les embryons d'*Argonauta* (KÖLLIKER, 1844). D'autres descriptions sont dues à QUERNER (1927) et ADAM (1939). FIORONI (1962 b) a étudié leur développement embryonnaire chez *Octopus vulgaris*. La structure fine et le fonctionnement de l'ensemble formé par ces faisceaux, leur gaine et la musculature dermale (ensemble appelé « organe de Kölliker ») ont été décrits plus récemment (BOLETZKY, 1973 a; BROCCO et al., 1974).

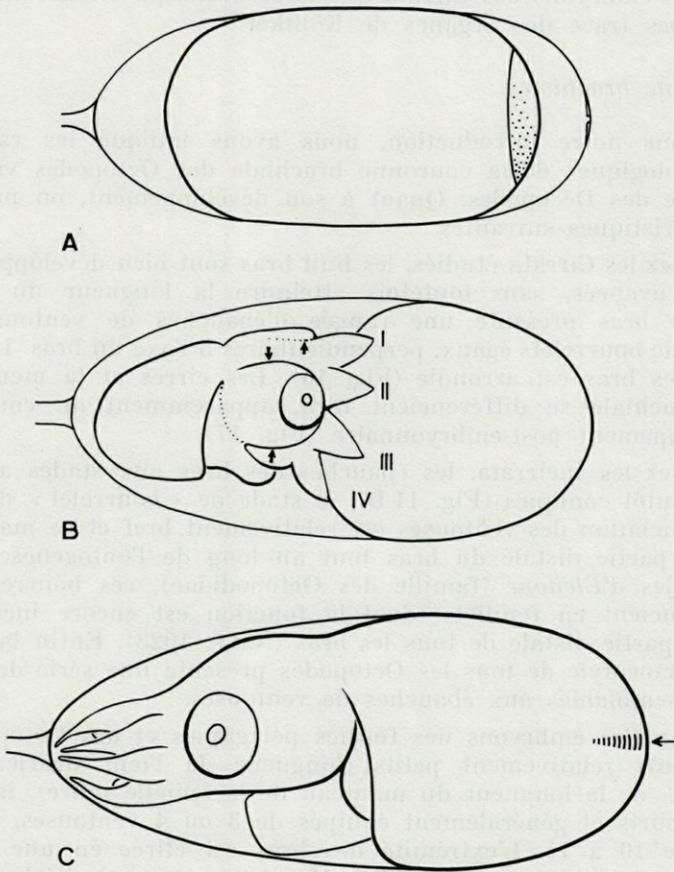


FIG. 11. — Présentation semi-schématique de trois stades du développement embryonnaire d'*Octopus vulgaris*. A : stade pré-organogénétique; la calotte cellulaire ne couvre qu'une petite partie du vitellus au pôle animal de l'œuf, sous le micropyle du chorion. B : stade XV environ, à la fin de l'organogenèse proprement dite, en position inverse par rapport à l'orientation initiale à l'intérieur du chorion. Le volume de l'œuf a augmenté. L'organisation de l'embryon à ce stade correspond en grande partie à l'organisation adulte. Mis à part l'organe vitellin transitoire, cette organisation est encore incomplète en ce qui concerne le recouvrement de la masse buccale par la base des bras dorsaux (I) et le recouvrement des parties latérales de la tête avec l'œil par les bases des bras latéraux (II et III) se prolongeant en replis tégumentaires (paupière primaire). C : l'embryon au stade XX, après le second retournement et la résorption du sac vitellin externe. L'animal est prêt à éclore, en ouvrant le chorion à l'aide de sa glande d'éclosion (flèche). Le volume de l'œuf a atteint son maximum sous la pression osmotique du liquide péri-embryonnaire (hypertonique par rapport à l'eau de mer).

Les embryons des Cirrata que nous avons pu étudier ne montrent pas trace des organes de Kölliker.

#### *Couronne brachiale.*

Dans notre introduction, nous avons indiqué les rapports morphologiques de la couronne brachiale des Octopodes vis-à-vis de celle des Décapodes. Quant à son développement, on note les caractéristiques suivantes :

Chez les Cirrata étudiés, les huit bras sont bien développés aux stades avancés, sans toutefois atteindre la longueur du corps. Chaque bras présente une rangée d'ébauches de ventouses en forme de bourrelets égaux, perpendiculaires à l'axe du bras. L'extrémité des bras est arrondie (Fig. 16). Les cirres et la membrane interbrachiale se différencient tard, apparemment au cours du développement post-embryonnaire (Fig. 17).

Chez les Incirrata, les ébauches des bras aux stades avancés sont plutôt coniques (Fig. 11 B), le stade de « bourrelet » dans la différenciation des ventouses est relativement bref et se manifeste sur la partie distale du bras tout au long de l'ontogenèse. Chez les mâles d'*Eledone* (famille des Octopodidae), ces bourrelets se différencient en feuillets (dont la fonction est encore inconnue) sur la partie distale de tous les bras (NAEF, 1923). Enfin la ligule de l'hectocotyle de tous les Octopodes présente une série de bourrelets semblables aux ébauches de ventouses.

Chez les embryons des formes pélagiques et des Octopodidés aux œufs relativement petits (longueur de l'œuf ovarien mûr 2 à 7 % de la longueur du manteau de la femelle mûre), les bras sont courts et généralement équipés de 3 ou 4 ventouses, jamais plus de 10 à 15. L'extrémité des bras est étirée en une pointe plus ou moins longue (Fig. 11 C, 13). Au moment de l'éclosion, la longueur des bras ne dépasse pas la moitié de la longueur du corps, même chez les jeunes animaux d'*Octopus dofleini martini* qui ont jusqu'à 14 ventouses par bras (GABE, 1975).

Chez les Octopodidés qui ont des œufs d'une taille relativement grande (longueur de l'œuf 12 à 25 % de la longueur du manteau des femelles mûres), la croissance des bras est par contre, plus rapide dès l'organogenèse.

#### *Nageoires.*

Parmi les Octopodes, seuls les Cirrata ont de véritables nageoires, homologues de celles des Décapodes. Chez les embryons aux stades avancés que nous avons vus, ces nageoires sont déjà très

développées (Fig. 16). Leur musculature est plus dense que celle de la bourse palléale. La base des nageoires est attachée aux parties latérales du sac coquillier non divisé.

Chez les embryons des Incirrata, on peut déceler deux bourrelets latéraux sur la partie caudale du manteau entre les stades IX et XIV de NAEF (1928) (Fig. 8 A). Cette formation paire ressemble aux ébauches des nageoires des Décapodes, et elles sont situées au-dessus du sac coquillier qui s'allonge latéralement pour former les deux tubes séparés décrits plus haut. Il est donc justifié d'admettre que ces bourrelets sont les ébauches de nageoires oblitérées. Ils disparaissent complètement au cours des stades tardifs du développement embryonnaire.

Les bords tégumentaux que beaucoup d'Octopodes adultes peuvent produire instantanément sur le côté ventro-latéral du manteau n'ont aucun rapport avec les nageoires; ces bords sont réalisés par la musculature tégumentaire, tout comme les papilles et tubercules qui n'apparaissent que par la contraction momentanée de certains muscles de la peau (phénomènes connus également chez la Seiche).

#### DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE TARDIF

L'organogenèse proprement dit est essentiellement achevée aux alentours des stades XIV à XV de NAEF (1928) (Fig. 6 B). Elle est suivie de la phase de coordination fonctionnelle des organes et de l'achèvement des différenciations tissulaires. La durée de cette phase tardive, par rapport à la durée de l'organogenèse, est fonction du volume des réserves vitellines.

Comme chez les Décapodes, la taille relative de l'embryon proprement dit aux stades organogénétiques est inversement proportionnelle à la taille absolue de l'œuf. Plus l'œuf est grand, plus l'embryon est petit par rapport à la masse vitelline qu'il doit absorber pendant la phase tardive du développement embryonnaire (Fig. 9, 10) donc plus cette phase tardive est longue par rapport à la durée de l'organogenèse (cf. BOLETZKY, 1974 b).

La masse vitelline est distribuée dans les sacs externe et interne de l'organe vitellin, communiquant par le « col vitellin » qui est situé sous l'oesophage. La partie intra-embryonnaire est très réduite à la fin de l'organogenèse, en raison surtout de la contraction radiaire que la calotte embryonnaire subit au cours de l'organogenèse (Fig. 6 B).

Aux stades suivants du développement embryonnaire tardif, ce sac interne est à nouveau agrandi par le transfert de vitellus provenant du sac externe (PORTMANN, 1926) (Fig. 9).

Chez les Décapodes, le sac vitellin interne est alors différencié en plusieurs lobes ou compartiments qui contiennent aux stades tardifs une masse considérable de vitellus. Chez les Octopodes, par contre, le sac interne reste simple, et toujours en position rostrale vis-à-vis de l'estomac. Il peut être fortement agrandi (BOLETZKY, 1971 b), mais normalement il est moins volumineux que chez les Décapodes (SACARRÃO, 1956). Chez *Eledone moschata*, il ne s'agrandit même plus du tout (SACARRÃO, 1943; BOLETZKY, 1975 a).

Dans tous les cas, l'absorption du vitellus se poursuit de la même façon tout au long de l'existence de l'organe vitellin. Le sac vitellin externe reste en communication avec le sac interne, et son sinus sanguin en particulier (recevant les éléments nutritifs émis par le syncytium vitellin) reste en communication avec le système circulatoire de l'animal (BOLETZKY, 1968).

#### RETOURNEMENTS DE L'EMBRYON

Au cours de l'organogenèse, mais apparemment sans rapport fonctionnel avec les processus qui se déroulent dans l'embryon, celui-ci change de position dans le chorion. Ce phénomène, très brièvement mentionné par LANKESTER (1875) a été redécouvert par PORTMANN (1933). NAEF (1928) n'avait en fait pas réalisé ce que signifiait l'orientation « incorrecte » qu'il avait observée chez certains embryons. PORTMANN a aussi décrit en détail un second retournement par lequel l'animal revient à sa position initiale dans le chorion vers la fin du développement embryonnaire (cf. PORTMANN, 1937). Chez *Argonauta*, ces retournements n'ont pas lieu.

Le premier retournement est réalisé par le mouvements des cils qui couvrent l'enveloppe du sac vitellin externe et qui effectuent un changement coordonné de la direction de leur battement (Fig. 4, 5, 6; BOLETZKY, 1971 a). Ce retournement est souvent retardé chez les œufs de grande taille (Fig. 10; BOLETZKY, 1969); il n'est d'ailleurs pas essentiel pour un développement embryonnaire normal (BOLETZKY, 1971 b).

Ce premier retournement est donc effectué par un appareil également présent chez les Décapodes et qui sert toujours au brassage du liquide péri-embryonnaire. Mais chez les Décapodes, les cils du sac vitellin externe ne semblent pas changer la direction de leur battement (RANZI, 1926). On a longtemps cru que cette couverture ciliaire du sac vitellin externe n'existait pas chez les Octopodes; contrairement aux Décapodes, le tégument de l'embryon proprement dit en est effectivement dépourvu (FIORONI, 1962 a).

L'appareil basal des cils d'*Octopus* (Fig. 5) se distingue à plusieurs points de vue de celui des cils qui couvrent le sac vitellin de

*Loligo* (BOLETZKY, 1973 b). L'étude comparée du développement des systèmes ciliaires chez les embryons des différents groupes de Céphalopodes permettra peut-être de mieux comprendre l'étrange phénomène du premier retournement dont la signification nous échappe pour le moment.

Le second retournement qui a lieu vers la fin du développement embryonnaire n'est pas moins énigmatique que le premier. C'est un mouvement actif sous forme d'un « moulinet » dorsal qui peut même être effectué plusieurs fois (BOLETZKY, 1969). Normalement il restitue à l'embryon sa position initiale, position optimale pour l'éclosion (Fig. 11 C). Mais on ne peut nier le fait que l'animal est parfaitement capable d'éclore dans la position inverse, c'est-à-dire du côté de la tige du chorion (BOLETZKY, 1966).

Il est évident que la condition préalable pour de tels retournements est la forme oblongue du chorion qui, de plus, est étroit et laisse à l'embryon peu de liberté de mouvement. Chez les Décapodes, l'embryon ne rencontre cette condition qu'aux stades précoces de son développement; puis le volume du liquide péri-embryonnaire augmente, en gonflant le chorion qui devient alors globulaire.

Nous ignorons encore si des processus comparables aux deux retournements existent chez les embryons des Cirrata qui ont un chorion plus ou moins longiforme suivant les espèces.

## ECLOSION

Par l'action enzymatique de l'organe de Hoyle, situé sur la partie caudale du manteau, l'animal ouvre le chorion en le dissolvant localement (Fig. 12 A). On ignore encore comment se déclenche l'activité de l'animal. Il est probable que chez les Octopodes, comme chez les Décapodes (MARTHY *et al.*, 1976), l'activation prématurée est inhibée par une substance contenue dans le liquide péri-embryonnaire, mais nous ne savons pas encore comment cette inhibition est finalement levée.

Dans le cas des jeunes Octopodidés aux bras longs, l'animal sort du chorion à l'aide de ses bras. Dans le cas des jeunes Octopodes aux bras courts il y a une combinaison de mouvements d'extension rapides du corps avec l'accrochement automatique du tégument sur le bord de la fente d'éclosion. Cet accrochement est rendu possible par la structure et l'orientation des faisceaux de Kölliker dans la peau : leurs extrémités étant orientées vers l'avant du corps, ils empêchent le tégument de glisser vers l'intérieur du chorion lorsque l'animal se contracte avant chaque extension du corps (Fig. 12 B, C) (BOLETZKY, 1966).

