



**HAL**  
open science

# Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane

Katharina Mangold-Wirz

► **To cite this version:**

Katharina Mangold-Wirz. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. 285p, 1963. hal-03330666

**HAL Id: hal-03330666**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03330666v1>

Submitted on 1 Sep 2021

**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.

KATHARINA MANGOLD-WIRZ

# Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane

Supplément n° 13 à " Vie et Milieu "



LABORATOIRE ARAGO

BANYULS-SUR-MER

1963

HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI<sup>e</sup>

# PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITÉ DE PARIS

## SUPPLÉMENTS A VIE ET MILIEU

Des fascicules spéciaux sont consacrés à diverses questions considérées sous l'angle écologique, questions pour lesquelles ils représenteront un essai de synthèse. Ces suppléments publiés sans périodicité fixe, sont acquis isolément et en dehors de *Vie et Milieu*.

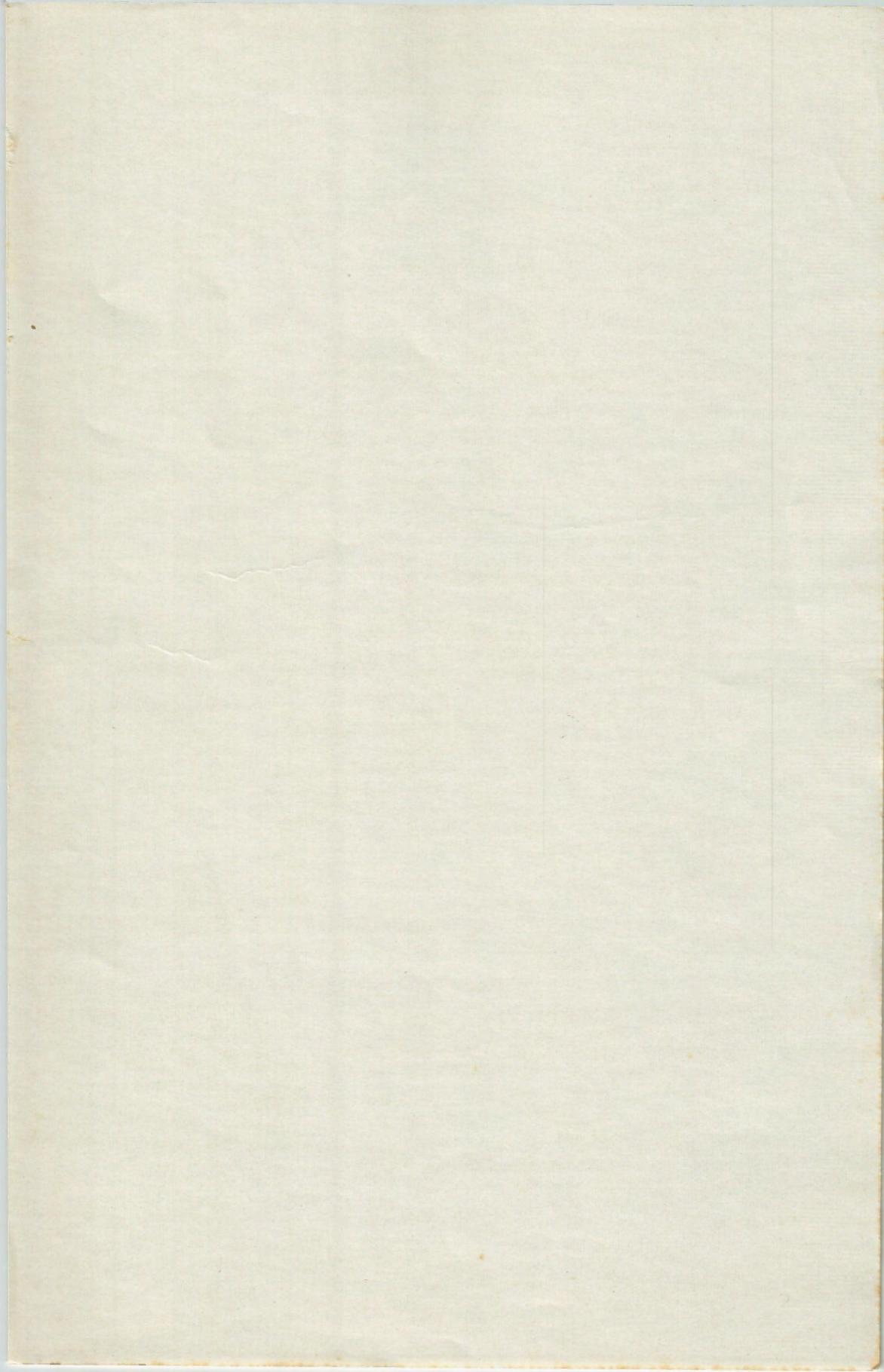
- N° 1. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, 1-360, 65 figures, 1951.
- N° 2. — Océanographie méditerranéenne. Journées d'études du Laboratoire Arago, 1-298, 1952.
- N° 3. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». I. Algérie 1952, 1-209, 1 carte hors texte, 1954.
- N° 4. — J. THÉODORIDÈS. — Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres, 1-310, 57 figures, 3 planches, 1955.
- N° 5. — P. AX. — Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral méditerranéen de la France méridionale, 1-215, 53 figures, 1956.
- N° 6. — Résultats des campagnes du « Professeur Lacaze-Duthiers ». II. Algérie 1952 et Baléares 1953, 1954, 1-238, 1 carte hors texte, 1957.
- N° 7. — H. COIFFAIT. — Les Coléoptères du sol, 1-204, 103 figures, 1958.
- N° 8. — E. ANGELIER et coll. — Hydrobiologie de la Corse, 1-277, 1959.
- N° 9. — Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE. — Biologie des eaux souterraines littorales et continentales, 1-740, 1 carte hors texte, 1960.
- N° 10. — J.-P. CHANGEUX. — Contribution à l'étude des animaux associés aux Holothurides, 1-124, 30 figures, 1961.
- N° 11. — J. PARIS. — Greffes et sérologie chez les Éponges siliceuses, 1-82, 22 figures, 1961.
- N° 12. — P. ILLG et P. DUDLEY. — Notodelphyid Copepods from Banyuls-sur-Mer, 1-126, 41 figures, 1961.
- N° 13. — K. MANGOLD-WIRZ. — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane, 1-295, 6 figs., 4 pls. h.t., 2 cartes h.t.

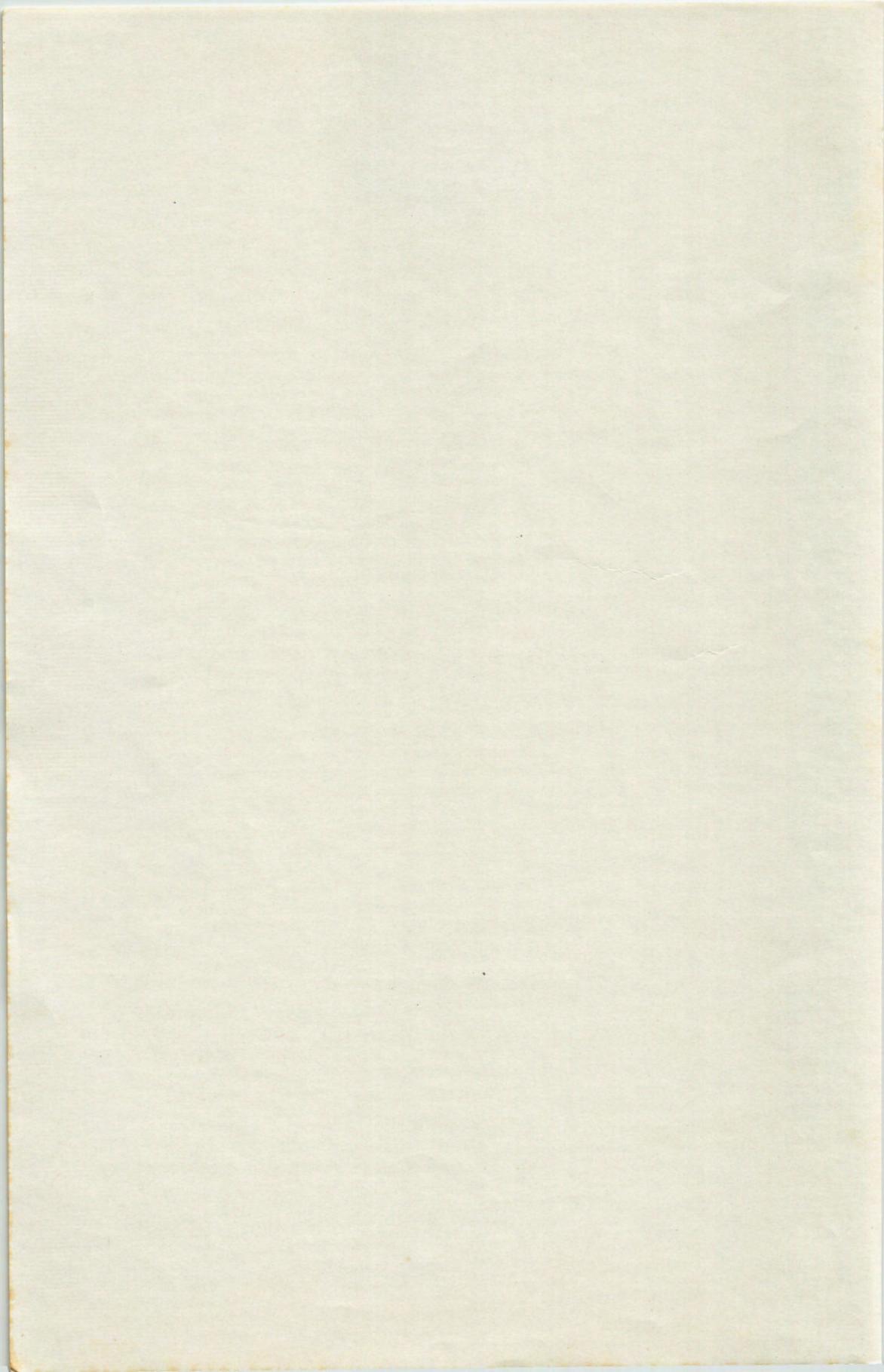
### *Sous presse :*

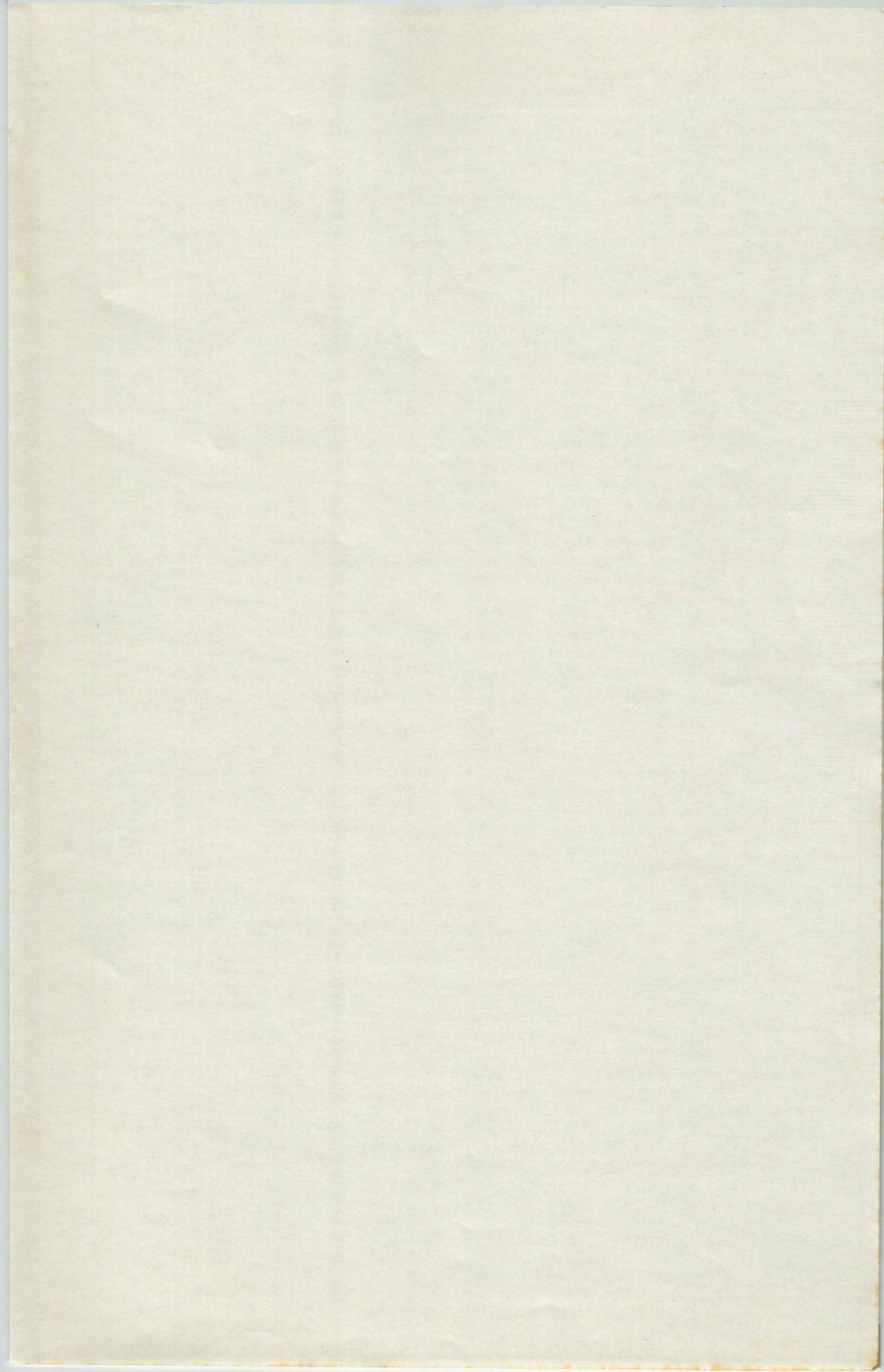
Écologie et Biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles par J. TRAVÉ.

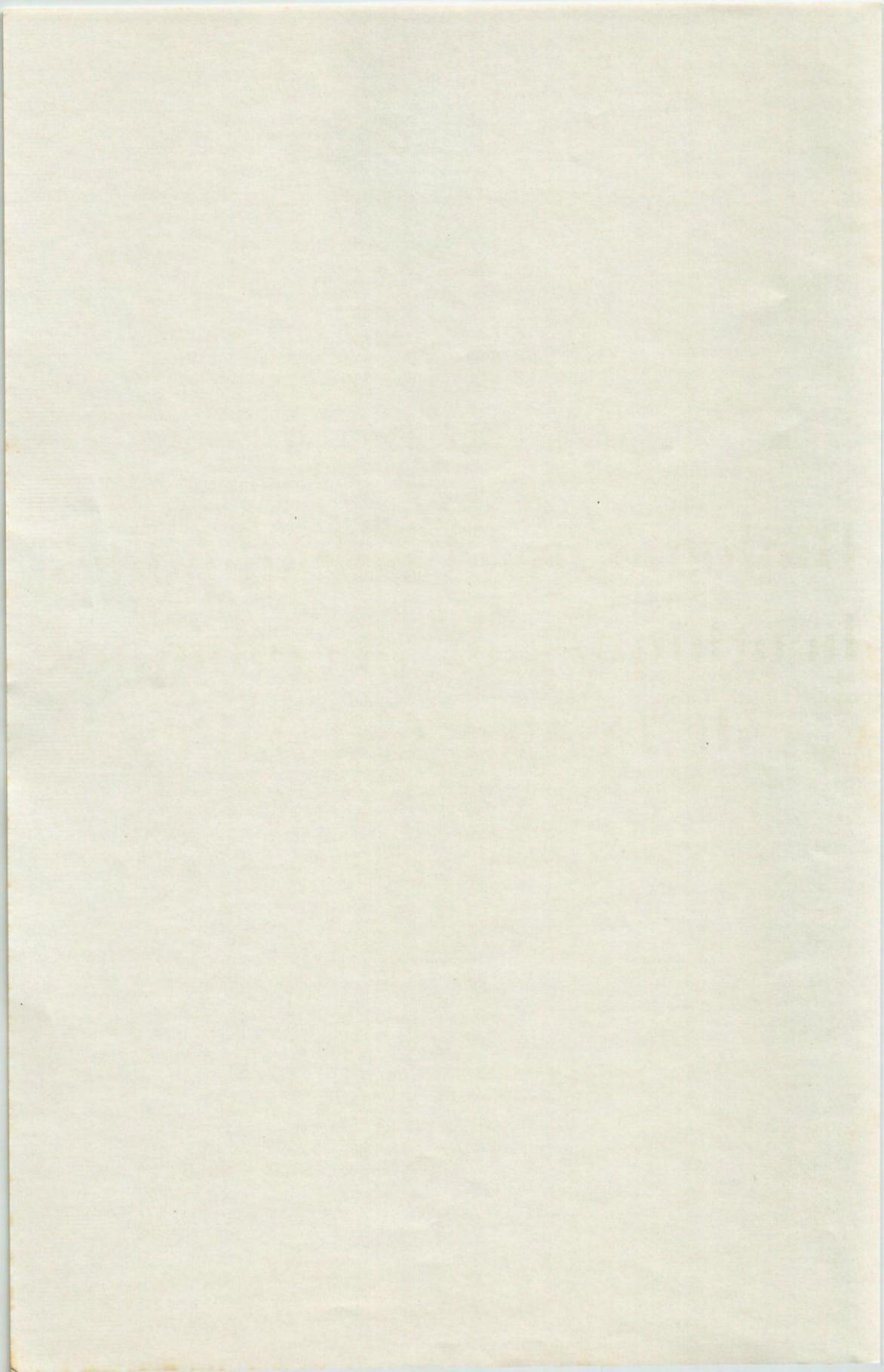
Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables (Bassin d'Arcahon, île de Bimini, Bahamas) par J. RENAUD-DEBYSER.

Les suppléments à *Vie et Milieu* sont en vente chez HERMANN, 115, boulevard Saint-Germain, Paris VI<sup>e</sup>.









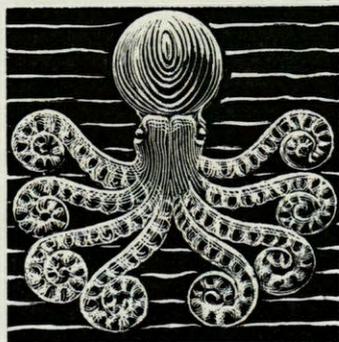
**Biologie des Céphalopodes  
benthiques et nectoniques  
de la Mer Catalane**

Biologie des Céphalopodes  
benthiques et néctoniques  
de la Mer Catalane

KATHARINA MANGOLD-WIRZ

# Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane

Supplément n° 13 à " Vie et Milieu "



LABORATOIRE ARAGO

BANYULS-SUR-MER

1963

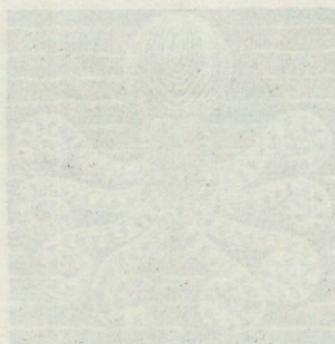
HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI<sup>e</sup>

KATARINA MARGOLD-WITK

# Biologie des Céphalopodes Benthiques et Néctoniques de la Mer Catalane

Supplément n° 13 à "Vie et Milieu"



LABORATOIRE ARAGO

PARIS-MER-MIT

1903

HERMANN

115, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS VI

## AVANT-PROPOS

*Le présent travail a été entièrement réalisé au Laboratoire Arago. C'est donc pour nous un agréable devoir et une grande joie d'exprimer notre plus vive gratitude au Directeur de ce Laboratoire, M. le Professeur G. PETIT qui a bien voulu être notre Directeur de Recherche près le C.N.R.S. Nous le remercions non seulement de l'hospitalité et des facilités de travail dont nous avons bénéficié dans son Laboratoire pendant plusieurs années, mais surtout de l'intérêt qu'il n'a cessé de témoigner à notre travail et des nombreux conseils qu'il nous a prodigués.*

*Nous devons des remerciements très sincères à M. le Professeur Pierre-P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, qui nous a fait le grand honneur d'accepter la présidence de notre thèse et à M. le Professeur P. DRACH, Directeur adjoint du C.N.R.S., qui a bien voulu prendre place parmi le jury, avec le Professeur PETIT.*

*Le Professeur Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE est notre parrain au C.N.R.S. A ce titre, il a suivi les progrès de notre travail et nous le remercions vivement des conseils qu'il a bien voulu nous donner.*

*Nos remerciements s'adressent également à M. J. FURNESTIN qui nous a accueillie trois fois à bord de son navire, le « Président Théodore Tissier ». Nous savons gré à tous ses collaborateurs qui ont récolté du matériel pour nous lors des différentes croisières du navire de l'Institut des Pêches.*

*Trop nombreux pour être tous cités sont nos collègues et camarades du Laboratoire Arago, Chefs de Travaux, Assistants et Chercheurs. Qu'ils veuillent trouver ici l'expression de notre gratitude pour le concours qu'ils nous ont apporté dans notre travail. Cependant, nous tenons à remercier tout particulièrement M. L. LAUBIER, Chef de Travaux et M<sup>me</sup> N. COINEAU, Assistante, secrétaires de rédaction de Vie et Milieu, qui ont bien voulu s'occuper très activement de la publication de notre mémoire.*

*C'est également pour nous un agréable devoir d'exprimer notre reconnaissance au personnel du Laboratoire Arago et en premier lieu à M. M. GALANGAU, technicien près la Faculté des Sciences de Paris.*

*Son dévouement, son aide constante et efficace nous ont permis de mener à bien la partie technique de notre travail. Nos plus sincères remerciements s'adressent également à M<sup>mes</sup> N. AGRAMUNT, J. GAY et J. DUMAZERT qui ont bien voulu se charger du travail ingrat de la dactylographie de notre mémoire. Que M. DANOY pour les graphiques et MM. M. von ORELLI et H. R. HAEFELFINGER pour les photographies veuillent accepter nos remerciements.*

*Il nous importe en outre de remercier très sincèrement les patrons des chalutiers de Port-Vendres qui nous ont non seulement procuré du matériel, mais qui nous ont accueillie à bord pour nous permettre de trier leurs pêches. Nos remerciements s'adressent particulièrement à MM. VILA, BISCUIT et ANASTASIO, respectivement patrons de la « Gracieuse », de la « Madeleine » et de la « Pierre-Denise ». Nous sommes également très reconnaissante à M. J. DANÈS, marayeur à Rosas (Espagne), qui nous a si généreusement facilité le travail à la criée de cette ville.*

*Nous tenons à exprimer notre profonde gratitude au Professeur A. PORTMANN dont nous avons été l'élève à l'Université de Bâle, qui a su éveiller notre penchant pour la biologie marine et qui nous a fait bénéficier de ses très grandes connaissances zoologiques. L'intérêt qu'il a témoigné à nos recherches et les précieux conseils qu'il nous a prodigués, ont été pour nous d'un inestimable secours.*

*Enfin, nous sommes heureuse de dire que ce travail a pu être imprimé grâce à une subvention du Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique. Que les représentants de cette Institution trouvent ici, avec nos remerciements, l'assurance de nos sentiments reconnaissants.*

## INTRODUCTION

*Les Céphalopodes de la Méditerranée ont fait l'objet d'une importante monographie parue en 1923 et 1928 dans la série de la Faune et Flore du golfe de Naples. L'auteur de cette monographie, A. NAEF, éminent teuthologiste, avait réuni dans un premier volume (1923) une documentation complète sur la morphologie et sur la systématique des espèces méditerranéennes dont plusieurs avaient été découvertes par lui. A. NAEF avait également entrepris d'importantes recherches embryologiques dont témoigne le deuxième volume de cette grande monographie (1928).*

*Un troisième volume consacré à la biologie, avait été prévu, mais les études de l'auteur sont restées au stade d'observations et de remarques dispersées.*

*Il y a là une lacune dans la connaissance des Céphalopodes méditerranéens; elle n'a jamais été comblée. Quelques travaux, peu nombreux en réalité, concernant différents problèmes biologiques et portant sur une ou plusieurs espèces ont été effectués, mais une étude de l'ensemble de ces problèmes n'a jamais été amorcée.*

*La forme monumentale qu'a revêtue l'œuvre de A. NAEF en donnant l'impression d'un travail achevé a sans doute découragé d'autres chercheurs.*

*Le but du présent travail est de tenter la réalisation d'une monographie biologique des Céphalopodes méditerranéens et plus particulièrement de ceux de la Mer Catalane. L'étude est limitée aux espèces benthiques et aux espèces nectoniques littorales et bathypélagiques, les formes réellement pélagiques n'étant recueillies dans la région considérée par nous qu'accidentellement.*

*Nous nous sommes parfaitement rendue compte des difficultés d'une telle entreprise, difficultés dues, certes, au matériel même sur lequel ont porté nos recherches; mais il en est d'autres, plus générales, que rencontre tout travail de biologie et surtout d'écologie marine. Il est souvent malaisé, voire impossible, de se procurer le matériel et nous nous abstenons d'énoncer les raisons, bien connues, qui peuvent mettre en échec la régularité souhaitable de la récolte.*

Le matériel utilisé dans notre travail provient en grande partie de la pêche commerciale ; ce matériel a donc été limité par les conditions dans lesquelles s'exerce cette pêche. En effet, seuls sont ramenés les animaux comestibles et les animaux qui vivent dans des biotopes accessibles à la pêche (ou rentables).