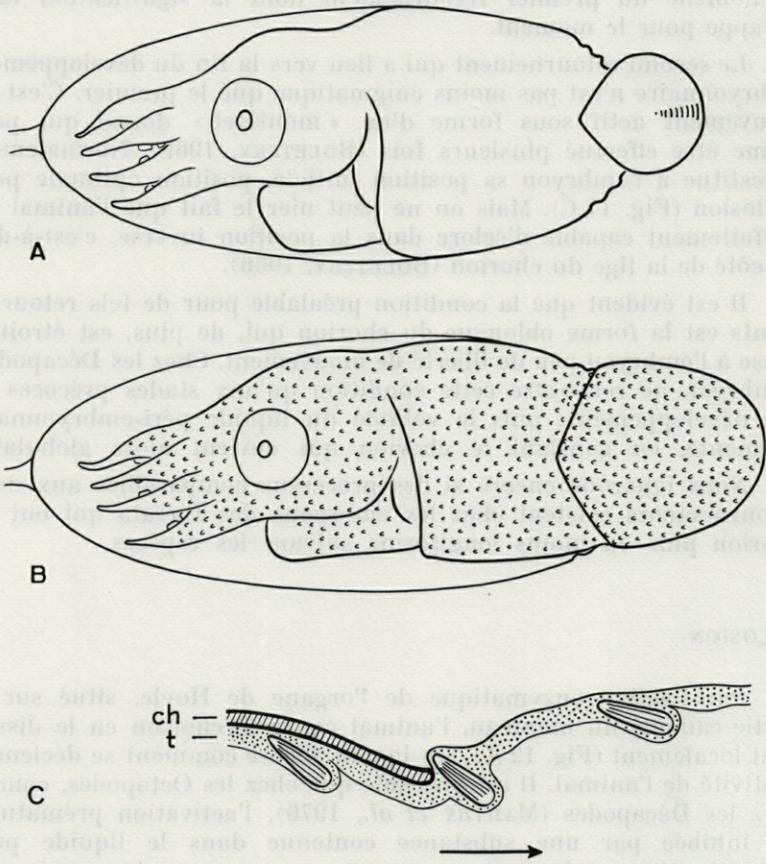


FIG. 12. — L'éclosion chez *Octopus vulgaris*. A : par la libération des enzymes de la glande d'éclosion, l'animal a pratiqué une fente dans le chorion. Au moment de sa perforation, le chorion se contracte en perdant sa tension élastique. Par cette diminution du volume interne de l'œuf, l'extrémité du manteau est poussée par la fente qui reste alors bouchée. B : pour sortir entièrement, l'animal effectue des mouvements d'extension en longueur, mouvements précédés de contractions. C : pendant ces contractions, le tégument (t) est retenu au bord de la fente du chorion (ch) par les extrémités des faisceaux de Kölliker (voir texte) qui agissent comme crochets sous la pression du bord. Le « sens unique » (flèche) du mouvement d'éclosion est ainsi assuré sans l'intervention des bras.

Précisons toutefois qu'il n'y a pas de séparation vraiment nette entre les deux modes que nous venons d'indiquer, car chez certains jeunes animaux aux bras courts (*Scaeurgus unicirrhus*), ces bras agissent déjà de la manière typique des formes benthiques aux bras longs (BOLETZKY, 1977 b).

### DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Nos connaissances sur le développement post-embryonnaire des Octopodes incirrates sont encore limitées essentiellement à la famille des Octopodidae. En effet, c'est la seule famille benthique (avec les Idiopodidae, famille douteuse, susceptible d'être mise au rang d'une sous-famille des Octopodidés), donc la seule qui puisse facilement être étudiée en aquarium.

Quant aux Incirrates pélagiques, les observations sur le vivant sont déjà rares en ce qui concerne les animaux adultes; elles font entièrement défaut pour leur développement post-embryonnaire.

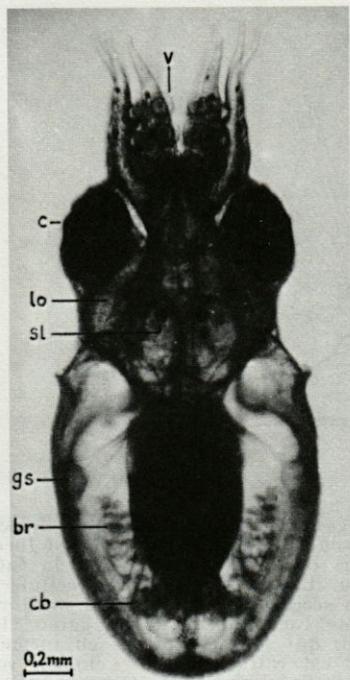


FIG. 13. — Jeune *Octopus vulgaris*, fraîchement éclos, en vue ventrale. Chaque bras est muni de trois ventouses (v). L'œil avec son cristallin (c) est très gros, et le volume des lobes optiques (lo) dépasse largement celui des autres centres nerveux. Dans les grandes statocystes, on reconnaît le statolithe (sl). NB : les autres tâches sombres sont des chromatophores dans le tégument ! La masse viscérale comprend, entre le jabot et la glande digestive, le reste du sac vitellin interne (masse sombre). L'estomac, le caecum ainsi que le cœur artériel sont situés entre les deux cœurs branchiaux (cb) qui pompent le sang veineux dans les branchies (br). Chez les Octopodes, les ganglions stellaires (gs) sont en position latérale.

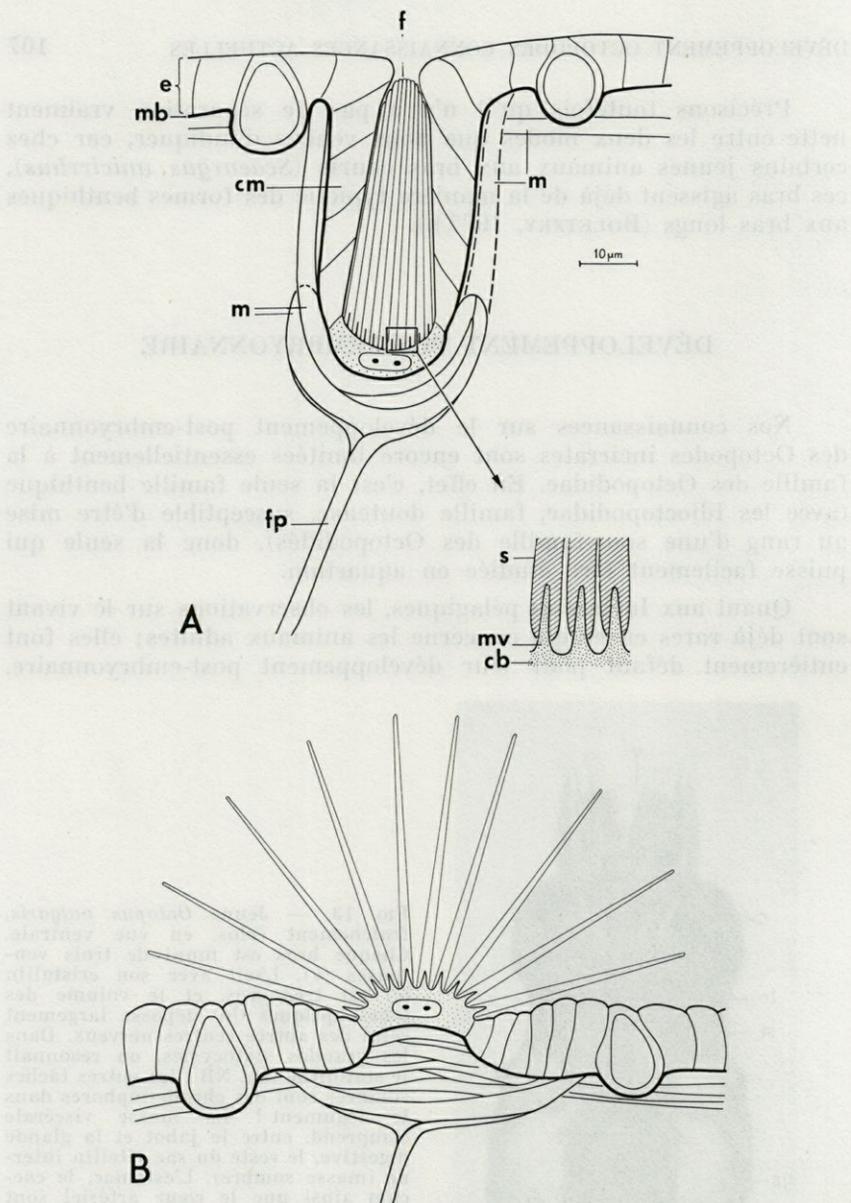


FIG. 14. — A : coupe schématique d'un organe de Kölliker avec son faisceau de soies (f). La gaine de cellules murales (cm) est formée par une invagination ectodermique au cours de l'organogenèse, avec la future cellule basale (cb) du faisceau au milieu. La surface de cette cellule est différenciée en microvilli (mv) dont chacun sécrète une soie (s). La membrane basale (mb) de l'épiderme (e) est continue tout autour de la gaine et la cellule basale et les sépare des muscles (m) qui sont concentrés en forme de gobelet à la base de l'organe. Ce gobelet est rattaché à la « cloison sous-cutanée » par la fibre profonde (fp). B : faisceau évaginé et étalé par la contraction de la musculature de l'organe.

La récolte de différents stades juvéniles dans le plancton permet toutefois de supposer que tous les jeunes animaux des sept familles pélagiques mènent la vie pélagique des adultes.

Les proportions du corps de ces jeunes pélagiques aux bras courts se retrouvent chez les jeunes Octopodidés planctoniques (Fig. 13) issus d'œufs de taille relative petite (2 à 7 % de la longueur dorsale du manteau des adultes). La taille de ces jeunes Octopodidés, exprimée en pourcentage de la taille « moyenne » des adultes mûrs varie de 2 à 4 % environ (Fig. 15; BOLETZKY, 1976).

Or, puisque les adultes de tous les Octopodidés vivent essentiellement au fond, les jeunes animaux planctoniques ou micro-nectoniques doivent tôt ou tard abandonner leur mode de vie post-embryonnaire. Les détails de ce changement ont été décrits chez *Octopus vulgaris* (ITAMI et al., 1963). Les auteurs japonais ont réussi à élever les jeunes animaux au-delà du changement de comportement par lequel le mode de vie est déterminé. Ils ont observé que les animaux qui avaient atteint une taille de 7 mm environ (longueur du manteau) se posaient de plus en plus fréquemment au fond de l'aquarium, pour finalement y rester, à l'exception des déplacements à la nage que tout Céphalopode benthique effectue de temps à autre.

Les proportions du corps de ces animaux changent graduellement. Au stade où ils « deviennent benthiques », ils ont des bras d'une longueur à peu près égale à la longueur du corps, et ces bras sont équipés chacun d'une vingtaine de ventouses environ.

Ces mêmes proportions sont acquises dès l'éclosion chez les jeunes Octopodidés issus d'œufs relativement grands (12 à 25 % de la longueur du manteau des adultes), et qui mènent la vie benthique des adultes (Fig. 15).

Si la taille relative des jeunes animaux et les proportions de leur corps permettent de bien distinguer deux types de jeunes animaux chez les Octopodidés, la séparation est moins nette en ce qui concerne les détails de leur comportement. Car les « éléments benthiques » (typiques du comportement des adultes) peuvent apparaître dès l'éclosion chez certains jeunes qui appartiennent clairement à la catégorie des jeunes planctoniques de par leur comportement (encore) dominant de nageur et les proportions du corps (BOLETZKY, 1977 a). Le critère le plus facile pour distinguer les deux catégories de jeunes Octopodidés au moment de l'éclosion est donc la longueur relative des bras :  $\leq 50$  % de la longueur du manteau chez les jeunes planctoniques;  $\geq$  longueur du manteau chez les jeunes benthiques (FISHER, 1925; BATHAM, 1957; DEW, 1959; BROUGH, 1965; ÖVERATH et BOLETZKY, 1974; GABE, 1975; BOLETZKY, 1969, 1976, 1977 a, b).

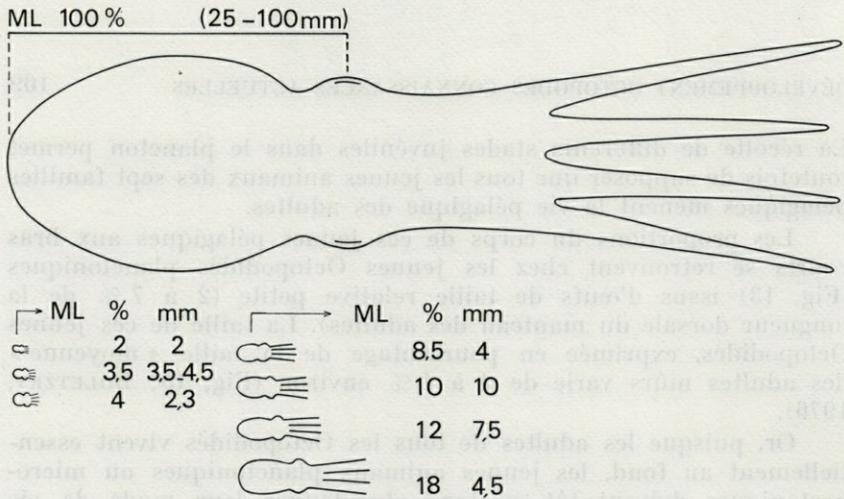


FIG. 15. — Présentation schématique du rapport, chez les Octopodidés, entre la taille relative des animaux nouveau-nés (longueur du manteau ML en pourcentage de la ML des adultes), leurs proportions (longueur des bras par rapport à la longueur du corps), et leur mode de vie post-embryonnaire. La taille du jeune animal est évidemment fonction de la taille absolue de l'œuf (cf. Fig. 2 et 10). Les proportions de son corps ainsi que son mode de vie sont par contre fonction de sa taille (donc aussi de la taille de l'œuf dont il est issu) par rapport à la taille de l'adulte. Dans la colonne de gauche, quelques jeunes planctoniques : *Octopus vulgaris* (taille relative 2 %), *Octopus salutii* et *Eledone cirrosa* (3,5 %), *Hapalochlaena lunulata* (4 %). Dans la colonne droite, quelques jeunes benthiques : *Hapalochlaena maculosa* (8,5 %), *Eledone moschata* (10 %), *Octopus briareus* (12 %), *Octopus joubini* (18 %).