Cependant, le bateau du Laboratoire Arago, le « Professeur Lacaze-Duthiers », a pu explorer avec succès des fonds non chalutés par les bateaux de pêche. En outre, le matériel ramené par lui, non sélectionné à bord, nous a donné de précieux renseignements sur la fréquence de certaines espèces et nous a permis de faire des études détaillées sur la croissance de l'une d'entre elles (*Eledone cirrosa*).

L'étude approfondie des conditions du milieu, c'est-à-dire la détermination des facteurs physico-chimiques qui caractérisent une zone et qui est à la base même de tout travail écologique, a fait, dans ces dernières années, d'immenses progrès. Mais là également, il n'est pas toujours facile d'enregistrer ces facteurs de façon régulière et à cela s'ajoute le fait qu'il s'agit pour nous de les prendre en considération dans une zone étendue, car les Céphalopodes sont des animaux vagiles.

En dépit de nombreuses imperfections, dont la plus grave est sans conteste le manque de renseignements sur la phase postembryonnaire, l'abondance de notre matériel dont la récolte dans un secteur bien déterminé de la Méditerranée occidentale s'étend à plusieurs années, donne une source d'information assez précise pour l'étude biologique des Céphalopodes de notre secteur : la Mer Catalane.

Nos recherches ont porté sur l'habitat, la distribution annuelle, la croissance, l'âge et la reproduction. Nous avons réservé une place particulière à la partie biométrique, c'est-à-dire à l'élaboration des indices et à la croissance relative. Cependant, cette étude biométrique sera publiée indépendamment du présent mémoire.

Nous avons délibérément renoncé à traiter des problèmes « proies-prédateurs », c'est-à-dire ceux de la nutrition (à l'exception de son rôle dans la détermination de certains mouvements migratoires) et à considérer les ennemis des Céphalopodes, ainsi que leurs parasites.

Une première partie de ce travail est consacrée aux monographies biologiques des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Elle intéressera plus particulièrement les teuthologistes. Dans la deuxième partie, nous avons essayé de dégager une vue d'ensemble des résultats obtenus par les monographies.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUE

### 1. LIEUX DE PÊCHE

#### A) RÉGION PRINCIPALE (carte 1)

La plus grande partie de notre matériel a été récoltée dans la région de pêche de Port-Vendres. Cette région est située entre l'étang de Salses (42° 55' N) au nord et le cap Béar (42° 30' N) au sud. La limite au large se trouve pour la zone nord à l'isobathe de 80 mètres environ (3° 15' E), pour celle du sud au-dessus des fonds de 200 mètres (3° 30' E). La région de pêche au large s'étend jusqu'à la hauteur de Cerbère (42° 25' N).

La majorité des bateaux travaillent en-deçà de l'isobathe de 90 mètres. La pêche au large n'est praticable que par temps calme ou léger vent du sud, le cap Creus agissant comme barrière protectrice.

Les fonds chalutés sont couverts de vase côtière, de détritique du large et, à partir de 150 à 200 mètres, de vase du large (vase profonde).

Les chalutages du bateau du Laboratoire Arago, le « Professeur Lacaze-Duthiers », s'effectuent également dans cette région.

#### B) RÉGIONS SECONDAIRES

Afin de comparer la faune teuthologique provenant de Port-Vendres avec celle d'une région qui présente, de façon générale, les mêmes caractéristiques que la zone principale, nous avons poussé nos prospections jusqu'à Sète et jusqu'au Grau-du-Roi.

Les fonds chalutables de cette zone, plus étendus que ceux de Port-Vendres en raison du plateau continental plus large, sont également recouverts de vase et de détritique.

D'autre part, nous nous sommes procurée le plus régulièrement possible du matériel de la criée de Rosas (province de Gerona, Espagne). Les chalutiers de Rosas exercent en majorité la pêche aux grandes crevettes (*Aristeus antennatus* et *Aristeomorpha foliacea*) qui vivent sur les fonds de vase du large, à partir de 300 mètres jusqu'à 600 mètres et au-delà.

#### C) MATÉRIEL PROVENANT DES CROISIÈRES DU NAVIRE DE L'INSTITUT SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE DES PÊCHES MARITIMES, LE « PRÉSIDENT THÉODORE-TISSIER »

En juillet-août 1957 et novembre-décembre 1958, le « Président Théodore-Tissier » a travaillé dans la Mer Catalane.

Des pêches effectuées à toutes les profondeurs jusqu'à 1 100 mètres, ont permis de préciser certaines conditions écologiques. Parmi les Cépha-

lopodes récoltés se trouve une espèce nouvelle pour la Méditerranée appartenant au genre *Grimptoteuthis*, qui sera décrite dans un travail ultérieur.

## 2. ENGINES DE PÊCHE

Différents engins de pêche sont employés.

### A) LE CHALUT

La majorité des Céphalopodes a été obtenue par les chalutiers. En effet, le chalut donne de très bons résultats dans la pêche des espèces benthiques et nectoniques fréquentant des fonds peu accidentés. Il y a cependant deux inconvénients : d'une part, les petits animaux ne sont pas retenus, d'autre part, les animaux capturés par le chalut sont souvent en mauvais état.

### B) LA DRAGUE

Les dragues ne ramènent que très occasionnellement des Céphalopodes, nageurs trop rapides pour être facilement capturés par cet engin. Des Sépioles peuvent se trouver dans des dragages effectués sur les herbiers.

Plus fréquemment sont récoltés des œufs de Céphalopodes fixés à un objet solide (roche, substrat concrétionné, animaux sessiles, etc.).

### C) LES NASSES

L'emploi des nasses donne d'excellents résultats dans la pêche de *Sepia officinalis*. Ces animaux se rapprochent de la côte au printemps en quête d'un objet solide pour attacher leurs œufs. Il se trouve qu'une plante terrestre de la famille des Anacardiacees (*Pistacia lentiscus*) fait cet office. En effet, les pêcheurs en garnissent leurs nasses qui sont immergées à faible profondeur.

### D) LA SENNE

Quelques Sépioles et de petites Seiches ont pu être récoltées à la senne, dans la baie de Banyuls, par 0,5 à 5 mètres, sur du sable ou du fin gravier.

### E) LE GANGUI

Des pêches nocturnes effectuées avec le gangui sur les herbiers de Posidonies ont ramené un petit nombre de Céphalopodes, Sépioles pour la plupart.

### F) LA TURLUTTE

Les Céphalopodes qui remontent la nuit dans les couches superficielles sont capturés à la turlutte, sorte de toupie en plomb garnie de crochets. Cette pêche est extrêmement rentable pendant certaines périodes.

## 3. MÉTHODES DE TRAVAIL

De 1954 à 1960, tous les Céphalopodes ramenés par le bateau du Laboratoire ont été examinés et une grande partie mesurée. Il y avait, en moyenne, trois à quatre chalutages par mois. En raison du mauvais temps (périodes de tramontane fréquentes dans notre région), les sorties ne peuvent pas toujours s'effectuer avec la régularité souhaitable.

En certaines périodes particulièrement intéressantes, nous avons examiné plusieurs fois par semaine le matériel rapporté par des chalutiers de Port-Vendres, dont l'un avait coutume de travailler dans les eaux tout à fait côtières; deux autres pêchaient d'habitude entre 60 et 100 mètres et un quatrième au large, entre 100 et 200 (250) mètres.

Les Céphalopodes de Rosas ont été obtenus à l'occasion de plusieurs séjours de courte durée.

En tout, près de 45 000 Céphalopodes ont passé par nos mains.

L'examen a porté sur les points suivants :

- Détermination des espèces et notes sur leur abondance.
- Détermination du sexe et de l'état de maturation.
- Indication sur les lieux de pêche (profondeur, nature du fond, etc.).
- Mensurations.

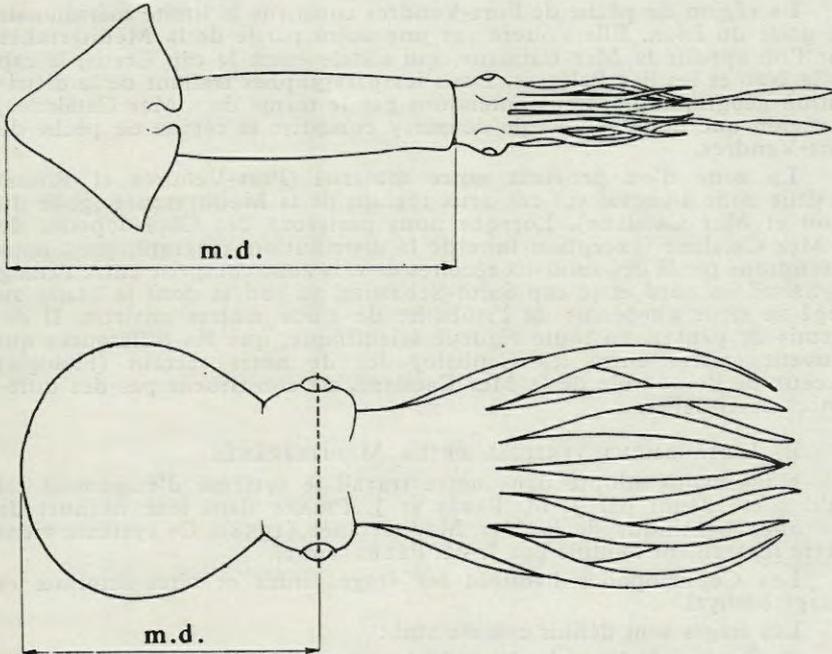


Fig. 1. — Mesure de base chez les Céphalopodes : la longueur dorsale du manteau (*m. d.*). En haut chez un Décapode, en bas chez un Octopode.

Deux sortes de mensurations ont été effectuées :

- Chez les animaux destinés à l'étude de la croissance absolue, seule la longueur dorsale du manteau a été mesurée.
- Chez les animaux destinés à l'étude systématique et à l'étude de la croissance relative (indices), les mesures de toutes les dimensions ont été effectuées.

La longueur dorsale du manteau est la mesure de base chez les Céphalopodes. Chez les Octopodes, cette longueur est comprise entre l'apex et une ligne transversale qui relie les yeux (fig. 1).

La méthode des indices (mesures relatives) établie par G. C. ROBSON (1929) permet la comparaison d'animaux de sexes, tailles, races et espèces différents. Dans le présent travail, nous aurons uniquement recours, dans le chapitre consacré à la reproduction, aux indices concernant la ligule, les spermatophores et les œufs.

Précisons que la presque totalité de nos mesures a été effectuée sur du matériel frais.

#### 4. TERMINOLOGIE

Dans le présent travail nous utilisons un certain nombre de termes qu'il nous paraît utile de préciser.

##### A) LA MER CATALANE

La région de pêche de Port-Vendres constitue la limite méridionale du golfe du Lion. Elle s'ouvre sur une autre partie de la Méditerranée que l'on appelle la Mer Catalane, qui s'étale entre le cap Creus, le cap de la Nao et les îles Baléares. Dans les paragraphes traitant de la distribution géographique, nous entendons par le terme de « Mer Catalane », la région que nous venons de définir y comprise la région de pêche de Port-Vendres.

La zone d'où provient notre matériel (Port-Vendres et Rosas) se situe donc à cheval sur ces deux régions de la Méditerranée (golfe du Lion et Mer Catalane). Lorsque nous parlerons des Céphalopodes de la Mer Catalane (exception faite de la distribution géographique), nous entendrons par là des animaux récoltés dans la zone comprise entre l'étang de Salses au nord et le cap Saint-Sébastien au sud et dont la limite au large se situe au-dessus de l'isobathe de 1 000 mètres environ. Il est permis de penser, en toute rigueur scientifique, que les différences qui peuvent exister entre les Céphalopodes de notre secteur (biologie) et ceux de l'ensemble de la Mer Catalane, ne constituent pas des différences essentielles.

##### B) L'ÉTAGEMENT VERTICAL DE LA MÉDITERRANÉE

Nous avons adopté dans notre travail le système d'étagement tel qu'il a été défini par J.-M. PÉRÈS et J. PICARD dans leur Manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée (1958). Ce système vient d'être légèrement modifié par J.-M. PÉRÈS (1961).

Les Céphalopodes habitent les étages infra et circa-littoraux et l'étage bathyal.

Les étages sont définis comme suit :

— Étage infralittoral : à partir du niveau où l'immersion est continue jusqu'à la zone où la vie des Algues photophiles est possible.

Les formations qui nous intéressent sont :

- les substrats durs (roche);
- les sables terrigènes;
- les herbiers de Posidonies.

— Étage circalittoral : de la limite extrême de la vie des Algues photophiles jusqu'à la profondeur extrême compatible avec la végétation des Algues les plus sciaphiles.

Les formations qui nous intéressent sont :

- le coralligène;
- les sables (détritiques) côtiers;

la vase côtière;  
le détritique du large.

— Étage bathyal : seul étage du système profond en Méditerranée.

#### C) BENTHOS ET NECTON CONSIDÉRÉS EN RELATION AVEC LES CÉPHALOPODES

Nous faisons nôtre la définition d'une espèce benthique récemment précisée par J.-M. PÉRÈS (1961) et que nous résumons de la manière suivante : une espèce benthique vit en liaison intime avec le fond, qu'elle y soit fixée, qu'elle rampe ou marche à sa surface, « soit même qu'elle nage à son voisinage immédiat sans jamais s'en écarter notablement ». Dans ces conditions, nous considérons comme espèces benthiques les Céphalopodes suivants : *Octopus vulgaris*, *Octopus salutii*, *Pteroctopus tetracirrhus*, *Scaevargus unicolor*, *Bathypolypus sponsalis*, *Eledone cirrosa*, *Eledone moschata*, *Rossia macrosoma*, *Sepioloa rondeletii*, *Sepietta oweniana*. Ces espèces, même au cours de déplacements que l'on peut assimiler à une migration, demeurent benthiques.

Parmi les Céphalopodes nectoniques, nous considérons, dans le cadre de ce travail, les espèces littorales et bathypélagiques; les espèces pélagiques proprement dites ou de haute mer ne sont évoquées qu'occasionnellement.

#### D) TERMES RELATIFS A LA MATURATION SEXUELLE

Les Céphalopodes ne cessant de croître pendant toute leur existence, il y aurait lieu de parler non d'animaux adultes, mais d'animaux qui ont atteint la maturité sexuelle. Étant donné l'existence d'un cycle annuel des gonades, le terme d'animal mûr doit cependant être strictement réservé à ceux qui sont aptes à la reproduction. Si donc, pour des raisons d'ordre pratique, nous sommes amené à employer le terme d'animal adulte, il est bien entendu qu'il s'agit d'un animal qui a atteint la maturité sexuelle, qu'il soit ou non, en état de se reproduire.

Nous distinguons les stades de développement suivants :

- |  |   |
|--|---|
| — « Larves »   | Stade postembryonnaire de durée plus ou moins longue.   |
| — Animaux juvéniles (juv.)                           | Les sexes ne peuvent pas être distingués extérieurement.  |
| — Mâle non mûr, femelle non mûre (n. m.)             | La distinction extérieure des sexes est possible. Les testicules sont plus ou moins volumineux, les ovaires toujours très petits. |
| — Mâle avec des spermatophores en formation (Sp. f.) | La sécrétion des spermatophores a commencé. Le canal déférent est rempli de spermatozoïdes.                                       |
| — Mâle mûr ou avec des spermatophores (Sp.)          | Les spermatophores sont mis en réserve dans la poche de Needham.  |
| — Femelle avec de très petits œufs (t.p.o.)          | Les œufs sont inférieurs au quart de leur longueur définitive.  |
| — Femelle avec de petits œufs (p.o.)                 | Les œufs ont 1/4 jusqu'à 1/2 de leur longueur définitive.   |

- |  |   |
|--|---|
| — Femelle avec des œufs moyens (o.m.). | Les œufs mesurent entre la 1/2 et les 3/4 de leur longueur définitive.                |
| — Femelle avec de grands œufs (gr.o.). | Les œufs dépassent les 3/4 de leur longueur définitive.                               |
| — Femelle avec des œufs mûrs.          | Les œufs sont prêts à être déposés, leur système réticulé a disparu (fig. 3, p. 108). |

Précisons que nous avons toujours mesuré les œufs les plus avancés.

## 5. BIBLIOGRAPHIE RELATIVE AUX CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

Afin de ne pas alourdir les paragraphes consacrés à la distribution géographique, nous ne citerons qu'exceptionnellement les auteurs qui ont signalé l'espèce dont il sera question, en Méditerranée. En effet, pour la grande majorité des espèces, il faudrait répéter les noms des auteurs, qui, très nombreux, se sont occupés des Céphalopodes méditerranéens. Nous en donnons la liste ci-dessous; les indications bibliographiques complètes figureront à la fin du travail.

*Pour l'ensemble de la Méditerranée :*

- J.V. CARUS, 1890.  
A. NAEF, 1912, 1916, 1921, 1923, 1928.

*Naples :*

- S. DELLE CHIAJE, 1829, 1841.  
J. JATTA, 1896.  
S. LO BIANCO, 1903, 1909.  
A. NAEF.

*Sicile :*

- R. A. PHILIPPI, 1844.  
H. TROSCHEL, 1857.

*Mer Ligure (Gênes-Nice) :*

- A. RISSO, 1826.  
J.-B. VERANY, 1837, 1851.  
R. ISSEL, 1931.

*Côte française :*

- F. CANTRAINE, 1831.  
A. TARGIONI-TOZZETTI, 1869.

*Espagne :*

- J. MAGAZ, 1934.

*Algérie et Tunisie :*

- M. H. AUCAPITAINE, 1863.  
A. GRUVEL, 1926.  
R. DIEUZEIDE, 1950, 1955, 1957.

*Adriatique :*

- J. E. GRAY, 1849.  
M. STOSSICH, 1880.  
A. P. NINNI, 1884.  
G. KOLOMBATOVIC, 1890, 1900.  
E. GRAEFFE, 1902.  
H. RUDOLPH, 1932.  
O. KARLOVAC, 1959.

*Méditerranée orientale :*

E. DEGNER, 1925.  
A. GRUVEL, 1931.  
B. DIGBY, 1949.  
W. J. REES, 1955.

*Mer Rouge :*

G. WÜLKER, 1920.  
A. GRUVEL, 1936.  
W. ADAM, 1942, 1959, 1960.

*Mer Catalane :*

L. LOZANO Y REY, 1905.  
J. G. HIDALGO, 1916.  
J. MAGAZ, 1934.  
E. MORALES, 1958.  
K. WIRZ, 1958.



PREMIÈRE PARTIE

LES CÉPHALOPODES BENTHIQUES  
ET NECTONIQUES DE LA MER CATALANE

ESSAI DE MONOGRAPHIES BIOLOGIQUES



# I. - OCTOPUS VULGARIS LAMARCK

## I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

### *Atlantique Nord oriental.*

Limite septentrionale : baie de Dublin et baie de Liverpool (A. MASY, 1928).

Côtes méridionales d'Angleterre (W.A. GARSTANG, 1900; W. J. REES, 1950; W. J. REES et J. R. LUMBY, 1954).

France (A. A. GIRARD, 1895; J. BOUXIN et R. LEGENDRE, 1936; Inventaire de Roscoff, 1951).

Portugal et Espagne (A. NOBRE, 1932; J. MAGAZ, 1934).

Iles de Madère et côte africaine (H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906; W. J. REES et G.E. MAUL, 1956).

### *Atlantique Sud.*

J. THIELE, 1915; W. ADAM, 1952; G.E. PICKFORD, 1955.

### *Mer du Nord.*

Partie sud de cette mer, mais certaines années seulement (G. GRIMPE, 1925; W. ADAM, 1933; S. JAECKEL, 1958).

### *Atlantique Nord occidental.*

De la Caroline du nord (G. E. PICKFORD, 1945) jusqu'à la Mer des Caraïbes (G.L. VOSS, 1955, 1956).

### *Méditerranée.*

Bassin occidental, bassin oriental, Adriatique.

### *Mer Catalane.*

Très commun (L. LOZANO Y REY, 1905; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

## 2. HABITAT

*Octopus vulgaris* est une espèce des eaux côtières, affectionnant surtout les étages infra et circalittoraux.

G. C. ROBSON (1929) affirme qu'il s'agit d'une « strictly littoral form », rarement pêchée au-delà de 150 mètres.

Sur la côte occidentale de l'Afrique du Sud, *Octopus vulgaris* a été récolté entre 71 et 170 mètres, sur fonds vaseux et sableux.