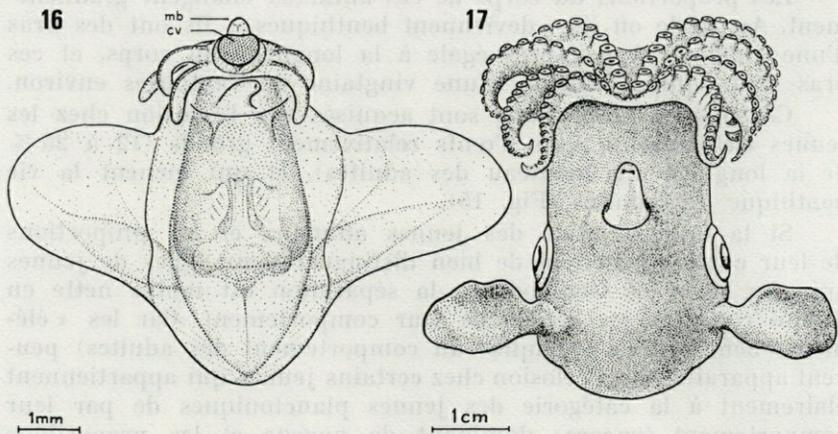


FIG. 16. — Embryon d'un Octopode cirromorphe. Il s'agit du spécimen présenté dans la figure 1. L'embryon est détaché du grand sac vitellin externe et présente, dans cette vue ventrale, le col vitellin en coupe (cv). La masse buccale (mb) est encore en position rostrale par rapport aux bras. Par transparence, on voit à l'intérieur du tégument très flasque la bourse musculaire du manteau et, de chaque côté, le « support » central des nageoires. La masse viscérale est concentrée sur la face ventrale du sac vitellin interne, avec l'intestin et les deux branchies groupés ensemble.

FIG. 17. — Vue ventrale d'un jeune Octopode cirromorphe, d'après Hoyle, 1886 (sur la figure originale, les ébauches de cirres ne sont pas décelables. Elles apparaissent uniquement sur la vue latérale du même spécimen).

L'allure de la croissance ultérieure des bras peut varier d'une espèce à l'autre. La disparité entre la croissance des différents bras est poussée à l'extrême chez un petit Octopodidé dont on connaît surtout des stades juvéniles pélagiques. Dans ce cas particulier, la troisième paire de bras devient beaucoup plus longue que les autres. Il s'agit de *Macrotritopus*. REES (1954) a analysé tout le matériel alors disponible qui provenait de l'Atlantique, et a conclu que les différentes espèces de *Macrotritopus* n'étaient que différents stades juvéniles de *Scaevargus unicolor*. Cependant cette espèce ne montre pas trace d'une croissance accélérée de la troisième paire de bras, ni au début du développement post-embryonnaire (BOLETZKY, 1977 b), ni à l'état sub-adulte ou adulte (NAEF, 1923). L'existence d'un stade de « *Macrotritopus* » chez *Scaevargus unicolor* paraît donc très douteuse. Il est beaucoup plus probable que ces formes soient des stades juvéniles d'une ou de plusieurs espèces caractérisées, à l'état adulte, par la longueur nettement supérieure de la troisième paire de bras.

Contrairement aux connaissances encore très fragmentaires sur le développement des jeunes Octopodes pélagiques et des jeunes planctoniques de beaucoup d'Octopodidés, le développement des jeunes benthiques de bon nombre d'espèces (surtout du genre *Octopus*) est maintenant bien connu. Le comportement, les taux de croissance, la durée du développement entre l'éclosion et la maturité sexuelle, et la longévité ont été déterminés pour plusieurs Octopodidés (MESSENGER, 1963; NIXON, 1966, 1969; BOLETZKY et BOLETZKY, 1969; WELLS et WELLS, 1970; BORER, 1971; THOMAS et OPRESKO, 1973; TRANTER et AUGUSTINE, 1973; MANGOLD et BOLETZKY, 1973; VAN HEUKELEM, 1973; BRADLEY, 1974; BOLETZKY, 1975 b; MANGOLD *et al.*, 1976; JOLL, 1977; HANLON, 1977).

Il s'est avéré que le cycle de reproduction des plus petites espèces, comme chez certains Décapodes, peut s'achever en 6 mois (par exemple *Octopus joubini*), alors que chez les espèces de grande taille, sa durée varie entre un et deux ans ou plus (BOLETZKY, 1974 a).

Quant aux Cirrata, nous ne savons pratiquement rien sur leur développement post-embryonnaire. Le plus jeune spécimen décrit est probablement celui que HOYLE (1883) a trouvé dans le matériel récolté au cours de la campagne du « *Challenger* ». Il s'agit d'un animal dont les bras sont encore relativement courts; la membrane interbranchiale n'est pas encore très développée (Fig. 17). Un fait particulièrement intéressant est la différenciation tardive des cirres à côté des ventouses; chez le spécimen décrit par HOYLE, ils commencent tout juste à apparaître. Cet animal a été ramené d'une profondeur de plus de 1 000 m, où il vivait sur ou au-dessus d'un substrat dur.

Le mode de vie « benthopélagique » des adultes de beaucoup d'espèces de Cirrata (ROPER et BRUNDAGE, 1972) n'est peut-être pas encore établi, dans sa forme typique, chez un jeune animal dont les proportions du corps rappellent plutôt celles des Incirrata pélagiques (abstraction faite, bien entendu, des nageoires). Mais il n'est pas encore certain que cet unique jeune spécimen décrit par HOYLE, et les quelques embryons de Cirrata étudiés jusqu'ici, soient représentatifs pour le groupe entier en ce qui concerne le développement embryonnaire tardif et post-embryonnaire. Pour le moment, le développement des Cirrata représente encore une des plus grandes lacunes dans nos connaissances sur les Céphalopodes vivants.

## DISCUSSION

Nous avons vu au début de notre aperçu que de toute évidence les Octopodes sont un groupe bien distinct des Décapodes. Dans leur développement, il faut distinguer les caractères communs à tous les Coléoides voire aux Céphalopodes en général, et les caractères qui apparaissent comme particuliers aux Octopodes. Dans cet ensemble de caractères « typiques » des Octopodes, il faut encore une fois séparer ceux qui pourraient être des caractères primitifs (« plésiomorphes ») disparus chez les autres Coléoidés, de ceux qui sont très probablement secondaires (« apomorphes ») pour le seul groupe des Octopodes. Dans cette tentative de tri, on se heurte donc au problème de savoir si l'absence de tel caractère est primitif ou secondaire (voir exemple du jabot, p. 96).

On peut admettre assez facilement que la couronne brachiale à huit bras similaires est secondaire par rapport à celle des formes appelées Vampyromorphes. Quant à la structure des ventouses, par contre, il est beaucoup plus probable que les Octopodes et les Vampyromorphes représentent un stade primitif à partir duquel la ventouse des Décapodes s'est différenciée (cf. NIXON et DILLY, 1977; YOUNG, 1977). Dans le développement embryonnaire des Décapodes, la différenciation des ventouses passe effectivement par un stade qui ressemble tout à fait à la structure définitive des ventouses d'Octopode ou de Vampyromorphe. Ajoutons que chez tous les Coleoidés, l'ébauche précoce de ventouse est un bourrelet transversal qui rappelle la différenciation de la face interne, adhérente des tentacules du Nautilé (cf. NÆF, 1923).

Le « retour » à cette structure basale du bourrelet dans la différenciation de la ligule de l'héctocotyle chez les Octopodes mâles en général, et dans la différenciation des extrémités de tous

les bras chez les mâles d'*Eledone*, est un signe de conservatisme plutôt qu'un caractère nouveau.