G. L. Voss le signale de Floride et du golfe du Mexique, entre 37 et 113 mètres, sur fonds vaseux, sableux ou sur du gravier coquillier.

D'après S. JAECKEL, l'espèce, exclusivement littorale, ne montre pas de préférence pour un fond particulier.

Quelques rares récoltes par des fonds plus importants sont connues (Irlande, à 403 mètres, H. HOLT, 1892).

En Méditerranée, l'espèce est également confinée dans les eaux côtières. Seul R. DIEUZEIDE (1957) indique des profondeurs allant jusqu'à 250 mètres. D'après E. MORALES, *Octopus vulgaris* se trouve le plus souvent entre les rochers, plus rarement sur les fonds sableux ou vaseux.

Dans la région de pêche de Port-Vendres, *Octopus vulgaris* descend sûrement jusqu'à 80 mètres et très probablement jusqu'au bord du plateau, limité par l'isobathe de 100 mètres. Sur 350 traits de chalut effectués dans cette région, une seule fois, un jeune Poulpe (longueur dorsale du manteau 65 mm) a été rapporté des fonds de 100 à 200 mètres. L'espèce peut vraiment être considérée comme exclusivement côtière.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les 900 *Octopus vulgaris* examinés proviennent uniquement de la région de pêche de Port-Vendres et de la baie de Banyuls. La plus grande partie d'entre eux a été capturée au chalut, une autre partie dans des nasses, quelques spécimens à la ligne. Le plus grand mâle mesurait 215 mm, la plus grande femelle 175 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

Si *Octopus vulgaris* est présent toute l'année dans une zone littorale dont la limite inférieure se situe à 100 mètres environ, il fréquente cependant des biotopes différents selon la saison. De légers déplacements verticaux ont lieu.

En février, des animaux de grande taille se rapprochent de la côte qu'ils avaient quittée à la fin de l'automne. On les pêche entre 30 et 60 mètres. Quelques-uns s'avancent jusqu'au bord. Les mâles précèdent les femelles de deux semaines environ.

Les mâles sont mûrs, leur poche de Needham est emplie de spermatophores. Les femelles ont des œufs en état de maturation avancée, mais pas encore prêts à être déposés.

Nous distinguons pour les œufs d'*Octopus vulgaris* les tailles suivantes :

très petits œufs (t.p.o.) .....	jusqu'à 0,6 mm
petits œufs (p.o.) .....	0,7- 1,2
œufs moyens (o.m.) .....	1,3- 1,8
grands œufs (gr. o.) .....	1,9- 2,4

En mars, le nombre des Pieuvres pénétrant dans les eaux côtières augmente considérablement. Il s'agit toujours d'animaux de grande taille que l'on prend dans les nasses.

Pendant ce même mois, des animaux de taille moyenne, à gonades plus ou moins développées, sont recueillis en assez grand nombre dans les filets des chalutiers travaillant entre 40 et 80 mètres environ.

Ces *Octopus* non mûrs ne se rapprochent jamais autant de la côte que les animaux aptes à la reproduction.

En avril, on continue à prendre des mâles et des femelles de grande taille dans les nasses, les femelles étant cependant en moins grand nombre. Il en est de même pendant tout le printemps puisqu'elles se retirent pour pondre, au fur et à mesure que leurs œufs mûrissent.

Les animaux de taille moyenne, récoltés en mars entre 40 et 80 mètres se sont rapprochés davantage de la côte. Mais sur ces mêmes fonds apparaissent de petits animaux à gonades non développées, lesquels, certaines années, arrivent déjà fin mars.

En mai et surtout en juin, les grandes femelles mûres disparaissent. Désormais, dans les nasses, on ne prend plus que des mâles.

Les animaux de taille moyenne et petite, venus en mars et avril dans les eaux côtières, s'avancent un peu plus vers le bord sans cependant atteindre la zone où se trouvent les animaux mûrs.

En juillet, les grands mâles à leur tour deviennent rares; ils auront disparu en août.

A cette époque, on récolte quelques femelles qui ont pondu et dont les œufs sont éclos. En outre, des femelles en train de pondre ou couvant leurs œufs sont ramenées accidentellement dans des amphores.

Les animaux de taille moyenne sont assez abondants en juillet, ils se retirent à partir d'août. On peut encore pêcher quelques mâles qui ont mûri pendant l'été et qui s'attardent dans les eaux côtières.

En septembre, outre quelques femelles ayant pondu, on ne récolte plus que des animaux qui séjournent dans les eaux côtières depuis avril. Ils disparaissent à leur tour en octobre.

Vers la fin d'octobre et en novembre, des animaux de petite taille, à gonades non développées se prennent au chalut. Ces animaux ont certainement passé l'été dans les eaux littorales, mais

n'avaient pu être encore retenus dans les filets. Ils semblent se retirer en décembre.

Pendant ce dernier mois, nous avons recueilli quelques très petits *Octopus* entre 10 et 20 mètres de profondeur. Eux aussi doivent gagner des fonds plus importants puisque nous ne les avons pas retrouvés au début de l'année, aux profondeurs que nous venons d'indiquer.

Les mouvements qu'effectue *Octopus vulgaris* dans la région de Port-Vendres, sont des déplacements verticaux : remontée dans les eaux peu profondes au printemps, descente sur les fonds plus importants en automne et hiver.

Nous pouvons résumer ce qui précède de la manière suivante : en février et mars, des animaux de grande taille mûrs ou en état de maturation avancée, pénètrent dans les eaux côtières. Le but de ce déplacement est la recherche d'un endroit favorable pour déposer les œufs, soit, dans le cas d'*Octopus vulgaris*, la roche littorale. Les mâles précèdent les femelles. Les grands animaux sont suivis à quelques semaines d'intervalle par de plus petits à gonades peu développées.

En juin, on ne rencontre plus de femelles mûres, elles sont en train de pondre ; les mâles séjournent jusqu'en juillet dans les eaux côtières.

Les animaux plus petits, arrivés en mars et avril, restent sur la côte jusqu'en septembre-octobre. Ils descendent ensuite progressivement jusqu'aux fonds de 80 à 100 mètres.

Certains automnes cependant, les plus grands animaux parmi ces derniers ne quittent pas les eaux côtières. Ils y passent tout l'hiver. La descente paraît dépendre en premier lieu de la violence des tempêtes d'Est, assez fréquentes en automne et en hiver dans la Mer Catalane. Si elles sont modérées, seuls les petits animaux se retirent.

## 5. CROISSANCE

Il est relativement facile de suivre la croissance des différents groupes d'âge qui composent la population d'*Octopus vulgaris* au printemps et en été, puisque les animaux aptes à la reproduction se tiennent plus près de la côte que les animaux dont les gonades sont en cours de développement.

Les mâles et les femelles qui arrivent les premiers sur la côte en février mesurent entre 135 et 160 mm (moyennes : 1954 : ♂♂ 150 mm, ♀♀ 145 mm; 1955 : ♂♂ 160 mm, ♀♀ 150 mm; 1958 : ♂♂ 140 mm, ♀♀ 135 mm; 1959 : ♂♂ 150 mm, ♀♀ 140 mm).

En mars, les mâles ont une longueur de 150 à 170 mm, les femelles de 145 à 160 mm. En mai, les premiers mesurent entre 165 et 185 mm, en juin entre 180 et 200 mm. Les femelles ont atteint en juin une longueur de 165 à 175 mm. Elles ont donc grandi de 25 à 30 mm en quatre mois, soit de 6,25 à 7,5 mm par mois. Les mâles passent de 150 à 190 mm (valeurs moyennes); leur taux de croissance s'élève par conséquent à 10 mm par mois.

Les femelles dont les gonades sont en cours de développement et qui apparaissent en mars sur les fonds de 40 à 80 mètres, mesurent entre 90 et 95 mm. Les mâles qui les accompagnent ont une longueur de 90 à 100 mm. En juillet, ces derniers ont atteint 130 à 145 mm; leur taux de croissance s'élève donc à 10 à 11 mm par mois. Les femelles mesurent 100 à 135 mm en juillet, elles ont, par conséquent, grandi de 10 mm par mois. Ces animaux, qui viennent en mars dans les eaux côtières, sont les mêmes que ceux que nous avons trouvés en novembre, lors de leur descente, et qui mesureraient alors 50 mm environ.

Les animaux à gonades non développées qui s'avancent vers la côte fin mars-début avril, mesurent entre 55 et 80 mm (avril 1954 : ♂♂ 69 mm, ♀♀ 80 mm; 1957 : ♂♂ 57 mm, ♀♀ 55 mm; 1958 : ♂♂ 65 mm, ♀♀ 63 mm; 1959 : ♂♂ 60 mm, ♀♀ 62 mm). Il s'agit là probablement des mêmes animaux que ceux observés en décembre (30 mm de longueur) à faible profondeur. En juin, les femelles ont une longueur de 76 à 100 mm, les mâles de 80 à 88 mm. En août finalement, ces derniers mesurent 106 à 110 mm, les femelles 95 à 120 mm (août 1954 : ♂♂ 107 mm, ♀♀ 120 mm; 1957 : ♂♂ 106 mm, ♀♀ 95 mm; 1958 : ♂♂ 108 mm, ♀♀ 105 mm; 1959 : ♂♂ 110 mm, ♀♀ 105 mm).

Jusqu'à une taille d'environ 140 mm, la vitesse de croissance des deux sexes ne diffère pas sensiblement, alors que les grands mâles croissent nettement plus vite que les grandes femelles.

## 6. AGE ET LONGÉVITÉ

Quel âge ont les différents groupes qui arrivent en février, mars et avril dans les eaux côtières? Et quel âge ont les petits animaux que l'on récolte en novembre et décembre dans les eaux peu profondes?

Il est impossible de déterminer l'âge des Céphalopodes de façon directe puisqu'il sont démunis de tout organe susceptible d'être marqué régulièrement par les saisons, voire les années. Nous aurons d'ailleurs à revenir sur ce problème dans la deuxième partie de notre travail.

Mais on peut déduire l'âge de façon indirecte, et cela avec d'autant plus de précision que la période de ponte est plus courte. Outre la durée de la période de ponte, il faut connaître le temps d'incubation. La première, comme nous le verrons par la suite, s'étend pour *Octopus vulgaris* de fin mars à septembre. Le temps qui s'écoule entre le début de la ponte et les premières éclosions (temps d'incubation) varie entre un et deux mois. Les éclosions ont donc lieu de mai à novembre.

Les *Octopus* récoltés en novembre, mesurant alors 50 mm, et que l'on retrouve en mars à une longueur de 95 à 100 mm, proviennent probablement des pontes les plus précoces de l'année dont les éclosions ont eu lieu en mai et juin. En novembre, ils auraient donc entre cinq et six mois. En mars, à un âge variant entre neuf et dix mois, ils mesurent 95 à 100 mm, et en juillet, à 13 mois, ils ont atteint une longueur de 130 à 140 mm.

Les petits *Octopus* qui ont 30 mm en décembre sont nés d'œufs déposés plus tard dans l'année; les éclosions ont dû se produire en août et septembre. En avril, à l'âge de huit mois, ils ont une longueur de 65 à 70 mm. En août, ils mesurent 110 à 120 mm et sont alors âgés de douze mois. A l'âge de 18 mois, en février, ils ont atteint une longueur de 145 à 150 mm. En juin finalement, à l'âge de 22 mois, les femelles mesurent 170 mm, les mâles 190 mm.

Les jeunes *Octopus vulgaris* collectés dans les estomacs de Germons du golfe de Gascogne par J. BOUXIN et R. LEGENDRE (1936) en août et octobre avaient une longueur de 7 à 18 mm. Le plus grand de ces animaux fut trouvé le 1<sup>er</sup> août, un autre, de 16 mm de longueur, le 8 août. Ces deux animaux provenaient sans doute de pontes précoces du printemps (éclosions mai-juin) et ils auraient eu environ 50 mm en novembre, ce qui correspond à la taille des animaux récoltés par nous pendant ce mois.

Dans un récent travail sur le contrôle hormonal de la maturation sexuelle chez *Octopus vulgaris*, J.-M. WELLS et J. WELLS (1959) donnent quelques indications concernant l'âge et le taux de croissance de cette espèce. L'important matériel récolté par les auteurs (251 mâles, 214 femelles) provient de la baie de Naples. J.-M. WELLS et J. WELLS ont travaillé sur des animaux sélectionnés par eux, pesant au moins 200 grammes et ne dépassant pas 1 000 grammes. Ils ont constaté qu'en janvier et février, des animaux de 400-500 grammes (correspondant à une longueur dorsale de 100 mm environ) sont rares, alors que l'on pouvait se procurer

en abondance des animaux de petite taille et de grands animaux pesant plus de 1 000 grammes. Avec ces derniers, il s'agit d'animaux qui viennent à la côte en vue de la ponte.

Les animaux de 500 grammes (correspondant à une longueur de 100 mm), récoltés en été, sont nés l'été précédent; ils sont par conséquent âgés d'un an environ. Les chiffres des auteurs anglais coïncident assez bien avec les nôtres, puisque les Poulpes de la région de Banyuls et de Port-Vendres mesurent 110 à 120 mm en août, à l'âge de 11 à 12 mois.

Des expériences ont prouvé que la croissance d'*Octopus vulgaris* peut être extrêmement rapide sous certaines conditions, par exemple si la nourriture est très abondante (A. NAEF, 1923; S. LO BIANCO, 1909).

Ainsi, A. NAEF a constaté que le poids d'un Poulpe peut doubler en une semaine, s'il est convenablement nourri. L'auteur en conclut qu'il est erroné de penser que les géants parmi les Céphalopodes doivent être très âgés : leur grande taille s'expliquerait par cette croissance très accélérée.

Si on a exagéré l'âge attribué aux grands Céphalopodes, il nous semble cependant probable que le grand Poulpe trouvé par J.-B. VERANY par exemple, qui pesait 25 kg (le plus grand exemplaire recueilli par nous ne pesait que 5,2 kg) était plus âgé que la moyenne de ses congénères. Si l'âge moyen de la population est au moins de deux ans, les individus de grande taille ont quatre ou cinq ans. D'après P. PELSENEER (1933), l'âge maximum d'*Octopus vulgaris* serait de dix ans.

## 7. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

Le plus petit mâle de notre matériel ayant des spermatophores dans la poche de Needham mesurait 65 mm; il fut récolté dans un groupe de jeunes animaux venant à la côte fin mars-début avril.

Cependant, en majorité, les mâles ne sont aptes à la reproduction qu'à partir d'une longueur de 80 à 90 mm. Cette taille correspond à l'âge de 8 à 10 mois environ. J.-M. WELLS et J. WELLS avaient constaté que les plus petits mâles qui cherchaient à s'accoupler, pesaient 300 grammes (= 80 à 90 mm). Le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 50 à 170 mm est indiqué dans le tableau 1 (valeurs moyennes des années 1954-1959).

TABLEAU I

classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres ou vides
50	100,0			100,0				
60	83,3	12,5	4,2	100,0				
70	75,0	25,0		100,0				
80	43,8	24,9	31,3	100,0				
90	18,1	45,6	36,3	77,8	22,2			
100	10,0	20,0	70,0	42,9	42,9	14,2		
110		10,0	90,0	33,3	50,0	16,7		
120		16,7	83,3		60,0	20,0	20,0	
130			100,0			50,0	37,5	12,5
140	25,0		75,0				33,3	66,7
150			100,0					100,0
160			100,0					100,0
170			100,0					100,0

Les mâles mûrs et ceux qui ont des spermatophores en formation sont très fréquents pendant le printemps et l'été. Les animaux pêchés en octobre et novembre ne contiennent pas de spermatophores, les grands ayant épuisé leur réserve, les petits n'ayant encore que des gonades faiblement développées (tableau 3).

La longueur des spermatophores est fonction de la taille du mâle. Cependant, à partir d'une certaine longueur du manteau, la longueur des spermatophores n'augmente plus (tableau 2).

TABLEAU 2

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
65	38	120	60
79	48	135	63
85	50	150	63
90	51	160	64
100	57	165	63
106	56	175	65
115	59	190	65
		215	65

Notons que W. MARCHAND (1913) avait indiqué pour les spermatophores d'*Octopus vulgaris* une longueur de 60 mm, E. G. RACOVITZA (1894) une longueur de 53 mm et M. H. MILNE EDWARDS (1842) de 80 mm.

Le nombre des spermatophores dépend d'une part de la taille de l'animal et d'autre part de l'activité de la reproduction. Avant que celle-ci ne débute, un grand mâle a davantage de spermatophores en réserve qu'un petit. Mais lorsque la période de reproduction atteint sa plus grande intensité, c'est-à-dire d'avril à juin-juillet, la consommation de spermatophores dépasse souvent leur formation. 125 spermatophores est le chiffre maximum trouvé par nous, chez un mâle de 125 mm de longueur dorsale du manteau.

b) Femelles.

La plus petite femelle avec des œufs prêts à être déposés avait une longueur de 130 mm. Elle avait été capturée dans une nasse en mars 1957. La plus petite, avec des œufs de taille moyenne, mesurait 98 mm. Elle se trouvait parmi les animaux qui pénètrent en mars dans les eaux côtières et y sont pêchés par les chalutiers.

Les dernières femelles mûres sont récoltées en août. En septembre, on en prend accidentellement quelques-unes qui ont déposé leurs œufs.

D'octobre à décembre, toutes les femelles capturées avaient des gonades non développées (tableau 3).

TABLEAU 3

Pourcentage des différents stades de maturation des mâles et des femelles pour les mois de février à décembre.

Mois	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres ou vides
II			100,0			50,0	50,0	
III	15,0	20,0	65,0	46,1	16,0	11,1	7,4	19,4
IV	33,3	8,4	58,3	25,0	16,7	8,3	25,0	25,0
V	24,9	8,4	66,7	37,5		12,5	25,0	25,0
VI	17,7	29,4	52,9	14,2	28,6		28,6	28,6
VII	20,0	24,0	56,0	82,4			5,8	11,8
VIII	28,6	14,3	57,1	87,5				12,5
IX	90,0	5,5	4,5	90,0				10,0
X	100,0			100,0				
XI	100,0			100,0				
XII	95,0	5,0		100,0				

D'après J.-M. WELLS et J. WELLS, les femelles qui pèsent moins de 1 000 grammes ne sont pas aptes à la reproduction. Le poids de 1 000 grammes correspond à une longueur du manteau de 120 à 125 mm. Or, la plus petite femelle mûre trouvée dans la Mer Catalane avait une longueur de 130 mm. Là encore, nos résultats coïncident bien avec ceux obtenus par les auteurs anglais à Naples.

Il est certain que les femelles, en majorité, ne pondent que vers la fin de leur deuxième année de vie, entre 20 et 24 mois.

Dans le tableau 4 sont indiqués la longueur dorsale du manteau, le poids total et celui de l'ovaire, ainsi que le diamètre de la glande de l'oviducte de quelques femelles.

TABLEAU 4

Longueur du manteau	Poids total	Poids de l'ovaire	Diamètre de la glande de l'oviducte
mm	gr	gr	mm
175	1 800	108,0	16,2
170	1 515	106,0	
160	1 525	53,0	12,5
147	1 490	62,5	
145	1 480	17,7	8,7
138	1 225	55,0	12,7
135	1 300	34,5	9,6
105	480	0,83	4,6
100	400	0,76	4,2

La glande de l'oviducte devient assez volumineuse chez les femelles mûres. Sa taille dépend essentiellement du degré de maturation, mais également, dans une certaine mesure, de la taille de la femelle.

Les indices de la glande de l'oviducte de quelques femelles figurent dans le tableau 5.

#### B) PÉRIODE DE PONTE

Les indications fournies par la bibliographie et relatives à la période de ponte d'*Octopus vulgaris* sont assez nombreuses. La plus ancienne date d'ARISTOTE. D'après cet auteur, les Poulpes déposent leurs œufs en hiver, l'éclosion ayant lieu au printemps.

TABLEAU 5

Longueur du manteau mm	Indices de la glande de l'oviducte	Stade de maturation
75	2,4	n.m.
80	2,6	n.m.
90	3,3	n.m.
105	4,4	n.m.
112	3,6	n.m.
120	6,5	o.m.
135	7,1	gr.o.
138	9,2	mûre
145	6,0	n.m.
150	9,2	mûre
160	7,8	gr.o.
175	9,3	mûre

A Naples, les *Octopus* pondent en aquarium de mai à août (S. LO BIANCO, 1909; F. S. MONTICELLI, 1921; A. NAEF, 1928).

A Villefranche, on trouve des œufs en mai et juin, dans la zone coralligène (F. RULLIER, 1953, d'après les renseignements de G. TRÉGOUBOFF).

A. PORTMANN (1933) avait obtenu à Banyuls une ponte d'*Octopus vulgaris* à la fin du mois d'août. L'amphore dans laquelle la femelle et les œufs étaient cachés, avait été ramenée par le bateau du Laboratoire.

H. I. HELDT (1948) décrit une ponte déposée au mois d'octobre à Salambo (Tunisie).

La période de ponte semble être la même en Atlantique.

H. LEE (1875) indique le mois de mars pour la Manche, et c'est au cours de ce mois, en 1947, qu'un Poulpe a déposé ses œufs dans l'aquarium de Plymouth (W. J. REES, 1950).

W. A. GARSTANG (1900) rapporte les mois de juin et juillet pour Salcombe (Grande-Bretagne).

W. J. REES et J. R. LUMBY (1954) supposent, d'après la taille des larves trouvées dans la Manche, que la ponte sur la côte française a lieu à partir de mai jusqu'en juillet.

H. J. VEVERS (1961) a observé des pontes en aquarium en mai, août et septembre.

Les pontes décrites par G. E. PICKFORD (1945) provenant des *Octopus vulgaris* de la côte de Floride, avaient été déposées en mars et en août.

Depuis 1955, nous obtenons régulièrement des pontes d'*Octopus vulgaris* dans l'aquarium du Laboratoire Arago. La plus précoce a été trouvée le 9 avril 1957 en nettoyant un bac de l'aquarium public. Elle avait dû être déposée dans les derniers jours de mars. La ponte la plus tardive observée par nous a été ramenée le 23 août 1954 dans une amphore. Le transport a précipité les éclosions qui se seraient normalement produites vers le 26 ou 27 du mois.

La ponte a donc lieu de fin mars jusqu'en août et probablement septembre sur les rivages français et italiens de la Méditerranée.

En Tunisie, et très vraisemblablement dans toute la partie méridionale de la Méditerranée, la période de ponte se prolonge jusqu'en octobre.

Elle comprend donc sept mois pour l'ensemble de cette mer.

### C) PONTE ET COMPORTEMENT DE LA FEMELLE

La durée de la ponte, c'est-à-dire le temps pendant lequel une femelle dépose ses œufs, est au moins de 15 jours et peut aller jusqu'à un mois. Le plus long délai enregistré par nous fut de 34 jours. Cette durée de la ponte semble être déterminée par le nombre des œufs et par la température à laquelle elle se trouve maintenue. Une chute de température pendant la ponte peut arrêter celle-ci totalement pour quelques jours.

Les femelles observées par H. J. VEVERS n'ont pondu que pendant quatre à cinq jours; cependant, l'auteur ne donne pas d'indications relatives à l'importance de la ponte.

Les œufs, de petite taille (longueur 2,3-2,6 mm, largeur 0,9-1,2 mm), sont attachés par leur tige à un filament central et forment ainsi de véritables cordons qui eux sont fixés dans les anfractuosités des rochers, dans les amphores, etc...

Pour inciter nos Poulpes à pondre, nous avons construit des « cachettes » en pierre et ciment. Ces cachettes artificielles sont ouvertes sur deux côtés, permettant ainsi l'observation, et, le cas échéant, le prélèvement des œufs. Toutes les femelles que nous avons eu l'occasion d'observer lors de la ponte et pendant la période où elles couvaient leurs œufs, montraient le comportement décrit par plusieurs auteurs, dont F. S. MONTICELLI (1921), W. K. FISHER (1925), A. NAEF (1928) et tout récemment J. M. WELLS et J. WELLS (1959). Ajoutons que ce comportement avait déjà été vu par ARISTOTE. On peut parler de véritables soins

maternels. La femelle, se plaçant sur, ou le plus souvent, sous ses œufs, les recouvre de ses bras, les nettoie, enlève les algues, en les caressant de l'extrême pointe des bras et les aère en projetant sur eux des jets d'eau vigoureux sortant de l'entonnoir. Elle les défend aussi farouchement.

Les femelles mangent peu ou même ne mangent pas pendant toute la période des soins maternels. Si elles acceptent quelque nourriture, c'est la nuit seulement quand elles se sentent en sécurité.

Beaucoup de femelles meurent peu après l'éclosion des œufs, quelques-unes même pendant qu'elles couvent. D'autres cependant sont encore en bon état une fois les œufs éclos, bien qu'un peu amaigries.

#### D) NOMBRE D'ŒUFS

Il n'existe que peu d'indications précises sur le nombre d'œufs déposés par une femelle. ARISTOTE (*Histoire des Animaux*, Vol. III, Liv. V, chap. XVIII) écrit : « La quantité des œufs est considérable, ils empliraient un vase beaucoup plus grand que la tête (c'est-à-dire le corps) du Polype où ils étaient contenus ».

S. LO BIANCO constatait qu'une femelle pond « un bon nombre » de cordons ovigères.

C'est à H. I. HELDT que nous devons le premier chiffre exact. L'auteur a recueilli 192 cordons, variant entre 4 et 8 cm de longueur et contenant environ 150 œufs par cm. Le nombre total des œufs est estimé à 150.000.

170 cordons, d'une longueur moyenne de 7,5 cm ont été déposés par une femelle qui avait commencé à pondre dans l'aquarium du Laboratoire Arago le 11 mai 1957. Mis bout à bout, ces cordons mesuraient 1 275 cm. Un centimètre contenait 100 œufs. Les cordons étaient donc nettement moins fournis que ceux qu'avait décrits H. I. HELDT. Le nombre total s'élevait à 127.500 œufs. Il s'agissait là d'une ponte relativement petite.

Une ponte de la même importance a été obtenue en juin 1959. La femelle a pondu 232 cordons d'une longueur moyenne de 6 cm. Chaque centimètre contenant 100 œufs, le nombre total était de 138.360.

La ponte du mois de mai 1958 était plus grande; 173 cordons relativement longs (moyenne 10 cm), mais ne contenant que 95 œufs par centimètre, donnaient un total de 164.350 œufs.

La même année, au mois de juin, une femelle a pondu 235.175 œufs dans 290 cordons d'une longueur moyenne de 8,5 cm.

La ponte la plus importante observée par nous était celle du mois de mai 1959 : 396 cordons d'une longueur moyenne de 6,15 cm très serrés (165 œufs par cm, planche 1, b), contenaient 402.000 œufs.

On trouve dans le tableau 6 le nombre de cordons, leur longueur moyenne, le nombre d'œufs par centimètre, ainsi que le nombre total des œufs et la température moyenne du mois qui précède la ponte.

TABLEAU 6

Début de la ponte	Nombre de cordons	Longueur moyenne des cordons	Nombre d'œufs par cm	Nombre total des œufs	Température moyenne
11-5-1957	170	7,5	100	127 500	13°8
13-5-1958	173	10,0	95	164 350	12°4
22-5-1959	396	6,15	165	402 000	14°4
15-6-1958	290	8,5	95	235 175	16°1
25-6-1959	232	6,0	100	138 360	17°9
4-8-1955	310	8,9	95	262 100	22°4

La longueur des cordons est très variable, non seulement si l'on compare différentes pontes mais encore à l'intérieur d'une seule ponte (la fig. a de la planche 1 représente 3 cordons d'une ponte). Cette longueur semble dépendre, en particulier, de la place disponible. Les plus longs cordons étaient collés contre la vitre d'un bac dont l'animal pouvait utiliser toute la hauteur. Les cordons fixés dans les « cachettes » sont plus courts. D'autre part, les premiers déposés sont généralement plus longs que les derniers, alors que la place se restreint.

Mais il apparaît bien qu'un autre facteur intervient encore. En effet, vers la fin de la ponte, les cordons sont de moins en moins fournis et de moins en moins réguliers. Tout se passe comme si la femelle avait des difficultés pour déposer ses derniers œufs.

On admet généralement que l'importance de la ponte, nous le verrons plus loin à propos d'autres espèces, est en relation avec la taille de la femelle pondreuse. Il est certain qu'une petite femelle qui parvient à pondre ne peut contenir la même quantité d'œufs

qu'une très grande. La plus importante de nos pontes a effectivement été fournie par une très grande femelle (longueur dorsale du manteau: 165 mm, poids total un mois après l'éclosion des œufs: 1 910 g). Mais les autres femelles étant toutes de taille sensiblement égale, il faut admettre que l'importance de la ponte dépend d'autres facteurs, au demeurant inconnus.

#### E) FRÉQUENCE DE PONTE

Les Pieuvres ne pondent qu'une seule fois dans l'année, déposant la quasi-totalité de leurs œufs dans un délai de quinze jours à un mois. Des femelles ouvertes après la ponte avaient des ovaires réduits, d'un diamètre de 2 cm environ (les ovaires contenant des œufs mûrs ont un diamètre de 10 à 12 cm) et on y trouve encore quelques œufs mûrs ou dégénérés (100 à 500 environ). Les glandes de l'oviducte ont gardé la taille volumineuse qu'elles avaient atteinte avant la ponte.

Une femelle peut-elle pondre plusieurs fois dans sa vie? Si nous répondions par l'affirmative, cela supposerait tout d'abord que toutes les femelles ne meurent pas après avoir déposé les œufs, comme c'est pourtant souvent le cas chez celles qui ont pondu en aquarium. En outre, il faudrait alors admettre que les femelles vivent au moins trois ans, puisqu'elles pondent pour la première fois à la fin de leur deuxième année. Nous devons laisser cette question en suspens pour le moment. La seule preuve formelle en faveur de l'hypothèse de deux pontes pourrait être fournie par une femelle qui déposerait ses œufs en aquarium pendant deux ans.

#### F) LIEU DE PONTE

Les pontes, nous l'avons vu, sont très rarement trouvées en mer. Cette rareté est apparente. Elle s'explique par la nature de l'endroit choisi pour déposer les œufs. Ce sont les roches littorales, les fonds coralligènes, c'est-à-dire des lieux où la pêche au chalut ne peut s'exercer.

#### G) TEMPS D'INCUBATION

Les indications relatives à la durée du temps d'incubation sont peu nombreuses et assez contradictoires. A. NAEF (1928) a observé que vingt-huit jours se passent entre le début de la ponte et l'éclosion des premiers œufs. A. PORTMANN a vu se produire l'éclosion vingt-cinq jours après le dépôt des œufs.

W. J. REES (1950) et REES et J. R. LUMBY (1954) estiment que le temps d'incubation doit être au moins d'un mois pour la Manche.

H. J. VEVERS indique une durée du temps d'incubation de trente-neuf à quarante-deux jours à des températures moyennes de 22 à 23°C.

La température est le facteur le plus important réglant la vitesse du développement embryonnaire. La durée de vingt-cinq jours, indiquée par A. PORTMANN est le plus court délai constaté pour la région de Banyuls; une période de soixante-cinq jours pour la même région peut être considérée comme maximum.

Le temps d'incubation des différentes pontes conduites jusqu'à l'éclosion et les températures moyennes maxima et minima enregistrées pendant ce temps, sont résumés dans le tableau 7. Nous y indiquons en outre, à titre de comparaison, les résultats obtenus par H. J. VEVERS.

TABLEAU 7

Début de la ponte	Début de l'éclosion	Temps d'incubation jours	Températures			Référence
			Min.	Moy.	Max.	
11-8-1932	4-9	25	24-25° C			PORTMANN
4-8-1955	31-8	28	21 <sup>04</sup>	22 <sup>05</sup>	24 <sup>0</sup>	MANGOLD
8-7-1956	8-8	31	20 <sup>02</sup>	21 <sup>02</sup>	23 <sup>05</sup>	—
25-6-1959	26-7	31	19 <sup>0</sup>	21 <sup>01</sup>	22 <sup>08</sup>	ORELLI et
15-6-1958	25-7	40	15 <sup>06</sup>	18 <sup>02</sup>	22 <sup>0</sup>	MANGOLD
22-5-1959	6-7	46	15 <sup>07</sup>	18 <sup>04</sup>	21 <sup>05</sup>	—
13-5-1958	1-7	49	14 <sup>02</sup>	17 <sup>0</sup>	19 <sup>06</sup>	—
11-5-1957	2-7	52	15 <sup>0</sup>	17 <sup>03</sup>	20 <sup>07</sup>	—
27-4-1959	21-6	55	12 <sup>08</sup>	16 <sup>02</sup>	19 <sup>05</sup>	—
18-4-1959	21-6	65	12 <sup>06</sup>	15 <sup>08</sup>	19 <sup>02</sup>	—
6-9-1957	16-10	41				VEVERS
26-5-1960	3-7	39				—
12-8-1960	23-9	42				—

Pour une température moyenne de 15<sup>08</sup> C, avec un minimum qui ne descendait pas en-dessous de 12<sup>06</sup> C, soixante-cinq jours se sont écoulés entre le début de la ponte et l'éclosion des premières larves. Même à une température moyenne de 18<sup>02</sup> C, le développement embryonnaire durait quarante jours. Il est donc certain que le temps d'incubation d'un mois admis par W. J. REES et J. R. LUMBY est trop court. Les températures indiquées par ces auteurs au moment de l'éclosion des larves oscillaient entre 15 et 17<sup>05</sup> C, et il est permis de penser que ces températures correspondaient

au maximum de celles enregistrées pendant le temps d'incubation. En conséquence, les dates indiquées pour le début des pontes par les auteurs anglais doivent être avancées au moins de quinze jours à un mois.

#### H) LES LARVES

Nous désignons dans le présent travail sous le terme de « larves » les jeunes animaux qui viennent de quitter l'œuf. Dans un chapitre ultérieur, nous aurons à discuter dans quelle mesure le terme de « larves » est justifié.

Les animaux fraîchement éclos nagent activement dans l'aquarium. Ils sont très nettement attirés par la lumière et se trouvent toujours du côté le plus éclairé du bac.

Nous n'avons pas encore réussi à élever de jeunes *Octopus vulgaris* en aquarium, et, à notre connaissance, personne n'est arrivé à les faire vivre au-delà de quelques jours. A partir du quatrième ou cinquième jour, les larves se posent sur le sol et meurent deux ou trois jours plus tard. Ce délai, correspondrait-il à la durée de la phase planctonique ?

Il est généralement admis que chez les Céphalopodes qui ont des œufs de petite taille, les larves parcourent une phase planctonique plus longue que celles issues d'œufs de grande taille. Ces dernières adopteraient très rapidement, ou même immédiatement après l'éclosion le mode de vie des animaux adultes. La durée de la phase pélagique n'a d'importance que dans la mesure où les modes de vie des jeunes et des adultes sont réellement différents, c'est-à-dire si les adultes mènent une vie benthique, comme c'est justement le cas pour *Octopus vulgaris*.

Les œufs de cette espèce figurent parmi les plus petits. De nombreux auteurs supposent donc que la vie planctonique des larves d'*Octopus vulgaris* dure assez longtemps. D'autres cependant, et parmi eux A. PORTMANN et F. RULLIER, pensent que les animaux éclos adoptent assez rapidement la vie rampante des adultes et que la phase planctonique est pratiquement nulle ou tout au moins négligeable.

Plusieurs auteurs font valoir l'extrême rareté des larves trouvées dans le plancton, et notamment A. NAEF pour la région de Naples.

A Villefranche, les larves sont également très rares sinon absentes (F. RULLIER, d'après G. TRÉGOUBOFF). Par contre, de jeunes animaux de 2 cm de longueur totale sont parfois pris dans les prairies de Posidonies par 15 mètres de fond (F. RULLIER).

A Marseille, pendant trois années de pêche planctonique régulière, une seule larve a été recueillie (F. RULLIER).

Une seule larve est connue de la côte atlantique française, capturée en juillet 1952 et décrite par F. RULLIER.

A Plymouth, des milliers de pêches planctoniques effectuées par le Laboratoire n'ont jamais ramené une seule larve d'*Octopus vulgaris*.

Par contre, pendant trois étés consécutifs, de jeunes *Octopus vulgaris* ont été trouvés dans la Manche; ils se rencontraient de juillet à septembre, avec un maximum en août (W. J. REES; W. J. REES et J. R. LUMBY). Au total, 100 à 200 larves ont été récoltées. La plus grande mesurait 6 mm de longueur ventrale du manteau, elle devait avoir, d'après les auteurs anglais, entre deux et trois mois. Les larves provenaient de pontes déposées sur la côte française de la Manche et elles ont été entraînées par les courants vers les côtes anglaises.

Les jeunes *Octopus vulgaris* (Md = 6,5-18 mm) trouvés dans les estomacs de Germons dans le golfe de Gascogne, assez loin de la côte (J. BOUXIN et R. LEGENDRE, 1936) sont également en faveur d'une phase planctonique assez prolongée.

G. L. VOSS a récolté des larves d'*Octopus vulgaris* dans la partie méridionale du Gulf-Stream, le courant de Floride, au-dessus de fonds de 300 à 400 mètres. Il écrit dans l'ouvrage de F. LANE (1957) « Kingdom of the Octopus », p. 119 : « The larvae of *Octopus vulgaris* are definitely planktonic in the early stages, only settling out and dropping to the bottom much later on. As is usual with so many larvae, they also seem to have the ability to delay their settling out time for a considerable period of time if unsuitable terrain is present ».

Le navire belge « Mercator » a pêché une larve d'*Octopus vulgaris* en haute mer, au large de la côte atlantique de l'Amérique du Sud (W. ADAM, 1937). Il s'agit d'une prise nocturne et la larve se tenait en surface.

L'expédition danoise dans la Méditerranée et les mers adjacentes (1908-1910) a également ramené un certain nombre de larves d'*Octopus vulgaris* (E. DEGNER, 1925). Dans trois stations différentes de la Manche, 38 larves ont été capturées. Dans trois stations méditerranéennes, 3 larves seulement ont été prises. L'une d'elles se trouvait à 17 km de la côte (13 km de l'isobathe de 200 mètres) au-dessus d'un fond de 1.103 mètres. Toutes les autres se tenaient près de la côte.

Tous ces travaux consacrés à la vie postembryonnaire d'*Octopus vulgaris* dans différentes régions du monde suggèrent que la

phase planctonique des *Octopus* atlantiques est de toute manière plus longue que celle des *Octopus* méditerranéens. La presque totalité des larves a été récoltée en Atlantique (Manche, Floride). Nos propres recherches confirment la rareté des larves méditerranéennes.

Nous avons fait pendant quatre ans des récoltes de plancton et tout particulièrement au moment et aux endroits de la ponte, c'est-à-dire au-dessus du coralligène et de la roche littorale. Nous n'avons jamais trouvé une seule larve de Pieuvre. Depuis trois ans, des pêches planctoniques quotidiennes, de jour et surtout de nuit, à plusieurs profondeurs et dans des zones qui se situent entre 20 mètres et quelques milles de la côte, sont effectuées par R. MIZOULE, collaborateur technique au Laboratoire Arago. Ce n'est qu'une seule fois, le 26 juillet 1959 que R. MIZOULE a ramené 4 larves d'*Octopus vulgaris*, récoltées au-dessus de l'herbier de Posidonies dans la baie de Banyuls, à une dizaine de mètres (1). Le filet avait été promené juste au-dessus des feuilles. Ces larves étaient âgées de huit à quinze jours environ. Elles se trouvaient à l'endroit même où plus tard dans l'année, en décembre, de jeunes animaux de 30 mm de longueur ont été pris.

Le résultat négatif de toutes les pêches planctoniques et le fait que les seules larves connues de Banyuls aient été capturées non pas en eaux libres, mais juste au-dessus des herbiers de Posidonies sont des arguments en faveur d'une phase planctonique très courte (2).

---

(1) Nous remercions vivement M. MIZOULE pour les recherches qui ont abouti à cette importante récolte.

(2) Le 2 et le 6 août 1962, une vingtaine de larves de notre espèce ont été récoltées par 50 m de profondeur, au-dessus de fonds de 70 m, à un demi-mille de la côte, mais ces larves étaient âgées au plus d'une semaine.



## II. — OCTOPUS SALUTII VERANY

### I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Méditerranée.*

*Octopus salutii* est seulement connu de la partie occidentale de la Méditerranée (J.-B. VERANY, 1837; G. JATTA, 1896; A. NAEF, 1923; K. WIRZ, 1958).

#### *Mer Catalane.*

Assez commun (E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Octopus salutii* habite les fonds vaseux et sablo-vaseux de l'étage circalittoral et les fonds supérieurs de l'étage bathyal.

La limite supérieure de son aire de répartition coïncide avec la limite inférieure de celle d'*Octopus vulgaris*.

J.-B. VERANY, qui a découvert l'espèce, rapporte qu'elle vit dans les grandes profondeurs. D'après MAGAZ (1934), *Octopus salutii* est une espèce très rare qui habite les fonds vaseux à partir de 100 mètres environ.

Les animaux étudiés par nous ont été récoltés entre 70 et 400 mètres.

L'espèce montre cependant, au moins dans la région de pêche de Port-Vendres et de Rosas, une nette préférence pour les fonds de (100) 120 à 250 (300) mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

200 femelles et 192 mâles, provenant de Rosas et de Port-Vendres ont été examinés.

*Octopus salutii* est caractérisé par une ligule particulièrement développée, beaucoup plus longue que celles des autres Octopodidés méditerranéens. Nous en donnerons les mesures dans le chapitre consacré à la reproduction.

Le plus grand mâle et la plus grande femelle avaient une longueur de 120 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE, CROISSANCE ET AGE

Bien qu'*Octopus salutii* soit moins rare que ne le pensaient G. JATTA et G. C. ROBSON, nous ne pouvons faire, à l'heure actuelle, que quelques remarques concernant sa biologie.

L'espèce est présente toute l'année sur des fonds de 100 à 300 (400) mètres. Elle est assez régulièrement ramenée par les chalutiers de Rosas et ceux de Port-Vendres qui travaillent au large. Il est cependant malaisé d'évaluer la véritable fréquence d'une espèce qui est considérée comme peu comestible dans ces deux ports de pêche.

En février nous avons récolté des animaux de taille moyenne. Les mâles sont en état de maturation avancée, quelques-uns ont des spermatophores dans la poche de Needham. Les femelles ont des œufs petits ou très petits.

Nous distinguons pour les œufs d'*Octopus salutii* les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 1,5 mm
petits œufs .....	1,6- 3,0
œufs moyens .....	3,1- 4,5
grands œufs .....	4,6- 6,0

En mars, des animaux de taille différente ont été pris; les mâles offrent tous les stades de maturation, les femelles les plus avancées ont de petits œufs.

Les mâles capturés en avril et mai sont en majorité aptes à la reproduction. Les femelles, en dépit de leur taille respectable, n'ont toujours que des œufs peu développés.

En juin et juillet, les mâles sont tous mûrs. Les femelles ont, à cette époque, des œufs moyens et grands. Pendant le dernier mois, on récolte en outre des animaux juvéniles des deux sexes.

Les femelles deviennent plus rares en août. En septembre et octobre, les grandes ont disparu des fonds de pêche.

Des mâles sont pris pendant tout l'automne, la plupart ayant encore des spermatophores dans la poche de Needham; quelques-uns ont épuisé leur réserve.

A côté des mâles de grande taille, on récolte des animaux jeunes à gonades non développées qui, à partir de novembre, deviennent plus nombreux et remplacent en hiver les adultes sur les fonds de pêche habituels.

Les indications concernant la croissance se rapportent aux années 1958/1959.

Les petites femelles prises en novembre mesurent 63 mm. En février, elles ont une longueur de 80 mm, 86<sup>2</sup> mm en mars, 92<sup>1</sup> mm en avril, 97 mm en mai et 100 mm en juin. Des femelles plus grandes,

également à gonades non développées, pêchées en novembre, passent de 85 mm à 100 mm en février et à 115 mm en juin.

Le taux de croissance des plus petites serait donc de 37 mm en 7 mois, soit de 5,3 mm par mois. D'avril à juin, elles grandissent de 4 mm par mois, alors que de novembre à avril la croissance est de 29 mm, soit de 5,8 mm par mois. Pendant la même période (novembre-juin), les grandes femelles croissent de 30 mm, soit de 4,3 mm par mois.

Les mâles mesurent 68 mm en novembre et 86 mm en mars. Leur taux de croissance s'élève à 4,5 mm par mois. Il est donc légèrement inférieur à celui des petites femelles durant la même période.

D'après l'état des œufs ovariens et l'absence, dans les chaluts, de femelles à œufs très avancés en automne, la période de ponte doit se situer entre juin et septembre (octobre). Le temps d'incubation ne dépasse probablement pas deux mois. Les éclosions auraient lieu d'août à novembre-décembre.

Les *Octopus salutii* de petite taille pêchés en novembre auraient donc entre 11 et 16 mois. Mâles et femelles n'atteindraient la maturité sexuelle que dans leur deuxième année d'existence.

## 5. REPRODUCTION

### MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

La formation des spermatophores commence chez les mâles qui ont dépassé 50 mm. Les plus précoces ayant des spermatophores dans la poche de Needham, appartiennent à la classe de 60 mm. Le tableau 8 donne le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 40 à 120 mm (valeurs moyennes des années 1957 à 1959).