Lorsqu'on prend les cirres en considération, leur absence chez les Incirrata apparaît comme secondaire, puisque les cirres existent chez les Vampyromorphes, qui sont reconnus comme étant plus primitifs quant à la structure de leur couronne brachiale. L'apparition tardive des cirres dans l'ontogenèse des Cirrata serait un argument en faveur de l'hypothèse que les cirres sont une différenciation secondaire des Vampyromorphes et des Octopodes, mais dans les faits nous sommes loin d'être sûr que certaines structures des bras de beaucoup de Décapodes ne sont pas homologues de cirres (cf. JELETZKY, 1966, p. 42).

Quant aux Incirrata, ils auraient « supprimé » les cirres et — rappelons le — les nageoires typiques de tous les autres Coléodidés (qui apparaissent encore sous forme d'ébauches chez l'embryon des Incirrata). Cette double modification qui va dans le sens d'une « fétalisation » nous amène au problème des organes de Kölliker dans le tégument des Incirrates, et au problème de la taille et du mode de vie primitif des Incirrates.

Les organes de Kölliker, nous l'avons vu, existent chez presque tous les Incirrates étudiés jusqu'ici (ils manquent chez les jeunes benthiques de très grande taille d'*Octopus maya* et d'*O. briareus*), mais ils ne sont apparemment pas formés chez les Cirrata. En plus de leur fonction, sans doute secondaire, au cours de l'éclosion, ces organes pourraient jouer un rôle important chez les très petits animaux planctoniques. En fait, tous les faisceaux de soies peuvent être évaginés et étalés par la contraction de la musculature basale de l'organe (Fig. 14). L'agrandissement de sa surface ainsi obtenu « à volonté » permettrait à un animal de très petite taille de ralentir sa descente par gravité dans l'eau lorsqu'il reste immobile. De plus l'animal serait probablement camouflé pendant une telle phase de « repos », car chaque soie d'un faisceau est transparente et présente six facettes. L'effet de la réfraction et de la réflexion partielle de la lumière par ces structures prismatiques ressemble à l'effet obtenu au niveau des iridophores.

Le fait que les faisceaux de Kölliker ont toujours à peu près la même taille, qu'ils sont donc beaucoup plus grands par rapport à la taille du corps chez un petit animal planctonique que chez un animal plus grand (notamment chez les nombreux jeunes Octopodidés qui sont benthiques dès l'éclosion) suggère que ces faisceaux sont un dispositif pour la vie de très petits animaux dans le milieu du plancton. Nous le trouvons chez presque tous les jeunes Incirrates, nous l'avons dit. Sept familles sur huit sont pélagiques; une seule est benthique : celle des Octopodidae. Un

autre exemple sont les mandibules denticulées qui apparaissent comme une spécialisation des animaux planctoniques (BOLETZKY, 1971 c). Chez ces Octopodidae, la phase post-embryonnaire planctonique est très répandue. Ces jeunes planctoniques ont les mêmes proportions du corps que les jeunes animaux des familles pélagiques, dont certaines conservent ces proportions jusqu'au stade adulte. La couronne brachiale lourde, aux bras très musclés, est un caractère que l'on trouve uniquement chez certains Octopodidés, donc chez les formes benthiques.

Tout ceci tend vers l'image d'un « type pélagique » d'Incirrate. L'absence de nageoires chez l'adulte nous amène inévitablement à la question de savoir si l'espèce-souche des Incirrates était benthique (sans nageoires) ou benthopélagique (avec nageoires, comme les Cirrata et les Palaeoctopoda), et s'il y avait une phase planctonique qui aurait été le point de départ pour l'établissement d'un mode holo-pélagique (cf. BOLETZKY, 1975 c).

C'est de ce problème dont toute tentative de retracer l'évolution des Octopodes doit tenir compte. En l'absence de documents paléontologiques, les réponses — toujours partielles — ne pourront venir que d'une poursuite d'analyses rigoureuses, descriptives aussi bien qu'expérimentales, de la biologie des Céphalopodes vivants, et tout particulièrement de la biologie de leur développement.

## RÉSUMÉ

L'auteur passe en revue les caractéristiques, morphologiques et biologiques, du développement des Octopodes et évoque leur importance comme critères utilisables dans les discussions d'ordre phylogénétique.

### Remerciements.

Je dédie cet article à Monsieur le Professeur Pierre DRACH en témoignage de ma sincère gratitude pour son amical encouragement et le vif intérêt qu'il a toujours accordé à mon travail. Mes remerciements s'adressent aussi à Monsieur le Professeur Adolphe PORTMANN et à Madame Katharina MANGOLD, Maître de recherche au C.N.R.S., pour leur soutien constant.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W., 1939. A propos des organes épithéliaux (« Köllikersche Büschel ») chez une larve d'Octopode. *Mém. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, 2<sup>e</sup> sér., 15 : 123-134.

- APPELLÖF, A., 1898. Ueber das Vorkommen innerer Schalen bei den achtarmigen Cephalopoden (Octopoda). *Bergens Mus. Aarb.*, **12** : 1-15.
- BATHAM, E.J., 1957. Care of eggs by *Octopus maorum*. *Trans. R. Soc. N. Z.*, **84** : 629-638.
- BOLETZKY, S. v., 1966. Zum Schlüpfen von *Octopus vulgaris* Lam. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **77** : 165-170.
- BOLETZKY, S. v., 1967. Die embryonale Ausgestaltung der frühen Mittel-darmanlage von *Octopus vulgaris*. *Lam. Rev. suisse Zool.*, **74** : 555-562.
- BOLETZKY, S. v., 1968. Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. Suisse Zool.*, **75** : 765-812.
- BOLETZKY, S. v., 1969. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. *Rev. suisse Zool.*, **76** : 716-726.
- BOLETZKY, S. v., 1971 a. Rotation and First Reversion in the *Octopus* Embryo. A Case of Gradual Reversal of Ciliary Beat. *Experientia*, **27** : 558-560.
- BOLETZKY, S. v., 1971 b. Zu den Lageveränderungen von Octopoden-Embryonen (Mollusca : Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **78** : 538-548.
- BOLETZKY, S. v., 1971 c. Mandibules denticulées chez les larves des Teuthoïdés et des Octopodes (Mollusca, Cephalopoda). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **272** : 2904-2906.
- BOLETZKY, S. v., 1973 a. Structure et fonctionnement des organes de Kölliker chez les jeunes octopodes (Mollusca, Cephalopoda). *Z. Morphol. Tiere*, **75** : 315-327.
- BOLETZKY, S. v., 1973 b. Association of mitochondria with ciliary rootlets in squid embryos. *Cytobiologie*, **8** : 164-167.
- BOLETZKY, S. v., 1974 a. Elevage de Céphalopodes en aquarium. *Vie Milieu*, **24** (2 A) : 309-340.
- BOLETZKY, S. v., 1974 b. The "larvae" of Cephalopoda : A review. *Thalassia Jugosl.*, **10** (1/2) : 45-76.
- BOLETZKY, S. v., 1975 a. A Contribution to the Study of Yolk Absorption in the Cephalopoda. *Z. Morphol. Tiere*, **80** : 229-246.
- BOLETZKY, S. v., 1975 b. Le développement d'*Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) élevée au laboratoire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **100** (3) : 361-367.
- BOLETZKY, S. v., 1975 c. Contributions à l'étude du développement post-embryonnaire des Céphalopodes. *Thèse d'Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*. (N° d'enregistrement au C.N.R.S. A. O. 11.063), 44 pp.
- BOLETZKY, S. v., 1976. Quelques observations sur *Pteroctopus tetracirrhus* (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. P.-v. Réun. Commn. int. Explor. Mer Médit.*, **23** (8) : 95-102.
- BOLETZKY, 1977 a. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 557-567.

- BOLETZKY, S. v., 1977 b. Le développement embryonnaire de *Scaevurgus unicolorrhus*: Contribution à l'étude du « Macrotritopus Problem » (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. Mer Médit.*, **24** (5) : 53-63.
- BOLETZKY, S. v., 1978. Gut development in cephalopods: a correction. *Rev. suisse Zool.*, **85** (2) : 379-380.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1969. First results in rearing *Octopus joubini* Robson 1929. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **80** (1) : 56-61.
- BOLETZKY, S. v., D. FRÖSCH & K. MANGOLD, 1970. Développement de vésicules associées au complexe brachial chez les Céphalopodes. *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris, Sér. D*, **270** : 2182-2184.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1973. Observations on the embryonic and early post-embryonic development of *Rossia macrosoma* (Mollusca, Cephalopoda). *Helgol wiss. Meeresunters.*, **25** : 135-161.
- BORER, K.T., 1971. Control of food intake in *Octopus briareus* Robson. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **75** : 171-185.
- BRADLEY, E.A., 1974. Some observations of *Octopus joubini* reared in an inland aquarium. *J. Zool., Lond*, **173** : 355-368.
- BROCCO, S.L., R.M. O'CLAIR & R.A. CLONEY, 1974. Cephalopod Integument: The Ultrastructure of Kölliker's Organs and their Relationship to Setae. *Cell Tiss. Res.*, **151** : 293-308.
- BROUGH, E.J., 1965. Egg-care, eggs and larvae in the Midget Octopus, *Robsonella australis* (Hoyle). *Trans. R. soc. N. Z. Ser. Zool.*, **6** : 7-19.
- DEW, B., 1959. Some observations on the development of two australian octopuses. *Proc. R. Zool. Soc. N. S. W.*, **1** : 44-52.
- DONOVAN, D.T., 1977. Evolution of the Dibranchiate Cephalopoda. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 15-48.
- EBERSBACH, A., 1915. Zur Anatomie von *Cirroteuthis umbellata* Fischer und *Stauroteuthis* sp. *Z. wiss. Zool.*, **113** : 361-483.
- FIORONI, P., 1962 a. Die embryonale Entwicklung der Hautdrüsen und des Trichterorgans von *Octopus vulgaris* Lam. *Acta anat.*, **50** : 264-295.
- FIORONI, P., 1962 b. Die embryonale Entwicklung der Köllikerschen Organe von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. suisse Zool.*, **69** : 497-511.
- FIORONI, P., 1963. Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Epidermis bei zehnnarmigen Tintenfischen. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **74** : 149-160.
- FIORONI, P., 1965. Die embryonale Musterentwicklung bei einigen mediterranen Tintenfischarten. *Vie Milieu*, **16** (2 A) : 655-756.
- FIORONI, P., 1970. Die embryonale Genese der Chromatophoren bei *Octopus vulgaris* Lam. *Acta anat.*, **75** : 199-224.
- FIORINI, P., 1974. Zur Entstehung des Dotterepithels bei verschiedenen Octopoden-Arten (Mollusca, Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **81** : 813-837.

- FIORONI, P., 1978. Cephalopoda, Tintenfische. Dans : Morphogenese der Tiere (Edit. : F. Seidel), 1. Reihe, Lieferung 2 : G<sub>5</sub>-I. VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 181 pp.
- FISHER, W.K., 1925. On the Habits of an Octopus. *Ann. Mag. Nat. Hist.* S. 9, 15 : 411-414.
- FRÖSCH, D., 1971. Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten. *Rev. suisse Zool.*, 78 : 1069-1122.
- FRÖSCH, D. & H.J. MARTHY, 1975. The structure and function of the oviducal gland in *Octopus* (Cephalopoda). *Proc. R. Soc. Lond.*, 188 : 95-101.
- FUCHS, E., 1973. Organo- und Histogenese des Darmsystems, embryonale Blutbildung und Dotterabbau bei *Eledone cirrosa* Lam. (Cephalopoda, Octopoda). *Zool. Jb., Ser. Anat.*, 91 : 31-92.
- GABE, S.H., 1975. Reproduction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini*. *Veliger*, 18 : 146-150.
- HANLON, R.T., 1977. Laboratory rearing of the Atlantic reef octopus, *Octopus briareus* Robson, and its potential for Mariculture. *Proc. 8th ann. meet. World Maricult. Soc.* : 471-482.
- HOYLE, W.E., 1886. Report on the Cephalopoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. *Zool. Chall. Exp.*, 44 : I-VI, 1-246.
- ITAMI, K., Y. IZAWA, S. MAEDA & K. NAKAI, 1963. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bull. Jpn Soc. Sci. Fish*, 29 : 514-520.
- JELETZKY, J.A., 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. *Paleont. Contr. Univ. Kans.*, 7 : 1-162.
- JOLL, L.M., 1977. Growth and Food Intake of *Octopus tetricus* (Mollusca : Cephalopoda) in Aquaria. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 28 : 45-56.
- KÖLLIKER, A., 1844. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.
- LANKESTER, E.R., 1875. Observations on the development of the Cephalopoda. *Q. J. Microsc. Sci.*, 15 : 37-47.
- MANGOLD, K. & P. FIORONI, 1970. Die Sonderstellung der Cephalopoden. *Zool. Jb. Syst.*, 97 : 522-631.
- MANGOLD, K. & S. v. BOLETZKY, 1973. New data on Reproductive Biology and Growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, 19 : 7-12.
- MANGOLD, K., S. v. BOLETZKY & B. MESNIL, 1976. Biologie de reproduction et distribution d'*Octopus salutii* Vérany (Cephalopoda, Octopoda). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. Mer Médit.*, 23 (8) : 87-93.
- MARTHY, H.J., 1968. Die Organogenese des Coelomsystems von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. suisse Zool.*, 75 : 723-763.
- MARTHY, H.J., R. HAUSER & A. SCHOLL, 1976. Natural tranquillizer in cephalopod eggs. *Nature, (Lond.)*, 261 (5560) : 496-497.
- MEISTER, G. & P. FIORONI, 1976. Zur Darmentwicklung bei coleoiden Tintenfischen. *Zool. Jb. Anat.*, 96 : 394-419.
- MESSENGER, J.B., 1963. Behaviour of young *Octopus briareus* Robson. *Nature, (Lond.)*, 197 (4873) : 1186-1187.