TABLEAU 8

Classe mm	mâles n.m.	Spf.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.
40	100,0			100,0			
50	100,0			100,0			
60	60,0	30,0	10,0	80,0	20,0		
70	44,4	11,2	44,4	40,0	60,0		
80		18,2	81,8	10,0	70,0	10,0	10,0
90	14,3		85,7	7,1	71,4	14,4	7,1
100			100,0			55,6	44,4
110			100,0			50,0	50,0
120			100,0		50,0		50,0

Des mâles mûrs se trouvent de février à octobre, avec, cependant, un net maximum en juin-juillet. Les mâles récoltés en novembre et décembre ont des gonades non développées; chez les plus avancés, la formation des spermatophores débute en décembre.

Les spermatophores sont grands. Leur longueur dépend de la taille du mâle.

Les différences dans la longueur des spermatophores sont importantes et bien plus grandes que chez toutes les autres espèces que nous avons eu l'occasion d'examiner. La ligule est très développée.

Le tableau 9 donne la longueur des spermatophores et de la ligule ainsi que l'index de cette dernière.

TABEAU 9

Longueur du manteau	Longueur des spermatophores	Longueur de la ligule	Index de la ligule	Stade de maturation
mm	mm	mm		
54		19	8,6	non mûr
58	39	27	10,6	
65	44			sp. en formation sp.
73	48	38	10,8	
75		46	10,7	
75		50	13,9	
76	48	49	11,7	
77	47	49	12,2	
80	50			
82	51	42	10,0	
85	60	50	12,5	
88	60	52	13,3	
90	62	55	10,2	
92	65			
93	66	68	14,5	
95	66	68	12,6	
104	70			
110	74	93	16,0	

Le plus grand nombre de spermatophores recueillis dans la poche de Needham d'un mâle de 95 mm était de 45.

b) Femelles.

A une longueur de 60 mm, les femelles les plus précoces ont de petits œufs. A 80 mm, quelques-unes ont déjà de grands œufs. Mais on trouve parmi les grandes, et même les très grandes, un certain nombre d'individus à gonades non développées ou avec

des petits œufs. Au printemps, aucune femelle quelle que soit sa taille, n'a des œufs d'un stade avancé, alors qu'en été, des femelles relativement petites s'approchent de la maturité. Les femelles pondeuses sont donc de taille très variée (tableau 8). Les femelles vraiment mûres, à œufs lisses, ainsi que leurs pontes sont inconnues.

La glande de l'oviducte n'est pas très volumineuse. Les indices varient entre 4,9 et 6,6.



### III. — PTEROCTOPUS TETRACIRRHUS

(DELLE CHIAJE)

#### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

*Atlantique Nord oriental.*

Iles des Açores (L. JOUBIN, 1900), îles du Cap-Vert (H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906).

*Atlantique Sud.*

Côte africaine (W. ADAM, 1952).

*Atlantique occidentale.*

Floride, Cuba, Mexique (G. L. VOSS, 1954, 1955, 1956).

*Méditerranée.*

Tout le bassin occidental.

*Mer Catalane.*

Assez commun (E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

#### 2. HABITAT

*Pteroctopus tetracirrhus* habite les fonds vaseux du système bathyal. Il ne remonte qu'exceptionnellement au-dessus de 200 mètres. La limite inférieure de son aire de répartition se situe environ à 700 mètres; cependant à partir de 600 mètres, les captures sont peu nombreuses.

Les exemplaires des eaux côtières africaines proviennent de 290-390 mètres, ceux du golfe du Mexique et de Cuba de 350-680 mètres. Sur la côte Est de Floride, toutefois, l'espèce semble préférer des fonds moins importants; elle a été récoltée entre 70 et 90 mètres.

Sur la côte algérienne, R. DIEUZEIDE l'a trouvée entre 400 et 750 mètres.

Dans la Mer Catalane, *Pteroctopus tetracirrhus* a été récolté entre 110 et 620 mètres.

#### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

450 animaux parmi lesquels les mâles sont un peu plus nombreux que les femelles ont été examinés. La majeure partie vient des chalutiers de Rosas, quelques-uns ont été pêchés par ceux de Port-Vendres, par le bateau du Laboratoire Arago et par le « Président Théodore-Tissier » lors de sa croisière dans le golfe du Lion (octobre-novembre 1958). Le plus grand mâle mesurait 107 mm, la plus grande femelle 132 mm.

#### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE, CROISSANCE ET AGE

*Pteroctopus tetracirrhus* est bien moins rare que ne le croyait A. NAEF. Cependant, le matériel actuellement à notre disposition ne permet que quelques indications préliminaires sur la biologie de cette espèce.

Elle est présente en toutes saisons sur les fonds vaseux compris entre (150) 300 et 500 (600) mètres. Ceci est valable pour les mâles, alors que les femelles proches de la maturité sexuelle semblent s'évader de cette zone accessible à la pêche.

En mars, nous avons récolté des mâles et des femelles de taille moyenne, à gonades non développées. En avril, on prend de nombreux mâles qui ne sont pas encore mûrs, alors que chez quelques-uns, la formation des spermatophores a commencé. Les femelles, relativement grandes, ont de tout petits œufs.

Les tailles d'œufs que nous distinguons chez *Pteroctopus tetracirrhus* sont les suivantes :

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

Les mâles deviennent particulièrement nombreux en mai, et comme au mois d'avril, la majorité n'est pas encore apte à la reproduction. Les femelles les plus précoces ont des œufs moyens et exceptionnellement de grands œufs. Ces femelles en état de maturation avancée disparaissent en juin. On récolte seulement des échantillons de taille moyenne avec de petits œufs. Les mâles capturés pendant ce mois sont en majorité mûrs.

En juillet, août et septembre, tous les mâles ramenés sont aptes à la reproduction. Les femelles récoltées en juillet et août sont de taille et de stade assez différents. En août 1960, nous avons eu entre les mains, pour la première fois, des femelles presque mûres, toutes de très grande taille. En septembre et octobre, aucune femelle n'a été prise. Ces derniers mois, les mâles qui ont épuisé toute la réserve de spermatophores, ne sont pas rares. En novembre et décembre, alors que l'on récolte encore quelques grands mâles isolés, de jeunes animaux à gonades réduites font leur apparition dans les chaluts.

Les indications concernant la croissance (et que, de toute évidence, il ne faut pas considérer comme valeurs certaines), se rapportent aux années 1958-1960, où les récoltes ont été relativement régulières. Les jeunes mâles pris en novembre 1958



Les spermatophores de *Pteroctopus tetracirrhus* sont très grands, leur longueur dépend, dans une certaine mesure, de la taille du mâle (tableau II).

TABLEAU II

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
75	64	95	75
80	70	99	75
87	72	103	76
90	73	107	77
		107	83

W. ADAM (1952) a trouvé des spermatophores mesurant 60-70 mm chez un mâle de 57 mm de longueur.

Il semble que les mâles africains mûrissent plus vite que ceux de la Méditerranée, où, au-dessous de 70 mm, aucun mâle n'est apte à la reproduction.

Le plus grand nombre de spermatophores trouvés chez *Pteroctopus tetracirrhus* était de 5.

b) Femelles.

Des femelles mûres à œufs lisses n'ont jamais été récoltées. Les plus avancées avaient des œufs de 8 mm (planche I, d). Elles doivent se retirer des fonds chalutables au moment de la ponte, en quête d'un support pour attacher les œufs (substrat dur à grands coraux blancs ?), bien que leur biotope habituel ne soit pas dépourvu de formes sessiles où les œufs pourraient être déposés.

Jusqu'à 60 mm, toutes les femelles ont des ovaires non développés (diamètre 10 à 12 mm). A 70 mm, une partie des femelles a de petits œufs et à 80 mm, quelques-unes ont des œufs moyens (tableau 10).

La ponte est inconnue.

## IV. — SCAEURGUS UNICIRRHUS (ORBIGNY)

### I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### A) ADULTES

##### *Pacifique.*

Iles Hawaii (S. S. BERRY, 1913, 1914), Japon (M. SASAKI, 1920, 1929).

##### *Océan Indien.*

Deux exemplaires signalés par G. C. ROBSON (1921).

##### *Atlantique Nord occidental.*

Floride et Cuba (G. L. VOSS, 1951, 1955).

##### *Méditerranée.*

Nice et Gênes (J.-B. VERANY, 1851), Naples (G. JATTA, 1896; A. NAEF, 1923), Corse, côtes algérienne et tunisienne (récoltes du « Président Théodore-Tissier », 1958, 1960).

##### *Mer Catalane.*

Rare (E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

#### B) STADES MACROTRITOPUS (W. J. REES, 1954)

##### *Atlantique Nord occidental.*

Floride (S. S. BERRY, 1920, sous le nom de *Polypus scorpio*; G. L. VOSS, 1951).

Ouest des Antilles (G. L. VOSS, 1958).

Cuba et au large de la Guyane (Expédition du « Dana », 1920-1922; sous le nom de *Macrotritopus danae* : L. JOUBIN et G. C. ROBSON, 1929).

Nouvelle Écosse (A. E. VERRIL, 1884; sous le nom d'*Octopus equivocus*. La larve a été entraînée par les courants loin de l'habitat des adultes).

##### *Atlantique orientale.*

Côte africaine entre 30° N et 5° S (Expédition de la « Discovery »; larves décrites par G. C. ROBSON, 1929, sous le nom de *Macrotritopus kempfi*).

##### *Méditerranée occidentale.*

Larves récoltées par le « Dana » entre Alger et les Baléares (*Macrotritopus danae*).

##### *Méditerranée orientale.*

Larves prises par la « Danish Oceanographical Expedition », 1908-1910, décrites par E. DEGNER, 1925.

## 2. SYNONYMIE DE L'ESPÈCE

Dans le paragraphe précédent, nous avons considéré séparément les animaux adultes et leurs stades juvéniles, alors que chez les autres Octopodidés, nous n'avons pas tenu compte des larves et de leur distribution. Le cas de *Scaevurgus unicolorrhus* est particulier. Non seulement les auteurs n'ont pas su, pendant très longtemps, rattacher ces larves à un Octopode connu, mais encore, ils ont fait de chaque stade et des animaux trouvés à différents endroits, des espèces distinctes.

Ce n'est qu'en 1954 que W. J. REES a démontré que les différentes larves, considérées comme espèces particulières, n'étaient que des stades de croissance d'une unique espèce, laquelle est identique à *Scaevurgus unicolorrhus*. Il nous paraît donc utile de donner la synonymie de l'espèce (d'après W. J. REES, 1954).

*Scaevurgus unicolorrhus* (Delle Chiaje).

*Octopus gracilis*, Verrill, 1884, p. 236, non Eydoux et Soulevet, 1852, p. 13.

*Macrotritopus gracilis*, Grimpe, 1922.

*Macrotritopus equivocus*, Robson, 1929 a, p. 311.

*Octopus (Macrotritopus) equivocus*, Robson, 1929 b, p. 169.

*Octopus (Macrotritopus) equivoca*, Joubin et Robson, 1929, p. 93; Joubin, 1937, p. 34.

*Polypus scorpio*, Berry, 1920, p. 299.

*Octopus (Macrotritopus) scorpio*, Robson, 1929 b, p. 169; Joubin et Robson, 1929, p. 93.

*Macrotritopus kempfi*, Robson, 1929 a, p. 311.

*Octopus (Macrotritopus) kempfi*, Robson, 1929 b, p. 170.

*Octopus (Macrotritopus) danae*, Joubin et Robson, 1929, p. 87; Joubin, 1937, p. 33.

*Macrotritopus* sp., Joubin, 1937, p. 36.

*Scaevurgus* (Troschel sp. juv.), Degner, 1925, p. 79.

## 3. HABITAT

*Scaevurgus unicolorrhus* habite l'étage inférieur du système littoral et surtout les fonds supérieurs du bathyal.

G. JATTA a trouvé cette espèce entre 30 et 60 mètres, plus rarement jusqu'à 100 mètres de profondeur, toujours sur des fonds vaseux. E. MORALES en a récolté quatre exemplaires sur des fonds n'excédant pas 115 mètres, en compagnie d'*Eledone cirrosa*.

Les *Scaevurgus unicolorrhus* des eaux de la Corse, recueillis par le « Président Théodore-Tissier » proviennent de fonds de 335 à 800 mètres. Ceux des côtes algérienne et tunisienne ont été récoltés, par le même bateau, entre 250 et 450 mètres.

Les animaux signalés de Cuba se trouvaient entre 170 et 428 mètres. Ceux de Floride ont été pris sur des fonds de sable coquillier et de vase entre 75 et 158 mètres.

Nos exemplaires de la côte catalane ont été recueillis sur le détritique du large et la vase profonde, entre 100 et 350 mètres.

Les larves (stades *Macrotritopus*) montrent une préférence pour les eaux superficielles de 0 à 200 mètres. Très peu ont été prises dans des couches plus profondes. Elles se tiennent souvent au-dessus de fonds importants.

#### 4. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés, 23 mâles et 31 femelles, proviennent de Rosas et du large de Port-Vendres (« Professeur Lacaze-Duthiers »). Nous n'avons pas récolté de stades *Macrotritopus*. Le plus grand mâle mesurait 56 mm, la plus grande femelle 118 mm.

#### 5. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Scaevrgus unicolor* est une espèce rare, récoltée accidentellement, mais qui, de temps en temps, apparaît en nombre plus important sur les fonds chabutables compris entre 100 et 400 mètres environ.

J. B. VERANY avait déjà remarqué ces apparitions irrégulières de l'espèce; il supposait que les animaux s'approchent de la côte pendant l'été en vue de la ponte, ce qui ne semble pas être le cas dans la Mer Catalane.

Nos animaux ont été récoltés en août 1953, en septembre 1955, et en mars et mai 1957. En outre nous avons noté leur présence en mars 1959 et en août 1960.

#### 6. REPRODUCTION

##### A) MATURATION SEXUELLE

##### a) Mâles.

Les mâles sont aptes à la reproduction à partir d'une longueur de 50 mm.

La longueur des spermatophores varie entre 48 et 51 mm (taille des mâles 48-56 mm).

##### b) Femelles.

Nos plus grandes femelles mesuraient 116 et 118 mm et contenaient des œufs de 2,0 mm. Bien que ces œufs ne fussent pas lisses, et par conséquent pas prêts à être déposés, il est fort probable que la longueur de 2,0 mm correspond à la taille des œufs mûrs. Les femelles appartenant aux classes de 80 et 90 mm avaient des œufs d'environ 1 mm; chez les femelles plus petites, les ovaires étaient à peine développés.

##### B) PÉRIODE DE PONTE

La ponte de *Scaevrgus unicolor* est inconnue. Les femelles de grande taille ayant des œufs de 2 mm, ont été récoltées début août. Il est possible qu'elles aient pondu à la fin du même mois et en septembre. W. J. REES (1954) a tenté de fixer la période de la

ponte d'après la présence des larves dans le plancton. Il faut cependant préciser que les différentes expéditions qui ont ramené des stades *Macrotritopus* ne s'étendaient pas à une année entière. En Méditerranée, des prises de plancton ont été seulement effectuées en septembre-octobre, décembre-février et juin-septembre. Elles étaient positives en août et septembre. En admettant un temps d'incubation d'un à deux mois, la période de ponte débute-rait en juin et s'étirerait jusqu'en août. Les animaux provenant des pontes précoces abandonneraient, toujours selon W. J. REES, la vie planctonique en septembre.

Dans les eaux tropicales et subtropicales de l'Atlantique, la période de ponte semble s'étendre à toute l'année.

## 2. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles

Les mâles sont aptes à la reproduction à partir d'une longueur de 20 mm. La longueur des spermatozoïdes varie entre 48 et 51 mm (taille des mâles 48-50 mm).

#### b) Femelles

Nos plus grandes femelles mesuraient 116 et 118 mm et contenaient des œufs de 2,0 mm. Bien que ces œufs ne fussent pas libérés, et par conséquent pas prêts à être déposés, il est probable que la longueur de 2,0 mm correspond à la taille des œufs mûrs. Les femelles appartenant aux classes de 80 et 90 mm avaient un œuf d'environ 1 mm; chez les femelles plus petites, les œufs étaient à peine développés.

### B) PÉRIODE DE PONTE

La ponte de *Macrotritopus* n'a jamais été observée. Les femelles de grande taille ayant des œufs de 2 mm, ont été récoltées début août. Il est possible qu'elles soient prêtes à la fin du même mois et en septembre. W. J. REES (1954) a tenté de fixer la période de la

## V. — BATHYPOLYPUS SPONSALIS

(P. et H. FISCHER)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

*Atlantique Nord oriental.*

Iles du Cap-Vert (P. et H. FISCHER, 1892; H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906).

Côte du Sénégal (W. ADAM, 1960).

*Méditerranée.*

Bassin occidental. (K. WIRZ, 1954, 1955; R. DIEUZEIDE, 1955, 1957, 1960; L. ROSSI, 1958).

*Mer Catalane.*

Commun (K. WIRZ, 1955, 1958; E. MORALES, 1958).

### 2. HABITAT

*Bathypolypus sponsalis* affectionne les fonds vaseux de l'étage bathyal.

Les exemplaires des îles du Cap-Vert viennent d'une profondeur de 830 à 930 mètres. Les deux mâles décrits par ADAM ont été récoltés entre 600 et 800 mètres.

En Méditerranée, l'espèce se trouve entre 200 et 1 000 mètres, mais surtout entre 400 à 700 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Près de 800 exemplaires, parmi lesquels les femelles sont plus nombreuses que les mâles, ont été examinés par nous. Les animaux proviennent en majeure partie des chalutiers de Rosas, quelques-uns ont été pris par ceux de Port-Vendres, ainsi que par le « Président Théodore-Tissier » lors de sa campagne dans la Mer Catalane (1958).

La plus grande femelle avait une longueur de 95 mm, le plus grand mâle mesurait 78 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Bathypolypus sponsalis* est ramené toute l'année des fonds de 200 à 700 mètres par les chalutiers de Rosas. Il se rencontre également sur des fonds plus importants, mais il affectionne surtout les fonds de 400 à 700 mètres.

De février à mars, les chalutiers prennent des animaux de taille moyenne et grande. A partir de mai, les grandes femelles deviennent rares. Pendant ce même mois, de petits mâles sont pêchés en quantité considérable. Les femelles ramenées entre juin et août sont de taille moyenne; ce n'est qu'en septembre et octobre que de très grands exemplaires se trouvent de nouveau dans les chaluts.

D'autre part, d'août à décembre, on récolte surtout des animaux à gonades non développées; ils sont particulièrement nombreux en octobre et novembre.

## 5. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

Les indications relatives à la croissance se rapportent aux années 1957-1959.

En février, les femelles de taille moyenne ont une longueur de 56 mm (50-61). En mars, elles mesurent 63 mm (59-66). Les grandes femelles prises pendant ce mois ont une longueur de 80 mm (78-83), elles ont atteint 85 mm (80-89) en avril. Les plus petites, récoltées en mars, mesurent 40 mm (34-45); en mai, elles ont 58 mm (55-64). Les plus grandes croissent donc de 5 mm en un mois, les moyennes de 7 mm et les plus petites de 18 mm en deux mois.

Fin mai, les très grandes femelles disparaissent; en juin, celles de taille moyenne et grande se font également rares. Nous ne pouvons donc pas suivre les animaux du printemps au-delà de mai.

Des femelles plus jeunes, mesurant 45 mm (40-50) en juin ont atteint 73 mm (67-80) en octobre. De jeunes femelles de 40 mm (37-43) en août mesurent 68 mm (64-73) en décembre. De très jeunes femelles enfin, d'une longueur de 29 mm (28-32) en octobre, ont 45 mm (42-48) en décembre.

Le taux de croissance mensuelle est donc de 7 mm pour les deux premiers groupes et de 8 mm pour le troisième.

Les mâles pris en février mesurent 47 mm (42-51) et 55 mm (50-60) en avril. Leur croissance est de 4 mm par mois. Les jeunes mâles qui apparaissent en mai ont une longueur de 39 mm (36-43); en octobre, ils mesurent 65 mm (60-70). Ils grandissent donc de 26 mm en 5 mois, soit de 5,2 mm par mois. Les très jeunes passent de 22 mm (18-21) en septembre à 38 mm (34-43) en novembre.

Les femelles croissent plus vite que les mâles, les jeunes des deux sexes plus vite que les animaux âgés.

Le taux de croissance des grandes femelles est de 5-6 mm par mois, celui des femelles de taille moyenne de 6 à 8 mm. Les petites grandissent de 8 à 9 mm par mois.

Les grands mâles croissent de 4 mm par mois, ceux de taille moyenne de 5 mm et les petits de 8 mm.

La détermination de l'âge des différents groupes est peu aisée en raison d'une période de ponte longue. Celle-ci, en effet, doit durer d'avril à octobre, d'après l'état des gonades femelles.

Etant donnée la très grande taille des œufs de *Bathypolypus*, il faut admettre un temps d'incubation de deux à quatre mois. Les éclosions auront lieu de juin à février. La longueur des animaux fraîchement éclos doit être de 7 à 8 mm.

Il est probable que les très jeunes animaux pris en août-novembre proviennent des premières éclosions de la même année; ils sont âgés, par conséquent, de trois mois en moyenne. Les femelles qui mesurent 45 mm en décembre se retrouvent en février, à une longueur de 56 mm, âgées alors de sept mois.

Les animaux de taille relativement petite, pêchés dès mars, proviennent des pontes tardives de l'année précédente; ils ont environ six mois. Les petits mâles qui apparaissent en mai, sont probablement les derniers éclos de ces pontes, et seraient âgés, par conséquent, de cinq mois.

Les très grandes femelles de mars et avril doivent avoir un an de plus que ces mâles.

Si nos estimations sont justes, les femelles d'une longueur de 60 mm environ, ont un âge compris entre sept et neuf mois. Celles qui ont cette taille en février-mars sont donc nées en juin-juillet, les femelles du mois de mai (59 mm) en août-octobre.

Les femelles de 80 à 85 mm sont âgées de 14 ou 15 mois.

Les mâles mesurent 60 à 70 mm à l'âge d'un an.

Les mâles atteignent donc au moins l'âge d'un an et probablement de quatorze à quinze mois. Ils sont aptes à la reproduction à partir de neuf à dix mois.

Les femelles ont sans doute une plus grande longévité (16 à 18 mois). Elles pondent dans la deuxième année de leur vie. Celles issues de pontes du printemps et de l'été déposent leurs œufs en été et automne de l'année suivante. Les femelles nées en hiver pondront au printemps et en été de l'année suivante.

## 6. REPRODUCTION

### a) Mâles.

Les plus petits mâles avec des spermatophores dans la poche de Needham appartiennent à la classe de 30 mm. Le tableau 12

donne le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 20 à 90 mm.

TABLEAU 12

Classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
20	100,0			100,0				
30	36,1	56,5	7,4	100,0				
40	12,5	25,0	62,5	92,0	8,0			
50		33,3	66,7	33,3	33,3	33,3		
60		33,3	66,7	3,4	29,4	34,3	29,5	3,4
70			100,0		25,0	25,0	31,3	18,7
80					40,0	20,0	20,0	20,0
90						25,0	25,0	50,0

Nous avons récolté des mâles mûrs pendant toute l'année, à l'exception des mois de janvier et février. Ils sont particulièrement nombreux d'avril à septembre.