- MEYER, W. Th., 1907. Die Anatomie von *Opisthoteuthis depressa* (Ijima und Ikeda). *Z. wiss. Zool.*, **85** : 183-269.
- NAEF, A., 1909. Die Organogenese des Cölomsystems und der zentralen Blutgefäße von *Loligo*. *Jena. Z. Naturw.*, **45** (NF 38) : 221-266.
- NAEF, A., 1910. Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. *Zool. Anz.*, **36** : 316-329.
- NAEF, A., 1912. Teuthologische Notizen. II. Zur Morphologie des Cölomsystems. *Zool. Anz.*, **40** : 324-336.
- NAEF, A., 1922. Die fossilen Tintenfische. Gustav Fischer Verlag Jena, 322 pp.
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35** (1) : 1-863.
- NAEF, A., 1928. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35** (2) : 1-357.
- NIXON, M., 1966. Changes in body weight and intake of food by *Octopus vulgaris*. *J. Zool., Lond.*, **150** : 1-9.
- NIXON, M., 1969. The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck. *Proc. malacol. Soc. Lond.*, **38** : 529-540.
- NIXON, M. & P.N. DILLY, 1977. Sucker surfaces and prey capture. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 447-511.
- ORELLI, M. von, 1959. Ueber das Schlüpfen von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. *Rev. suisse Zool.*, **66** : 330-343.
- ORELLI, M. von, 1960. Follikelfalten und Dotterstrukturen der Cephalopodeneier. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, **71** : 272-282.
- OVERATH, H. & S. v. BOLETZKY, 1974. Laboratory Observations on Spawning and Embryonic Development of a Blue-Ringed *Octopus*. *Mar. Biol.*, **27** : 333-337.
- PAINLEVÉ, J., 1958. Embryogenèse de la pieuvre *Octopus vulgaris* (film). Inst. Cinématogr. scientifi., Paris.
- PICKFORD, G.E., 1939. The Vampyromorpha. A new Order of Dibranchiate Cephalopoda. *Věs. Csl. zool. Spol.*, **6/7** : 346-358.
- PICKFORD, G.E. & B.H. MCCONNAUGHEY, 1949. The *Octopus bimaculatus* problem: a study in sibling species. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect. Yale Univ.*, **12** (4) : 1-66.
- PORTMANN, A., 1926. Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris*. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, **5** : 406-423.
- PORTMANN, A., 1933. Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (*Octopus vulgaris* Lam.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **76** : 24-36.
- PORTMANN, A., 1937. Die Lageveränderungen der Embryonen von *Eledone* und *Tremoctopus*. *Rev. suisse Zool.*, **44** : 359-361.
- PORTMANN, A. & A.M. BIDDER, 1929. Yolk-absorption and the function of the embryonic liver and pancreas. *Q. J. microsc. Sci.*, **72** : 301-324.
- QUERNER, F.R. v., 1927. Die Köllikerschen Büschel jugendlicher Octopoden, nebst einigen Bemerkungen zur Histologie der Haut dieser Formen. *Z. Zellforsch.*, **4** : 237-265.

- RANZI, S., 1926. La circolazione del liquido perivitellino nell'uovo dei Cefalopodi durante la sviluppo embrionale. *Boll. Soc. Nat. Napoli*, **38** : 99-107.
- REES, W.J., 1954. The *Macrotritopus* Problem. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. Ser. Zool.*, **2** (4) : 69-99.
- ROBSON, G.C., 1929. A monograph of the recent Cephalopoda. Part. I : Octopodinae. London (Brit. Mus. Nat. Hist.), 236 pp.
- ROBSON, G.C., 1932. A monograph of the recent Cephalopoda. Part II : The Octopoda (excl. the Octopodinae). London (Brit. Mus. Nat. Hist.), 359 pp.
- ROGER, J., 1944. Phylogénie des Céphalopodes : *Palaeoctopus newboldi* (Sowerby 1846) Woodward). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **14** : 83-98.
- ROGER, J., 1952. Sous-classe des Dibranchiata Owen 1836. In : *Traité de Paléontologie* (Edit. : J. Piveteau); Masson Paris : 689-755.
- ROPER, C.F.E. & W.L. BRUNDAGE, 1972. Cirrate Octopods with Associated Deep-Sea Organisms : New Biological Data Based on Deep Benthic Photographs (Cephalopoda). *Smithsonian Contr. Zool.*, **121** : 1-46.
- SACARRÃO, G.F., 1943. Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'*Eledone*. *Arq. Mus. Bocage*, **14** : 25-35.
- SACARRÃO, G.F., 1945. Etudes embryologiques sur les Céphalopodes. *Arq. Mus. Bocage*, **16** : 33-68.
- SACARRÃO, G.F., 1949. Sobre as primeiras fases da ontogénese da *Tremoctopus violaceus* Delle Chiaje. *Arq. Mus. Bocage*, **20** : 1-123.
- SACARRÃO, G.F., 1952 a. Notice on the shell gland of *Argonauta*. *Arq. Mus. Bocage*, **23** : 35-37.
- SACARRÃO, G.F., 1952 b. Sur l'origine et le développement ontogénétique des ébauches du foie et de la glande du noir des Céphalopodes, avec des remarques sur leur importance évolutive. *Rev. Fac. Ciências Lisboa* (2 a) **2** : 205-214.
- SACARRÃO, G.F., 1955. Sobre a evolução ontogenética das relações embrião-orgão vitelino nos Cefalópodos. *Arq. Mus. Bocage*, **26** : 1-126.
- SACARRÃO, G.F., 1961. Sur quelques aspects des rapports entre l'ontogénie et l'évolution chez les Céphalopodes (Dibranchiata). *Rev. Fac. Ciências Lisboa* (2 a), **8** : 167-202.
- SPIESS, P.E., 1972. Organogenese des Schalendrüsenkomplexes bei einigen coleoiden Cephalopoden des Mittelmeeres. *Rev. suisse Zool.*, **79** : 167-226.
- THOMAS, R.F. & L. OPRESKO, 1973. Observations on *Octopus joubini* : four laboratory reared generations. *Nautilus*, **87** : 61-65.
- THORE, S., 1949. Investigations on the « DANA » Octopoda. DANA-Rep. No. 33, 85 pp.
- TRANter, D.J. & O. AUGUSTINE, 1973. Observations on the life history of the blue-ringed octopus *Hapalochlaena maculosa*. *Mar. Biol.*, **18** : 115-128.

- VAN HEUKELEM, W.F., 1973. Growth and life-span of *Octopus cyanea* (Mollusca : Cephalopoda). *J. Zool. Lond.*, **169** : 299-315.
- WELLS, M.J. & J. WELLS, 1970. Observations on the feeding, growth rate and habits of newly settled *Octopus cyanea*. *J. Zool. Lond.*, **161** : 65-74.
- VERRILL, A.E., 1885. Third Catalogue of Mollusca recently added to the Fauna of the New England Coast and the adjacent parts of the Atlantic, consisting mostly of Deep-Sea species, with Notes on others previously recorded. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.*, **6** : 395-452.
- Voss, G.L., 1974. Cephalopoda. In : *Encyclopaedia Britannica*, 15<sup>e</sup> édition.
- Voss, G.L., 1977. Classification of Recent Cephalopods. Appendix II In : *The Biology of Cephalopods. Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 575-579.
- YOUNG, J.Z., 1977. Brain, Behaviour and Evolution of Cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 377-434.
- YOUNG, R.E., 1972. Brooding in a bathypelagic Octopus. *Pacif. Sci.*, **26** : 400-404.

Reçu le 5 janvier 1978.