La longueur des spermatophores varie entre 26 et 34 mm. Les grands mâles ont des spermatophores plus longs, mais à partir d'une certaine longueur du manteau, la taille des spermatophores n'augmente plus (tableau 13).

TABLEAU 13

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
33	26,0	50	31,5
34	26,0	56	32,5
37	26,5	60	33,6
40	28,0	65	34,0
45	30,0	70	34,0
		78	34,0

Huit spermatophores mis en réserve dans la poche de Needham représentent le plus grand nombre qui ait été trouvé chez *Bathypolypus sponsalis*. Le plus souvent on peut en compter entre trois et six. Leur nombre dépend uniquement de l'activité de reproduction.

b) Femelles.

Les plus petites femelles mûres appartiennent à la classe de 60 mm. Mais à 80 mm, un certain nombre n'a que de petits œufs.

Pour les œufs de *Bathypolypus sponsalis*, nous distinguons les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 3,5 mm
petits œufs .....	3,6- 7,5
œufs moyens .....	7,6-11,5
grands œufs .....	11,6-15,0

Même les très grandes femelles (classe de 90 mm) ne peuvent avoir que des œufs moyens ou grands (tableau 12).

Les femelles pêchées en février ont des œufs petits et très petits. En mars, quelques grandes femelles ont des œufs déjà fort avancés; mais seulement en avril et mai des femelles prêtes à déposer les œufs sont prises dans les chaluts. Pendant l'été, nous n'avons récolté que des femelles de taille moyenne, contenant de petits œufs. En automne, les grandes femelles ont des œufs très avancés.

Dans le tableau 14 sont indiquées les longueurs moyennes, minima et maxima des œufs des femelles de 30 à 90 mm pour les mois de février-juin et septembre-novembre. Ce tableau met en valeur une relation entre la taille des femelles et la longueur des œufs — les grandes femelles ayant des œufs plus développés que les petites — mais la relation n'est pas la même pour les différents mois. Les femelles pondant au printemps et en été mûrissent plus rapidement que celles qui déposent leurs œufs en automne. C'est-à-dire qu'au printemps, des femelles de taille relativement petite ont déjà des œufs assez avancés, tandis qu'en automne, seules les femelles des classes 70 à 90 mm ont des œufs moyens et grands.

Chez les femelles prêtes à pondre, les  $\frac{3}{4}$  à  $\frac{4}{5}$  des œufs contenus dans l'ovaire sont mûrs. Ils mesurent alors entre 14,5 et 15,2 mm; ils sont lisses et plus ou moins transparents.

Une femelle mûre contient environ une centaine d'œufs lisses. Le minimum constaté était 72, le maximum 135.

Le nombre des œufs mûrs dépend, dans une certaine mesure, de la taille de l'animal.

Dans le tableau 15, indiquant le nombre et la taille des œufs, nous avons tenu compte outre des femelles mûres, de quelques individus dont les œufs qui seront déposés, ne mesurent encore que 13 et 14 mm.

TABLEAU 14

Classe	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Septembre	Octobre	Novembre
mm 30						<u>0,5</u> 0,2-0,6	<u>0,4</u> 0,2-0,5	<u>0,3</u> 0,2-0,5
40	<u>2,5</u> 1,8-3,2		<u>0,5</u> 0,4-0,7		<u>0,5</u> 0,2-1,0	<u>0,9</u> 0,7-1,0	<u>1,0</u> 0,5-1,5	<u>0,8</u> 0,6-1,5
50	<u>2,5</u> 1,6-3,6	<u>3,5</u> 2,5-4,5	<u>4,1</u> 3,5-5,0	<u>9,6</u> 8,8-10,0	<u>4,0</u> 2,5-5,5	<u>1,6</u> 1,0-2,4	<u>2,0</u> 1,5-2,5	<u>5,3</u> 3,0-7,5
60	<u>5,8</u> 5,5-6,0	<u>8,0</u> 3,5-10,9		<u>11,2</u> 7,2-15,0	<u>15,0</u> I ex.	<u>3,7</u> 1,3-7,4		<u>5,6</u> 3,0-9,0
70	<u>7,0</u> 3,5-8,5	<u>8,3</u> 4,0-11,0		<u>11,8</u> 9,5-14,6		<u>8,4</u> 8,2-11,8		<u>9,0</u> 6,0-12,5
80		<u>11,5</u> 11,2-11,8	<u>11,8</u> 10,0-13,0	<u>15,0</u> 15,0-15,0		<u>10,8</u> 8,2-13,8	<u>9,0</u> 6,0-10,5	
90			<u>15,0</u> 15,0-15,0	<u>15,0</u> 14,9-15,2		<u>12,3</u> 10,3-15,0	<u>10,5</u> 8,0-15,0	

Longueurs moyennes, minima et maxima (en mm) des œufs des femelles de 30 mm à 90 mm pour les mois de février à juin et septembre à novembre.

TABLEAU 15

Longueur du manteau mm	Nombre d'œufs	Taille des œufs mm	Longueur du manteau mm	Nombre d'œufs	Taille des œufs mm
59	70	15	75	125	13
62	79	15	77	117	15
64	82	14	80	120	14
70	95	15	80	122	13
70	120	15	90	122	15
72	100	14,5	90	135	15

Les glandes de l'oviducte deviennent très volumineuses chez les femelles qui s'approchent de la maturité.

La taille de la glande dépend en premier lieu de l'état de maturation; la longueur de la femelle ne joue qu'un rôle tout à fait secondaire (tableau 16).

TABLEAU 16

Longueur du manteau mm	Longueur des œufs mm	Diamètre de la glande mm	Index de la glande mm
30	0,5	1,0	3,3
40	1,0	1,7	4,3
43	0,5	1,6	3,7
43	7,0	3,7	8,6
48	8,8	4,3	8,9
50	2,4	2,6	5,2
50	10,0	5,8	11,6
58	7,0	3,5	6,0
58	12,9	6,8	11,7
60	10,9	6,1	10,2
65	7,4	4,7	7,2
65	13,4	6,4	9,9
70	14,0	7,0	10,0
72	6,6	5,6	7,7
80	11,8	7,6	9,5
84	11,2	7,4	8,8
88	15,0	9,5	10,8
92	10,5	5,3	5,8

La ponte est inconnue. Sa période peut être fixée approximativement, d'après l'état des œufs ovariens, d'avril à octobre-novembre.



## VI. — ELEDONE CIRROSA

(LAMARCK) (1)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Limite septentrionale : 66-67° N (O. NORGAARD, 1923).

Norvège (H. J. POSSELT, 1889; G. O. SARS, 1878; L. JOUBIN, 1920).

Islande, îles Far Oer et Shetland (A. M. NORMAN, 1890; E. S. RUSSELL, 1922; E. NIELSEN, 1930; A. BRUUN, 1945).

Grande Bretagne (W. E. HOYLE, 1886; F. H. GRAVELY, 1908; A. MASSY, 1909, 1928; A. ISGROVE, 1909; L. JOUBIN; E. S. RUSSELL).

France (P. FISCHER, 1867; A. LOCARD, 1886; L. JOUBIN, 1888; P. DAUTZENBERG et P.-H. FISCHER, 1925; L. CUÉNOT, 1927; J. BOUXIN et R. LEGENDRE, 1936).

Espagne et Portugal (A. GIRARD, 1892; E. DEGNER, 1925; A. NOBRE, 1932).

#### *Mer du Nord.*

Toute la mer mais surtout les parties septentrionales (E. LÖNNBERG, 1891; G. GRIMPE, 1925, 1928; W. ADAM, 1933; S. JAECKEL, 1948, 1958).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental (nombreux auteurs).

Bassin oriental : présence douteuse.

Adriatique : Basse Adriatique seulement.

#### *Mer Catalane.*

Très commun (L. LOZANO Y REY, 1905; J. MAGAZ, 1934; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Eledone cirrosa* affectionne l'étage inférieur du système littoral et les fonds supérieurs de l'étage bathyal.

L'espèce a été récoltée jusqu'à une profondeur de 770 mètres, près des îles Far Oer (A. MASSY, 1928). D'autre part, elle pénètre dans les eaux côtières jusqu'à une profondeur de 10 mètres (A. ISGROVE, 1909, pour la côte anglaise).

---

(1) Le problème du genre nouveau *Acantheledone* créé par G. FORT en 1941 pour l'espèce *Eledone cirrosa* sera discuté page 73.

En Méditerranée, *Eledone cirrosa* n'accède pas dans ces eaux peu profondes, mais ne descend pas non plus sur des fonds importants. G. JATTA indique qu'elle préfère les fonds vaseux n'excédant pas 200 mètres. D'après J.-B. VERANY, les deux espèces d'*Eledone* se trouvent ensemble dans les eaux littorales, mais *cirrosa* affectionne en outre des fonds plus profonds que *moschata*. R. DIEUZEIDE (1957) mentionne des profondeurs de 50 à 350 mètres pour la côte algérienne.

Sur la côte catalane espagnole, l'espèce fréquente des fonds de 50 à 300 mètres (E. MORALES).

Dans la région de pêche de Port-Vendres, *Eledone cirrosa* ne monte pas plus haut que 30 mètres. Elle est très abondante par 60 à 120 (150) mètres; au-delà de cette profondeur, on ne la récolte qu'en petite quantité.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Près de 15.000 *Eledone cirrosa*, provenant en très grande partie de la région de pêche de Port-Vendres, ont été examinées. Des observations complémentaires ont été effectuées sur des animaux de Rosas, du Grau-du-Roi et de plusieurs stations de la côte italienne (Viareggio, Livourne, Naples, Messine, Palerme).

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Eledone cirrosa* est une des espèces les plus communes de la Mer Catalane, jouant par son abondance en toute saison un rôle assez important dans la vie économique des ports de pêche.

En février, tous les chalutages effectués entre 30 et 120 mètres ramènent des *Eledone cirrosa* en quantité importante (85-90 exemplaires par heure). Il s'agit d'animaux de taille moyenne et grande.

En majorité, les mâles ont des spermatophores en formation; très peu sont mûrs; les femelles les plus avancées ont des œufs moyens.

Pour les œufs d'*Eledone cirrosa* nous distinguons les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 1,7 mm
petits œufs .....	1,8-3,5
œufs moyens .....	3,6-5,3
grands œufs .....	5,4-7,0

Quand, en février 1954, nous avons commencé à récolter systématiquement les Céphalopodes et à faire l'inventaire de ceux rapportés par les chalutiers, notre attention fut attirée par le nombre beaucoup plus élevé de femelles d'*Eledone cirrosa*. A. ISGROVE (1909), dans sa monographie sur cette espèce, avait indiqué qu'il y a 50 fois plus de femelles que de mâles. Ce surcroît de femelles a été confirmé plus tard par plusieurs auteurs et vivement contesté

par d'autres, dont G. FORT (1941). Nos premières récoltes, provenant de fonds peu importants, donnaient apparemment raison à A. IS-GROVE. Un chalutage effectué sur des fonds de 90 à 100 mètres nous a fourni l'explication de cette disproportion. A cette profondeur, les mâles sont assez nombreux; à 100 mètres environ, il y a égalité des sexes et entre 100 et 200 mètres, les femelles deviennent de plus en plus rares. C'est en raison du fait que la majorité des chalutiers travaillent sur des fonds peu importants que l'erreur de la disproportion des sexes a pu être introduite dans la littérature (K. WIRZ, 1958, *a* et *b*). Le tableau 17 indique le pourcentage des femelles trouvées entre 30 et 200 mètres pendant les différents mois.

Les femelles se tiennent donc de préférence par 30 à 70 (80) mètres de profondeur sur les fonds de vase côtière et en particulier sur les fonds à Virgulaires. On les trouve aussi sur les fonds à Microcosmes et également, mais déjà en nombre moins important, sur la roche recouverte de vase et de sable, c'est-à-dire, les fonds à *Pteroides*. Ces derniers sont également fréquentés par les mâles qui préfèrent cependant les fonds détritiques du large.

Ce fait, à savoir que mâles et femelles d'*Eledone cirrosa* habitent des fonds différents pendant certaines périodes, a été vérifié par nous pendant 5 ans. Il existe de légères variations d'une année à l'autre. La zone où les deux sexes se trouvent en quantité égale est située à la limite de la vase côtière et du détritique du large, entre les isobathes de 90 et de 100 mètres (carte n° 2).

Au-delà de 250 mètres, on récolte à peu près autant de mâles que de femelles, mais toujours en très petite quantité.

En mars, les *Eledone cirrosa* sont particulièrement nombreuses sur les fonds de pêche de 50 à 120 mètres (jusqu'à 400 exemplaires, pour une heure de chalutage). Les mâles sont mûrs en majorité; parmi les femelles, on trouve tous les stades de maturation.

Par rapport au mois précédent, l'aire de répartition des femelles s'étend vers des fonds un peu plus importants.

Les Élédones pêchées en profondeur, au-delà de 200 mètres, sont plus petites que celles capturées près du bord; leurs gonades sont moins développées. La différence de taille et de développement sexuel est plus accusée chez les femelles que chez les mâles.

A côté des animaux en état de maturation plus ou moins avancée, on récolte de très petites Élédones à gonades non développées. Ces animaux se trouvent sur des fonds de 60 à 100 (120) mètres. A Blanes (port de pêche espagnol de la province de Gérone),

TABLEAU 17

POURCENTAGE DES FEMELLES D'UNE GÉNÉRATION AUX PROFONDEURS DE 30-200 MÈTRES  
(VALEURS MOYENNES DES ANNÉES 1954-1959)

mètres Mois	30	40	50	60	70	80	90	100	120	130	150	180	200
X		96	81	74	68	61							
XI		95	72	69	68	60		38					
XII	100		100	100	83	60	36	34					
I	100	98		80	79	52	47		38				
II		99	93	83	78	66	62	50		37	30		31
III		00	95	95	90	86	64	46	42		32	23	20
IV			95	94	81	68	56	48		21	6	5	
V		100	100	93	85	80	56	49	49	32	10	12	
VI	100	100	100	93	93	92	85						
VII	100	100	100	100									
VIII	100	100	100	100									

Jusqu'en octobre, les jeunes animaux qui sont apparus en mars sur les fonds de pêche, séjournent dans les mêmes eaux côtières. En octobre, les mâles commencent à gagner des fonds un peu plus importants.

E. MORALES (1960) a trouvé de petites *Eledone cirrosa* à partir de janvier, entre 80 et 140 mètres de profondeur.

En avril, les grands et les petits animaux affectionnent les mêmes fonds que le mois précédent.

En mai, les animaux de grande taille deviennent moins fréquents. Vers la fin du mois, on pêche les premières femelles avec des spermatophores dans l'ovaire.

Les jeunes Élédones peuplent en nombre plus élevé que les mois précédents les fonds où se retirent peu à peu les adultes.

En juin, les chalutiers ramènent à peu près autant d'Élédones de grande taille que d'animaux juvéniles. Il est important de noter que parmi ces dernières, mâles et femelles se trouvent en nombre égal.

Pendant le mois de juillet, on ne récolte plus qu'accidentellement des mâles mûrs. Parmi les femelles, devenues rares elles aussi, celles à œufs très avancés dominant.

Les jeunes animaux, très nombreux, se sont davantage rapprochés de la côte; ils séjournent dans les eaux peu profondes jusqu'en octobre.

En août, les mâles mûrs ont entièrement disparu. Mélangées avec quelques femelles mûres ou séparées d'elles, on récolte des femelles un peu plus grandes dont les gonades ne sont pas développées.

En septembre, les dernières femelles mûres ont disparu à leur tour. Les exemplaires de grande taille pêchés pendant ce mois sont des femelles vides ou avec des œufs petits et très petits.

Au cours du mois d'octobre, les jeunes mâles commencent à émigrer vers les eaux plus profondes, les femelles restent sur les mêmes fonds où elles ont séjourné pendant l'été.

Quelques femelles de grande taille avec des œufs peu avancés sont encore capturées.

En novembre, les mâles gagnent des fonds de 80 à 120 mètres, les femelles s'éloignent également un peu de la côte.

En décembre, les deux sexes ont gagné les fonds où ils resteront pendant l'hiver et le printemps, jusqu'au moment de la ponte.

Bien qu'elle affectionne dans l'ensemble une zone assez étendue, allant des fonds de vase côtière de 30 mètres à ceux de

vase profonde, jusqu'à 500 mètres, *Eledone cirrosa* est une espèce relativement sédentaire dont les déplacements, verticaux, sont de faible ampleur.

Les jeunes animaux à gonades non développées se trouvent dès mars dans les filets des chalutiers. Il est très probable qu'ils habitent déjà bien avant ces fonds de 50 à 120 mètres, mais ils ne sont pas encore retenus par les filets.

Au début de l'été, ils s'approchent de la côte. Mâles et femelles séjournent dans les eaux peu profondes jusqu'en octobre. A partir de ce mois, les mâles gagnent peu à peu des fonds plus importants. En décembre, mâles et femelles occupent les zones où ils demeureront jusqu'au moment de la reproduction. Quand les animaux se retirent des eaux côtières, leurs gonades ne sont pas développées. Ce n'est qu'au printemps que les mâles auront des spermatophores et les femelles les plus précoces seront mûres en mai. A la fin de ce mois on trouve les premières femelles fécondées. Les grands mâles disparaissent dès juin, les femelles deviennent rares en août.

A Blanes, à 100 km environ au sud de Port-Vendres, c'est en janvier que sont pris les premiers animaux juvéniles. E. MORALES a trouvé dès fin avril des femelles fécondées. Les *Eledone cirrosa* sont donc un peu plus précoces à Blanes qu'à Port-Vendres.

On a peu de données sur la distribution annuelle des *Eledone cirrosa* en Atlantique. D'après A. ISGROVE, les *Élédones* de Plymouth et de Port Erin se trouvent au printemps sur des fonds de 55 à 65 mètres. Elles s'approchent davantage du littoral et se retirent en hiver dans les eaux plus profondes et plus chaudes de la Manche. Selon cet auteur, les animaux semblent vivre par petits groupes de 2 à 6 individus. Ils seraient très nombreux pendant les étés chauds.

Dans la région de Port-Vendres, et très probablement dans toute la Méditerranée occidentale, *Eledone* vit pendant toute l'année en groupes très importants dans les eaux côtières. Ce n'est qu'en profondeur, au-delà de 150 à 200 mètres que les animaux sont rares; de ces fonds, les chalutiers ne ramènent que des exemplaires isolés.

## 5. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

Chez *Eledone cirrosa*, l'étude de la croissance a pu être approfondie. Il nous a été possible, en outre, de déterminer l'âge avec davantage de précision que chez les autres Céphalopodes de la Mer Catalane.

Nous avons jugé préférable de réunir dans un seul chapitre les résultats concernant l'un et l'autre de ces problèmes.

Nous reviendrons dans la partie générale sur la croissance de cette espèce. Les résultats acquis chez *Eledone cirrosa* nous permettront de démontrer le mode de croissance chez les Céphalopodes en général.

*Eledone cirrosa* présente les qualités requises pour toute étude de croissance; en effet, elle se trouve toute l'année et toujours en grande quantité dans les mêmes eaux côtières qui sont facilement accessibles aux chalutiers. En outre, la période de reproduction est relativement limitée, permettant ainsi de séparer avec netteté les animaux des différentes années.

Les échantillons destinés à l'étude de la croissance proviennent des profondeurs de 60 à 90 mètres, des fonds dits à « Microcosmes ». Au printemps et en été, parmi les animaux de grande taille, les femelles sont plus nombreuses que les mâles. Pour les jeunes Élédones, les deux sexes s'y trouvent en quantité égale. Ces animaux ayant été pêchés par le bateau du Laboratoire Arago, n'ont donc pas été sélectionnés à bord. A quelques exceptions près, un minimum de 50 individus par mois (maximum plus de 400) a été mesuré. Les longueurs moyennes ainsi obtenues peuvent être considérées comme représentatives de la population, abstraction faite des très jeunes exemplaires qui ne sont pas retenus dans les chaluts.

D'après l'état des gonades des femelles et les pontes déposées en aquarium, nous pouvons fixer la période de la ponte; elle s'étend de mai à août, avec un maximum d'intensité en juillet. Cette période ne dépasse donc pas quatre mois.

La durée du temps d'incubation est inconnue. Il n'a pas encore été possible d'élever les œufs de cette espèce. Puisqu'il s'agit d'un Octopode à œufs de grande taille, on peut admettre que la période embryonnaire est au moins de deux mois. Les éclosions s'échelonnent donc de juillet à octobre.

Dans la région de pêche de Port-Vendres, les jeunes Élédones, nées en été et en automne, apparaissent dès mars dans les chaluts. On peut les récolter alors très régulièrement pendant toute l'année et jusqu'en été de l'année suivante, c'est-à-dire jusqu'au moment où ils se retirent à leur tour pour pondre.

L'on sait que la détermination directe de l'âge chez les Céphalopodes est impossible, puisqu'il n'existe aucun organe permettant de compter le nombre d'années de l'animal. Nous devons donc dresser la courbe de croissance non pas en fonction de l'âge, mais d'une unité de temps qui est, dans le cas présent, un mois.

Dans les tableaux 18 et 19, sont indiquées les longueurs moyennes mensuelles d'*Eledone cirrosa* pour les années 1953 à 1955 et 1956 à 1960. Les valeurs moyennes représentent les sommets des diagrammes de fréquence de taille; le nombre de sommets correspond au nombre de générations présentes en même temps, il varie entre 1 et 4. Les courbes de croissance (figure 2) qui se dégagent des moyennes mettent en évidence une première phase de croissance assez rapide, durant environ un an. Cette phase est suivie d'un ralentissement de plusieurs mois; ensuite, l'on constate une nouvelle accélération de la croissance (figure 2).

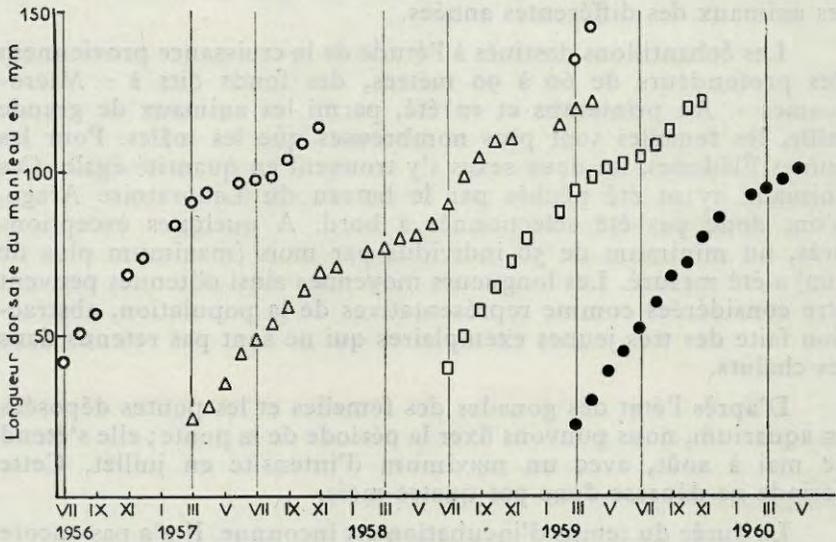


Fig. 2. — Courbes de croissance des femelles d'*Eledone cirrosa* (années 1956-1960).

A quels phénomènes biologiques correspondent les moments où change l'allure de la croissance ?

Pendant la période où les jeunes animaux croissent assez rapidement et régulièrement, c'est-à-dire entre 20 et 70 à 90 mm environ, la gonade femelle produit des ovocytes, mais elle reste encore très petite. Le testicule devient, pendant cette même période, déjà assez volumineux (en comparaison avec la taille de l'ovaire), mais la formation des spermatophores n'a pas encore lieu. A partir du moment où les gonades se développent, où elles deviennent plus volumineuses, la vitesse de croissance est ralentie.

Ce phénomène est plus accusé chez les femelles que chez les mâles. La première phase d'une croissance rapide coïncide avec la période de la formation de produits sexuels. La deuxième, ralentie, correspond à la période de la croissance des œufs et à la formation des spermatophores. Les œufs, mesurant 0,5-3,0 mm à la fin de la première phase, atteignent 7,0-7,5 mm chez les femelles mûres. Cette deuxième phase se termine apparemment par la ponte.

Les femelles mûres disparaissent de la zone accessible à la pêche. Mais au moment de la ponte même et surtout les mois suivants (août-novembre), on prend toujours, soit mélangées aux jeunes animaux, soit, plus fréquemment isolées d'eux, quelques femelles à gonades non développées. Leur taille, en juillet, est légèrement supérieure à celle des femelles pondeuses. Elles avaient donc grandi plus vite que les femelles qui arrivent à la maturité en été. Il est cependant malaisé de les séparer de ces dernières en se basant uniquement sur la taille (diagramme de fréquence). Ces femelles non mûres croissent rapidement au cours de l'automne.

Nous nous sommes posée la question de savoir si ces femelles ne reviennent pas dans la zone de pêche après avoir pondu et si celles que l'on trouve en juillet ne se seraient pas reproduites en mai-juin, alors que celles que l'on récolte en septembre et octobre auraient déposé les œufs en juillet et août. Cependant, l'état de leurs gonades n'est pas en faveur de cette hypothèse. Chez les unes, les ovaires sont minuscules, identiques à ceux des jeunes femelles, les ovocytes mesurent moins de 0,5 mm. Chez d'autres, les œufs les plus avancés sont de taille petite ou moyenne. Ces dernières sont plus nombreuses en automne. Les ovaires de toutes ces femelles ne présentent pas du tout l'aspect d'un ovaire vidé de ses œufs mûrs, aspect que nous avons pu contrôler plusieurs fois chez des animaux qui avaient pondu dans l'aquarium. Ils ressemblent par contre tout à fait aux ovaires des femelles qui sont en voie de maturation au printemps.

En outre, les glandes de l'oviducte sont très petites et les oviductes eux-mêmes n'ont aucune ressemblance avec ceux des femelles qui viennent de pondre.

Généralement, les femelles non arrivées à la maturité en été, disparaissent à leur tour des fonds de pêche en octobre-novembre.

Il s'agit donc sans doute d'animaux retardataires qui ne se reproduiront qu'une année plus tard par rapport à la majorité des femelles du même âge. Ce fait est connu chez d'autres Céphalopodes.

*La croissance des femelles en 1953-1955 et 1956-1960*

Nous examinerons maintenant de plus près les résultats obtenus pour les différentes années (tableaux 18 et 19).

TABLEAU 18

LONGUEURS MOYENNES MENSUELLES DES DIFFÉRENTES GÉNÉRATIONS POUR LES ANNÉES 1953, 1954 ET 1955 (FEMELLES)

Mois	1953	1954		1955
	juv. mm	ad. mm	juv. mm	ad. mm
III		87		88
IV		89	24	89
V		91	30	
VI		93	39	
VII	38	102	52	94
VIII	48	104	59	
IX	58	105	67	106
X	62	110	73	110
XI			76	
XII	71		78	
II	80		85	

TABLEAU 19

LONGUEURS MOYENNES MENSUELLES DES DIFFÉRENTES GÉNÉRATIONS POUR LES ANNÉES 1956 A 1960 (FEMELLES)

Mois	1956	1957		1958		1959		1960
	juv. mm	ad. mm	juv. mm	ad. mm	juv. mm	ad. mm	juv. mm	ad. mm
III		91	24	76		135	119	95
IV		94	28	79		145	121	99
V			35	80			102	39
VI		97	44	84			103	45
VII	42	98	48	90	40		105	52
VIII	51	99	53	98	50		109	60
IX	57	104	58	104	58		113	68
X		109	63	109	65		120	72
XI	69	114	69	110	73		122	80
XII	74		70		80			86
II	84		75	114	88			93

En 1954, 1955, 1957 et 1959, la phase de croissance rapide des jeunes animaux s'est terminée à la fin de l'hiver. La période de croissance ralentie a duré jusqu'à la ponte. Au début de cette période, les femelles ont une longueur moyenne de 85 à 95 mm. Les ovaires contiennent des œufs très petits, petits ou moyens.

Ces animaux sont apparus dans les chaluts dès mars-avril du printemps précédent. Ils étaient très fréquents à partir du mois de mai. Le fait qu'en 1953 et 1956 nos courbes ne commencent qu'en juillet, ne signifie pas que les jeunes animaux étaient absents de fonds de pêche avant cette date.

Cependant, en 1957, la vitesse de croissance s'est ralentie sensiblement dès décembre. Elle est restée lente jusqu'en mai 1958. En décembre 1957, les femelles mesuraient 70 mm, alors qu'en mai, elles avaient 80 mm. Pendant cette période, les animaux ont mûri normalement. Une phase de croissance accélérée a débuté en juin. Les femelles avec des œufs en état de maturation avancée, comme celles à gonades non développées, ont grandi alors très rapidement, les premières jusqu'en juillet-août, les secondes jusqu'en novembre.

En été 1958, comparativement aux autres années, un nombre plus important de femelles n'a pas atteint la maturité sexuelle. Ces femelles ont rapidement grandi en automne où l'on a pu les suivre assez régulièrement.

Nous disions plus haut que généralement, on perd ces animaux de vue avant la fin de l'année. Or, en février 1959, nous les avons retrouvés. Ils se tenaient dans les eaux côtières de 40 à 60 mètres environ. En novembre, ces femelles avaient des œufs petits ou moyens; en février, presque toutes avaient de grands œufs.

En novembre 1958 et en février 1959, les chalutiers ont en outre ramené un certain nombre de femelles de très grande taille qui se trouvaient également dans les eaux littorales de 40 à 60 mètres, mélangées aux femelles qui ont mûri pendant l'hiver. Ces individus de taille exceptionnelle, se trouvant d'ailleurs au même stade de maturation que les femelles dont il vient d'être question, se laissaient facilement distinguer de ces dernières par leur taille; nettement plus grands, ils avaient sans doute un an de plus (figure 2 et tableau 19). Il s'agirait donc de femelles disparues des fonds de pêche en été et en automne 1957. D'après l'état de leurs ovaires en février 1959, elles ont certainement déposé les œufs assez tôt dans la même année, probablement en avril.

En plus, l'année 1958 a été caractérisée par une apparition très tardive des jeunes animaux. En effet, les premiers ont été

capturés en juillet. Ils ne sont devenus nombreux qu'à partir du mois d'octobre.

Au début de l'année 1959, on a pu reconnaître, dans les pêches, quatre générations de femelles d'*Eledone cirrosa*.

Les plus jeunes, provenant des pontes de 1958 se trouvaient dès mars dans les filets des chalutiers tirés sur des fonds de 100 mètres environ.

Les Élédones de la seconde génération, celles qui ne sont apparues sur les fonds de pêche qu'en juillet 1958, avaient au début de 1959 des œufs de petite taille. Les femelles de la troisième génération, celles qui n'avaient pas pondu en 1958, étaient bien plus avancées que celles de la deuxième génération. Il y avait enfin quelques femelles de très grande taille, appartenant à une quatrième génération.

Cette présence simultanée de quatre générations d'*Eledone cirrosa* constituait un fait exceptionnel dans la région de pêche de Port-Vendres.

Généralement, il y a deux générations d'*Eledone cirrosa* entre mars et novembre, la plus jeune, issue des pontes de l'année précédente, et la plus âgée qui se reproduit l'été même.

Entre novembre et mars, jusqu'à l'apparition des jeunes animaux, les Élédones d'une seule génération sont pêchées.

Il n'est cependant pas exclu que quelques femelles qui ne se sont pas reproduites et que l'on trouve jusqu'à novembre, se joignent au printemps aux animaux en voie de maturation. Toutefois, si tel est le cas, nous ne pouvons les séparer avec certitude du reste de la population, dont elles ne se distinguent pas par l'état des gonades (contrairement à ce qui s'est passé au printemps 1959).

Nous n'avons pas été en mesure de déterminer les causes du développement d'*Eledone cirrosa* en 1958, caractérisé par la lenteur de la croissance, à partir de décembre 1957. Il est toutefois probable que la température exceptionnellement basse jusqu'en septembre 1958, soit en partie responsable de la petite taille des femelles pondueuses, du grand nombre d'animaux non arrivés à la maturité pendant l'été et de l'apparition très tardive des jeunes Élédones.

#### *Croissance des mâles*

Les jeunes mâles, quand ils apparaissent dans les chaluts, sont de la même taille que les femelles. Ils croissent un peu moins vite que ces dernières, mais en été, la différence entre les deux sexes est encore minime. Elle devient plus accusée vers la fin de l'année.

On constate un changement de vitesse de la croissance, égal à celui des femelles, à la fin de l'hiver. La croissance, pendant le printemps, est donc plus lente. Les mâles disparaissent dès juin; ils sont rares en juillet, et en août, on n'en pêche qu'accidentellement. Nous ignorons leur sort après l'été. Or, on prend parfois au printemps des mâles dont la longueur dépasse très nettement celle de la partie de la population masculine qui va se reproduire en été. Ces grands mâles ont un an de plus que les autres.

D'après leur taille, on peut conclure qu'il existe chez eux, comme chez les femelles, une deuxième phase de croissance rapide qui débute après la période de reproduction, l'accélération de la croissance étant cependant moins marquée chez eux que chez les femelles.

Dans le tableau 20, nous avons indiqué les longueurs moyennes des mâles pour les périodes de juillet 1953 à juin 1954 et de mars 1957 à juillet 1958.

TABLEAU 20  
LONGUEURS MOYENNES MENSUELLES DES MALES  
POUR LES ANNÉES 1953, 1954, 1957 ET 1958

Mois	1953 juv. mm	1954 ad. mm	1957		1958 ad. mm
			juv. mm	ad. mm	
III		76	22	79	70
IV		78	24	80	70
V		79	37	82	72
VI		81	44	83	72
VII	40		47	85	73
VIII	48		53		
IX	55		55		
X	59		60		
XI			66		
XII	68		67		
I	72		68		

*Influence de la durée des éclosions sur la courbe de croissance*

Il nous importe finalement d'attirer l'attention sur un fait dont doit tenir compte toute étude de croissance. La période pendant laquelle se produisent les éclosions est égale à la durée de la période de ponte.

Dans le cas d'*Eledone cirrosa*, il s'agit de trois à quatre mois. Pendant ces mois, où ont lieu les éclosions, la croissance de la population est différente de sa croissance ultérieure, une fois tous les animaux sortis des œufs.

Nous ne pouvons nous en rendre compte que plus tard, quand les animaux apparaissent dans les filets, c'est-à-dire en mars, à un moment où la période des éclosions est largement dépassée. Pendant un intervalle de temps égal à cette période, on récolte des animaux de petite taille. Les premiers nés sont retenus par les filets dès mars, les derniers ne seront récoltés qu'en mai et juin. Jusqu'à juin, on pêche des animaux ayant 20 mm de longueur dorsale du manteau. Ce noyau de petits animaux fait évidemment baisser la valeur moyenne mensuelle, mais à plus de six mois de l'éclosion, la différence entre la valeur théorique et la valeur réelle n'est plus très sensible.

On peut admettre que les éclosions commencent début août, deviennent progressivement plus nombreuses jusqu'à mi-septembre pour diminuer selon le même rythme qui avait présidé à leur augmentation, jusqu'à la fin d'octobre. La même répartition doit se faire sentir au printemps, quand on commence à pêcher les petites Élédones.

Si l'arrivée principale des jeunes Élédones a lieu en avril, on mettra, en dressant la courbe de croissance, la longueur moyenne obtenue pour les animaux arrivés en mars à la place de ceux d'avril. On ne tiendra ainsi compte que des animaux éclos en septembre ce qui est parfaitement admissible si les éclosions sont réparties également autour de la période principale.

#### *Résumé et conclusions*

Ainsi, les jeunes Élédones qui apparaissent dès mars dans les chaluts croissent assez rapidement et régulièrement pendant 10 à 12 mois. Cette phase de croissance se termine au moment où les gonades deviennent plus volumineuses, c'est-à-dire quand les produits sexuels étant formés, les œufs grandissent et la poche de Needham s'emplit de spermatophores. Pendant ce processus de la maturation sexuelle, durant environ 4 à 6 mois, la vitesse de la croissance est ralentie.

Après la période de ponte, les femelles qui ne se sont pas reproduites, et une partie de celles qui ont déposé leurs œufs, grandissent rapidement jusqu'à la fin de l'automne où généralement, on les perd de vue. L'année exceptionnelle qu'était 1958, démontre que cette deuxième phase de croissance accélérée est suivie d'un second ralentissement.

Le moment principal de la ponte est le mois de juillet. Les éclosions massives ont lieu en septembre. Les Élédones mesurent alors environ 3 mm de longueur dorsale du manteau.

A l'âge d'un an, les femelles ont une longueur de 57 à 68 mm, celle des mâles varie entre 55 et 66 mm.

En mars, âgées de 18 mois, les femelles mesurent entre 87 et 95 mm (exceptionnellement, en 1958, 76 mm), les mâles entre 76 et 85 mm. Les femelles pondent à l'âge de 22 mois et ont alors une longueur de 100 mm environ.

En septembre, âgées de deux ans, les femelles mesurent 104 à 113 mm.

Pendant les années d'observation, les longueurs des femelles âgées d'un et de deux ans ont été les suivantes :

	1953/54	1954/55	1956/57	1957/58	1958/59
	mm	mm	mm	mm	mm
1 an	58	67	57	58	58
2 ans	105	106	104	104	113

Le taux de croissance s'élève dans la première année à 54-65 mm, dans la deuxième année à 39-47 mm.

Les femelles âgées de 30 mois (mars 1959) avaient une longueur de 119 mm, celles de 42 mois (mars 1959) de 135 mm. Le taux de croissance dans la troisième année est d'environ 25 mm.

Les mâles d'*Eledone cirrosa* sont aptes à la reproduction à l'âge de 18 mois environ. Leur durée de vie est certainement de deux ans; quelques-uns peuvent atteindre près de trois ans.

Les femelles peuvent se reproduire à partir de 20 à 22 mois. Il est probable que la majorité meurt après la ponte. Mais une partie plus importante que chez les mâles peut atteindre trois ans, quelques-unes même quatre ans.

## 6. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

a) *Mâles*. La formation des spermatophores débute chez les mâles de 50 mm. Cependant, quelques-uns ont déjà, à cette taille, des spermatophores, mais peu nombreux, dans la poche de Needham.

Les mâles qui apparaissent au printemps sur les fonds de pêche de 100 mètres et qui séjournent dans les eaux côtières pendant l'été et l'automne ne sont pas mûrs à la fin de l'année. La formation des spermatophores ne commence qu'en janvier-février.

Cette formation se fait alors très rapidement et presque simultanément pour les mâles de toutes les tailles. En avril, la quasi totalité des mâles est apte à la reproduction.

Le tableau 21 rend compte du développement du testicule. Pour les animaux de 40 à 80 mm, capturés en octobre, novembre et décembre 1957 et février 1958, nous avons indiqué le diamètre du plus grand et du plus petit testicule.

TABLEAU 21

Classe mm	Octobre	Novembre	Décembre	Février
	mm	mm	mm	mm
40			9-10	
50	11	13-18	15-19	20-25
60	9-13	13-25	18-29	
70		15-28	23-33	*40-43
80			25-33	*45-47

\* Spermatophores en formation.

La longueur des spermatophores varie entre 43 et 54 mm. E. MORALES (1958) a donné 46 mm comme longueur moyenne et 1,20 mm comme épaisseur. Les spermatophores sont, de façon générale, plus longs chez les mâles de grande taille (tableau 22).

TABLEAU 22

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
65	43	90	49
75	46	100	50
83	46	105	52
86	49	110	54
88	53		

Le nombre des spermatophores contenus dans la poche de Needham dépend en premier lieu de la période de l'année.

Le maximum est trouvé juste avant le début de la période de reproduction, en mai-juin (maximum trouvé par nous : 150). Au commencement du printemps, les spermatophores sont nettement moins nombreux. En juillet, au moment où la reproduction est la plus active, les mâles n'en possèdent souvent plus qu'une dizaine.

Nous envisagerons maintenant la question du degré de parenté entre les deux espèces européennes d'*Eledone*. G. C. ROBSON n'avait pas trouvé d'autres différences significatives entre *Eledone cirrosa* et *Eledone moschata* que celles tirées de la structure des spermatophores, mises en évidence par W. MARCHAND (1913) et surtout par G. FORT (1937, 1941).

Les spermatophores d'*Eledone moschata* sont de petits tubes de 15 à 20 mm de longueur, de conformation fort simple (pl. III, a). Ceux d'*Eledone cirrosa* sont bien plus longs et assez compliqués (pl. II, a-d). Nous ne retiendrons ici que la structure si remarquable de l'ampoule. Celle-ci est munie de petits crochets disposés suivant une hélice assez régulière. L'ampoule évaginée prend l'aspect d'un Acanthocéphale qui serait pourvu de crochets.

La figure c (pl. II) représente l'ampoule évaginée, retirée d'un ovaire, et à laquelle G. FORT a donné le nom de spermatange. G. FORT estimait que la différence dans le mode de la fécondation justifiait une séparation plus stricte des deux espèces. Il a créé un genre nouveau dont *Eledone cirrosa* est le type et il l'a nommé *Acantheledone* pour tenir compte de l'aspect particulier du spermatange.

Nous ne mettons nullement en doute l'importance réelle de la différence de structure et de fonctionnement des spermatophores de ces deux espèces. Néanmoins, nous ne retiendrons pas la proposition de G. FORT pour la raison suivante : l'évolution chez les Octopodes se manifeste de façon très variée dans le système reproducteur, taille des œufs, mode de fécondation, soins maternels, différenciation des organes génitaux et des spermatophores chez les mâles.

Il convient donc de considérer ce problème dans son ensemble, c'est-à-dire, pour l'ensemble des Octopodes. Il n'est pas légitime d'utiliser un caractère sur lequel porte l'évolution générale du groupe, pour créer des unités systématiques plus élevées que celle de l'espèce.

#### b) Femelles.

Jusqu'à la classe de 50 mm, les femelles n'ont que des œufs de très petite taille ne dépassant pas 1 mm. Les plus petites femelles mûres appartiennent à la classe de 70 mm. Le pourcentage des différents stades de maturation est indiqué dans le tableau 23 (valeurs moyennes des années 1954-1960).

Nous savons déjà qu'à la fin de l'année, il n'y a pas de femelles à gonades développées, abstraction faite des femelles qui n'ont pas pondu en été, que l'on trouve en petit nombre en automne, et dont les ovaires contiennent des œufs plus ou moins avancés.

Mais la grande majorité des femelles, c'est-à-dire celles qui sont apparues au printemps dans les eaux côtières et qui y ont passé l'année, n'ont, en décembre, que de très petits œufs. Ces femelles mûrissent au cours du printemps.

TABLEAU 23  
POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES CLASSES DE 50 A 150 MM

Classe mm	n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
50	100,0				
60	94,0	5,6	0,4		
70	68,4	17,1	10,2	3,0	1,3
80	47,1	16,9	17,8	15,7	2,5
90	29,0	16,0	25,0	25,0	5,0
100	21,7	6,7	41,7	21,7	8,2
110	8,9	1,8	39,3	35,7	14,3
120			26,5	44,1	29,4
130	5,2			31,6	63,2
140			26,0	62,7	11,3
150			50,0	25,0	25,0

Dans le tableau 24, nous avons indiqué le pourcentage des stades de maturation pour les mois de février à juillet entre 1957 et 1960. Y figurent uniquement les femelles qui pondront l'été même ou sont censées le faire et non pas les jeunes animaux qui ne se reproduiront que l'année suivante.

En février et mars, si les grandes femelles ont encore des œufs petits ou moyens, les grands œufs se trouvent seulement chez les grandes femelles. En avril, des femelles de 80 mm ont des œufs de grande taille et en juin, celles de 75 mm sont mûres. Au fur et à mesure que la saison de ponte se rapproche, des femelles de plus en plus petites sont aptes à la reproduction.

Les œufs prêts à être déposés sont sensiblement de la même longueur chez toutes les femelles quelle que soit leur taille. Ils mesurent entre 7,0 et 7,5 mm.

Le nombre d'ovocytes produits par l'ovaire est plusieurs fois supérieur à celui des œufs qui arrivent à maturité. En novembre, les ovaires des Élédones contiennent entre 10 000 et 15 000 ovocytes ou très petits œufs. En février, nous en avons compté en moyenne 7 000 à 8 000. A cette époque on peut déjà distinguer les œufs qui vont mûrir de ceux qui ne se développent pas. Le nombre d'œufs indiqué dans le tableau 25 se rapporte

TABLEAU 24

POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES MOIS DE FÉVRIER A JUILLET ENTRE 1957 ET 1960

Mois	Années	n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
II	1957	28,0	28,0	40,0	4,0	
	1958	64,8	26,6	5,5	3,1	
	1959	33,3	13,7	37,2	15,8	
	1960	30,0	22,8	40,0	7,2	
III	1957	9,1	28,8	53,0	9,1	
	1958	20,6	46,1	24,4	8,9	
	1959	4,8	33,3	42,9	19,0	
	1960	6,5	31,0	50,5	12,0	
IV	1957		24,5	47,5	28,0	
	1958	4,7	14,3	54,8	26,2	
	1959	2,0	10,9	32,3	35,5	19,3
	1960	1,5	16,4	51,5	30,6	
V	1957		6,7	15,5	62,3	15,5
	1958	27,4		29,6	35,6	7,4
	1959	1,0	5,0	14,0	50,0	30,0
VI	1957			5,0	40,0	55,0
	1958	24,5		4,5	52,8	18,2
	1959	0,7		5,8	17,0	76,5
VII	1957	0,2	1,0	2,8	13,7	82,3
	1958	24,5	2,5	10,8	51,4	10,8
	1959	1,7	5,0		13,3	80,0

uniquement à ceux qui sont susceptibles de mûrir, ayant dépassé la longueur de 1,5 mm. Les comptages ont été faits en juin, juillet, août 1957 et en mars, avril et juin 1959.

A l'intérieur de chaque classe, le nombre d'œufs peut être assez variable, mais dans l'ensemble, les grandes femelles contiennent une quantité plus importante d'œufs que les petites.

La taille de la glande de l'oviducte dépend en premier lieu de la taille des œufs, et, s'il s'agit d'œufs mûrs, prêts à être déposés, elle dépend de leur nombre, par conséquent, dans une certaine mesure, de la taille de la femelle.

TABLEAU 25  
NOMBRE D'ŒUFS

Classe mm	Mars 1959	Avril 1959	Juin 1959	Juin 1958	Juillet 1958	Août 1958
70				1 250-1 600	1 010	
80				1 700-1 800	1 600-1 850	
90					1 700-2 500	
100		2 120	2 900		1 860-2 500	2 200
110	2 450		2 900		2 100-2 900	2 650-2 900
120		3 000	2 600-3 400		2 500-3 000	
130		2 900	3 800-3 900			
150		5 600				

Dans le tableau 26 sont indiqués la longueur des plus grands œufs, le diamètre de la glande de l'oviducte et son indice pour quelques femelles de 80 à 130 mm de longueur capturées pendant les mois de février, avril, juin et juillet 1957.

Une femelle mûre, morte pendant la ponte en aquarium, est représentée sur la figure d de la planche 11. On remarquera les oviductes gonflés d'œufs qui sortent des orifices génitaux.

#### B) ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION

En été 1958 et 1959, nous avons eu l'occasion d'observer l'accouplement d'*Eledone cirrosa* en aquarium. Le mâle s'approche de la femelle du côté dorsal et la saisit par la tête avec ses bras dorsaux. Sa membrane interbrachiale recouvre presque entièrement le manteau de la femelle. Quant à celle-ci, elle replie ses bras dorsaux par-dessus le mâle et ainsi le tient également par la tête. Les bras ventraux et latéraux du mâle sont enroulés, l'hectocotyle est introduit dans la cavité palléale de la femelle du côté droit. Cette position d'accouplement est tout à fait différente de celle que prennent d'habitude les *Octopus vulgaris* (Von ORELLI, 1962).

Les spermatophores déposés dans la cavité palléale de la femelle s'évagincent ici même et s'engagent dans l'oviducte.

Les spermatozoïdes sont libérés dans l'ovaire où a lieu la fécondation. Les spermatophores évaginés peuvent rester un certain temps intacts dans l'ovaire, puisqu'il n'est pas rare de trouver des femelles, dont les œufs ne mesurent que 6 mm et qui contiennent déjà des spermatophores.

G. FORT a trouvé jusqu'à 50 spermatophores dans les ovaires. Nous n'en avons jamais compté plus de 25.

TABLEAU 26

LONGUEUR DES PLUS GRANDS ŒUFS, DIAMÈTRE ET INDICE DE LA GLANDE DE L'OVIDUCTE

	Classe 80 mm			90 mm			100 mm			110 mm			120 mm			130 mm		
	Oe.	Gl.	I.	Oe.	Gl.	I.	Oe.	Gl.	I.	Oe.	Gl.	I.	Oe.	Gl.	I.	Oe.	Gl.	I.
Février	2,0	4,3	5,4	2,0	4,4	4,9	4,0	7,3	7,3	3,5	6,2	5,6	5,0	8,0	6,7	6,0	12,4	9,5
	3,0	5,3	6,8	3,0	5,2	5,8	4,0	8,1	8,2	6,0	12,3	11,2	6,0	11,8	9,8			
	3,5	6,3	7,9	3,5	6,0	6,7	4,5	7,9	7,8									
				5,0	8,2	9,1	4,5	8,5	8,6									
Avril							5,0	8,0	8,0									
							5,5	9,0	9,1									
	3,0	6,0	7,5	3,0	6,5	7,2	5,0	9,6	9,6	3,5	9,0	8,2	3,5	7,5	6,3	6,0	11,8	9,1
				4,0	7,0	7,8	6,5	12,8	12,6	4,0	8,1	7,4	6,0	9,5	7,9	6,5	14,0	10,8
										4,0	8,3	7,5	6,0	13,5	11,3	6,5	14,5	11,2
										5,5	9,4	8,5	6,5	13,5	11,3	7,0	14,5	11,2
Juin										6,0	12,8	11,6	7,0	14,5	12,1	7,0	14,7	11,3
										6,5	12,5	11,4	7,0	14,5	12,3	7,0	14,9	11,5
	7,0	16,5	20,6	6,0	10,0	11,1	7,0	17,5	17,5	6,0	12,5	11,4	6,5	12,5	10,4	7,5	19,4	14,9
				7,0	12,0	13,3				7,0	16,5	15,0	7,0	16,0	13,3			
										7,0	19,7	17,9	7,0	17,5	14,7			
													7,0	18,5	15,4			
Juillet													7,0	19,0	15,8			
							6,5	9,5	9,5	7,0	15,0	13,6						
							7,0	13,5	13,5	7,0	18,0	16,4						

Oe. = Longueur des plus grands œufs.  
 Gl. = Diamètre de la glande de l'oviducte.  
 I. = Index de la glande de l'oviducte.

### C) PÉRIODE DE PONTE

La période de ponte débute en mai et se termine en août.

Une telle donnée est basée sur l'état des gonades et sur les pontes obtenues en aquarium. Malgré des recherches systématiques entreprises pendant plusieurs années, aucune ponte n'a été trouvée en mer, ni à Port-Vendres, ni à Rosas, ni à Blanes et, à notre connaissance, non plus ailleurs en Méditerranée, bien qu'il s'agisse d'un des plus fréquents Céphalopodes de cette mer.

Les femelles les plus précoces récoltées dans la région de Port-Vendres étaient mûres en avril. Mais c'est là un fait exceptionnel. Généralement, les premières femelles avec des œufs lisses sont capturées en mai et, à la fin de ce mois, quelques-unes ont des spermatophores dans l'ovaire.

Le premier accouplement a été observé par nous le 19 mai 1958. La ponte la plus précoce a été déposée le 21 mai 1959, dans l'aquarium du Laboratoire Arago. En juin, les *Éledones* pondent fréquemment et elles le feraient sans doute en juillet, d'après l'état de leurs gonades, mais elles meurent toutes, ne résistant pas à une température qui dépasse 20°C. En août, les femelles mûres sont devenues très rares.

A Blanes, des femelles fécondées ont été récoltées d'avril à juillet. C'est pendant ce dernier mois que l'activité reproductrice atteint son point culminant (E. MORALES, 1960).

Une période de ponte se prolongeant de mai à août (3 à 4 mois) coïncide avec l'existence d'un noyau de très jeunes animaux pendant les trois à quatre mois du printemps. Nous avons des raisons particulières d'insister sur cette période de ponte relativement limitée d'*Eledone cirrosa* en Méditerranée, car, contrairement à ce qui se passe chez beaucoup d'autres Céphalopodes, cette période est bien plus longue en Atlantique.

En effet, W. J. REES (1956) dans un travail sur les espèces européennes d'*Eledone*, aboutit à la conclusion suivante, d'après les pontes déposées en aquarium et les très jeunes animaux trouvés en mer : *Eledone cirrosa* pond pratiquement toute l'année; toutefois, la plus grande activité reproductrice règnerait de mai à août.

### D) PONTE

La première description de la ponte d'*Eledone cirrosa* est due à L. JOUBIN (1888). L'auteur rapporte que l'animal observé par lui a déposé 60 cordons en une semaine. Ces cordons avaient une longueur de 40 mm environ et contenaient de 5 à 19 œufs; les premiers déposés étaient les plus fournis. L. JOUBIN estimait que le nombre total des œufs pondus s'élevait entre 600 et 800.

Les cordons décrits par F. H. GRAVELY (1908) étaient composés d'une cinquantaine d'œufs environ.

D'après A. ISGROVE, *Eledone cirrosa* dépose près de 800 œufs.

Une femelle ramenée par le bateau du Laboratoire Arago le 19 mai 1959 a déposé jusqu'au 31 mai 65 cordons (planche II, g) contenant de 14 à 15 œufs (minimum 2, maximum 28) et pondeu 163 œufs isolés, soit un total de 1 090 œufs. Jusqu'au 9 juin, date de sa mort, elle a encore déposé 125 œufs isolés. Son ovaire contenait en plus 100 œufs mûrs et 3 000 à 5 000 œufs entre 1,5 et 6,5 mm.

Une deuxième femelle qui avait commencé par laisser traîner ses œufs au fond du bac s'est mise à émettre des cordons contenant en moyenne 12 œufs. Une troisième femelle a pondeu 344 œufs en dix-huit jours.

La plus grande partie des femelles meurt pendant la ponte (blessures et hausse de température de l'eau de mer). Il est, par conséquent, difficile de dire combien d'œufs sont normalement déposés. Nous pensons que les œufs pondus par la femelle dont il vient d'être question (capturée le 19 mai) : 1 215 œufs + 100 œufs mûrs dans l'ovaire, représentent bien une ponte ordinaire. Les femelles examinées avant ou pendant la ponte contenaient en moyenne 500 à 1 500 œufs lisses.

Deux cas de pontes récoltées dans la mer sont connus (W. J. REES, 1956). L'une, petite, a été ramenée de Ronas Voe (Shetland). Les œufs mesuraient de 6,65 à 6,79 mm. Plusieurs embryons se trouvaient à un stade assez avancé.

L'autre est un grand amas d'œufs provenant d'Eddystone Grounds, près de Plymouth. Il ne ressemble en rien à une ponte d'*Eledone* déposée en aquarium. Des branches d'œufs de tous les stades, extrêmement serrées, étaient réunies en une seule grande masse, rappelant tout à fait l'ovaire ouvert d'une femelle presque mûre. La majorité de ces œufs n'était pas lisse. A côté d'œufs de 6,7 mm, il y en avait qui ne mesuraient que de 2,85 à 3,6 mm.

Faut-il en conclure qu'une femelle déposerait en mer la totalité de ses œufs, qu'ils soient mûrs ou non? Nous pensons qu'il s'agit d'un ovaire, séparé du corps de l'animal, et non point d'une ponte.

#### E) LIEU DE PONTE

La ponte de Shetland a été recueillie dans les eaux côtières sur fond vaseux, au voisinage immédiat de roches.

Il faut effectivement admettre que les *Élédones* pondent dans des endroits inaccessibles à la pêche, car on comprendrait mal

que l'on n'ait jamais récolté d'œufs de cette espèce dans des régions aussi intensément chalutées que Port-Vendres et Rosas, si ces œufs étaient déposés à l'endroit même où vivent les femelles mûres et fécondées, c'est-à-dire sur les fonds vaseux et sablo-vaseux entre 60 et 120 mètres environ.

Nous savons qu'au printemps, les femelles se tiennent plutôt en-deçà de 100 mètres et que les mâles affectionnent des fonds plus importants. Le lieu de rencontre se situe donc aux environs de l'isobathe de 100 mètres. C'est effectivement de cette profondeur que proviennent la majorité des femelles avec des spermatophores dans l'ovaire. Les femelles paraissent avoir une certaine liberté de mouvement puisqu'elles peuvent s'accoupler quand elles ne sont pas encore mûres et se retirer ensuite en vue de la ponte.

A l'heure actuelle, nous supposons, et c'est pour le moment une simple hypothèse, que les femelles déposent leurs œufs sur les roches isolées ou tout près de celles-ci, se trouvant dans la région de Port-Vendres sur des fonds de 80 à 120 mètres environ (carte 1). Parmi les femelles prises tout près du bord, peu étaient fécondées et il en était de même pour celles, peu nombreuses, récoltées en profondeur.

E. MORALES a essayé de préciser les lieux de ponte d'après la présence, ou l'absence, d'animaux juvéniles, en admettant que ces très jeunes *Élédones* ne s'éloignent pas de l'endroit où elles sont nées. Il a examiné pendant plusieurs années des *Élédones* pêchées à trois stations bien déterminées. La profondeur des stations 1 et 2 était sensiblement la même — 100 mètres environ — mais l'une était côtière, l'autre se situait au large. La troisième station se trouvait à 30 milles de la côte, à une profondeur de 400 mètres.

La première zone, éloignée de 4 milles seulement de la côte, est de loin la plus riche en petites *Élédones* (longueur dorsale du manteau : jusqu'à 20 mm). Elles y sont pêchées à partir de la seconde moitié de janvier. Dans la deuxième zone, située à 10 milles de la côte, des animaux juvéniles sont récoltés à partir d'avril, mais en nombre nettement moins important qu'à la première station. E. MORALES conclut que les *Élédones* déposent leurs œufs dans des eaux peu profondes, et de préférence au voisinage de la côte. La station profonde (400 mètres) ne semble pas être une zone de ponte car on n'y trouve point d'animaux juvéniles.

Les observations de l'auteur espagnol s'accordent bien avec celles faites par nous dans la région de pêche de Port-Vendres.

## F) LES LARVES

S. LO BIANCO (1909) a trouvé de jeunes Élédones de 12 mm de longueur totale en octobre et de 40 mm en avril dans la baie de Naples. E. DEGNER (1925) a récolté quelques Élédones planctoniques dans la partie orientale de la Méditerranée, mais il n'a pas pu préciser s'il s'agissait de jeunes *cirrosa* ou *moschata*.

Dans nos nombreuses pêches planctoniques, nous n'avons jamais recueilli une seule larve d'*Eledone cirrosa*.

En Atlantique, J. BOUXIN et R. LEGENDRE (1936) en avaient récolté 5 dans les estomacs de Germons capturés au-dessus de fonds peu importants.

A. C. STEPHEN (1944) a pris des larves dans les eaux écossaises. Presque toutes se trouvaient en deçà de 100 mètres. Les larves étaient plus abondantes de mai à août que pendant les autres mois. A. C. STEPHEN indique que sur 98 jeunes animaux, 68 ont été récoltés tout près du fond, 25 dans les eaux intermédiaires et 5 seulement près de la surface.

Les données rapportées par A. C. STEPHEN sont intéressantes pour deux raisons. D'une part, les larves se trouvent près de la côte ou tout au moins dans des eaux peu profondes. Il est donc probable que les pontes ont eu effectivement lieu par une centaine de mètres de profondeur et non pas au large.

D'autre part, comme nous le disions à propos des larves d'*Octopus vulgaris*, il est admis qu'il existe une relation entre la taille des œufs et la durée de la phase planctonique. Chez les espèces à grands œufs, la phase planctonique serait sensiblement raccourcie.

Les jeunes Élédones, mesurant 3 mm à l'éclosion, sont susceptibles d'adopter très rapidement la vie benthique des adultes. Le fait que les jeunes *Eledone cirrosa* récoltées par A. C. STEPHEN sont bien plus nombreuses près du fond qu'en surface est un argument en faveur de cette hypothèse.



## VII. — ELEDONE MOSCHATA

(LAMARCK)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental, bassin oriental.

Adriatique (A. P. NINNI, 1884).

#### *Atlantique Nord oriental.*

Une seule station dans la baie de Cadiz (H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906).

#### *Mer Catalane.*

Espèce fréquente (L. LOZANO Y REY, 1905; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Eledone moschata* est un habitant des étages infra et circalittoraux.

L'espèce affectionne les fonds vaseux et sableux de 10 à 50 mètres; elle peut se trouver également sur le gravier, mais rarement dans les rochers (J.-B. VERANY, 1851; G. JATTA, 1896; S. LO BIANCO, 1909; etc...).

Sur la côte algérienne, *Eledone moschata* peuple des fonds plus importants (200 à 300 mètres); elle se prend moins fréquemment dans les eaux côtières (R. DIEUZEIDE, 1957).

Dans la Mer Catalane, et plus précisément dans la région de pêche de Port-Vendres, *Eledone moschata* se rencontre exclusivement sur les fonds compris entre 15 et 100 mètres. Aucun exemplaire n'a été récolté au-delà de 100 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

1650 exemplaires d'*Eledone moschata* ont été récoltés dans la région de pêche de Port-Vendres et en particulier sur la côte sableuse qui s'étend devant Argelès et qui borde les lagunes saumâtres.

Les plus grands spécimens des deux sexes avaient une longueur de 140 mm.

#### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Eledone moschata* est pêchée toute l'année.

En février, peu d'animaux sont pris dans les eaux très côtières; ils se trouvent encore sur les fonds de 60 à 90 mètres. Mâles et femelles sont de taille moyenne. La majorité des mâles est apte à la reproduction. Les plus grandes femelles ont des œufs d'un stade assez avancé.

Nous distinguons pour les œufs d'*Eledone moschata*, les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 3,7 mm
petits œufs .....	3,8- 7,5
œufs moyens .....	7,6-11,3
grands œufs .....	11,4-15,0

En mars, les *Eledone moschata* deviennent plus nombreuses en deçà des fonds de 60 mètres. On récolte des animaux de toutes les tailles, à la fois plus grands et plus petits que le mois précédent. Contrairement à ce qui se passe pour la majorité des Céphalopodes de la Mer Catalane, chez *Eledone moschata*, les mâles et les femelles de taille moyenne se rapprochent de la côte un peu plus tôt que les très grands exemplaires. Ces derniers pénètrent dans les eaux côtières en même temps que les petits animaux à gonades non ou peu développées.

C'est en avril que la pêche des Élédones musquées est la plus rentable. Les animaux aptes à se reproduire se réunissent alors en grand nombre sur les fonds sablo-vaseux qui s'étendent devant la côte basse entre Argelès et le Barcarès. Il semble que la concentration se produise particulièrement dans le voisinage immédiat des roches isolées.

A côté des Élédones mûres qui constituent en avril 90 % environ de la population, il y a toujours, dans les chaluts, un certain nombre d'individus à gonades non développées et qui appartiennent à des animaux qui sont arrivés dans les eaux côtières le mois précédent.

Fin mai, mâles et femelles de grande taille ont disparu. On n'en récolte plus un seul exemplaire, ni sur les fonds qu'ils fréquentaient en si grande quantité en avril, ni dans des zones avoisinantes. Nous ignorons donc le lieu de la ponte. Car non seulement, on ne recueille plus d'animaux mûrs, mais bien plus, on n'a jamais découvert de pontes en Méditerranée occidentale. Or, si les femelles se retiraient sur les fonds vaseux ou les sables

du large, il est fort probable que l'on eût récolté la ponte accrochée à quelque objet solide. Les animaux doivent choisir un terrain rocheux, des fonds offrant des roches isolées où la pêche ne peut être exercée. La concentration massive autour des roches, comme celles de Saint-Laurent (carte 1), des animaux mûrs est en faveur de cette hypothèse.

Les fonds délaissés par les adultes sont donc uniquement peuplés par les animaux de petite taille, arrivés en mars.

A partir de juin-juillet, la pêche d'*Eledone moschata* devient de nouveau très rentable. Les jeunes animaux envahissent les fonds de 20 à 40 mètres où ils vont séjourner pendant l'été et l'automne.

En septembre, de petits animaux continuent à affluer dans les eaux peu profondes, tandis que les plus grands commencent à s'écarter de cette zone.

En octobre, on ne récolte plus que des animaux de taille moyenne et petite. Ces animaux se retirent à leur tour en novembre. Le mouvement de descente est plus accusé dans la région de la côte basse où les fonds sont plus plats que sur la côte rocheuse.

C'est au large de cette côte, entre Port-Vendres et Cerbère, par 40 à 80 mètres, que les animaux se concentrent.

En décembre, peu d'Élédones sont prises par les chalutiers. Elles se sont éloignées encore un peu de la côte et se trouvent par 60 à 90 mètres.

A la fin de l'année la presque totalité des mâles a atteint la maturité sexuelle. Les femelles les plus retardataires ont de petits œufs, mais celles à grands œufs sont encore assez rares.

Les animaux de taille moyenne arrivent les premiers dans les eaux peu profondes de la côte sableuse. Ils sont suivis, environ un mois plus tard, à la fois par des mâles et des femelles de grande taille et par de jeunes animaux à gonades non développées.

Toutefois, en 1958 et en 1960, les grands animaux sont arrivés les premiers; on les trouvait dès février dans les eaux côtières, alors que ceux de taille moyenne et petite ne sont apparus que dans la deuxième moitié de mars.

Les grands animaux mûrs disparaissent en mai de la zone qu'ils fréquentaient en si grand nombre en mars et avril. Le terrain est laissé aux jeunes animaux. Ceux-ci y passent l'été et l'automne. Ils se retirent de la côte sableuse en novembre et décembre. On les récolte alors au large de la côte rocheuse, par 60 à 90 mètres.

## 5. CROISSANCE

Les mâles qui s'approchent de la côte en février mesurent entre 70 et 90 mm, les femelles entre 85 et 75 mm.

En mars, on récolte des animaux de grande taille mesurant entre 95 et 110 mm. L'importante différence dans la longueur moyenne des animaux adultes de février et mars, ne s'explique pas uniquement par une croissance qui serait considérable pour un seul mois, mais surtout par le fait que les très grands animaux n'arrivent qu'en mars.

En avril, les femelles ont atteint une longueur de 110 à 120 mm, les mâles mesurent entre 105 et 115 mm. Cette population d'animaux ne nous donne pas la possibilité de suivre la croissance.

Il sera plus facile de connaître le taux de croissance chez les animaux juvéniles. Les jeunes mâles qui arrivent en mars mesurent entre 55 et 70 mm. Ils ont atteint 95 à 110 mm en août. Les femelles passent de 50 à 65 mm en mars à 90 à 100 mm en août. Les premiers croissent donc de 40 mm en 5 mois, soit de 8,0 mm par mois. Les secondes grandissent de 35-40 mm dans la même période, soit de 7,0 à 8,0 mm par mois.

On ne peut suivre la croissance au-delà du mois d'août, puisque, comme nous l'avons vu dans le chapitre précédent, la population subit un changement, d'une part, en raison d'un nouvel apport d'animaux de taille relativement petite et d'autre part, en raison de la disparition continue de grands animaux de la zone de pêche.

A partir d'août, la longueur moyenne de la population reste sensiblement la même jusqu'en novembre. Les femelles ont une longueur moyenne de 80 à 90 mm, les mâles de 85 à 95 mm. En décembre finalement, les premières mesurent 90 à 100 mm, les mâles 92 à 103 mm.

Ces animaux qui disparaissent dès septembre sont les mêmes que ceux qui reviennent vers la côte en février et mars pour se rassembler avant de gagner le terrain de la ponte. Leur croissance pendant ces mois d'automne et d'hiver est assez lente.

## 6. AGE ET LONGÉVITÉ

La détermination de l'âge d'*Eledone moschata* est malaisée, puisque la durée exacte de la période de ponte et celle du temps d'incubation sont inconnues.

Les premières femelles mûres sont prises en mars. En mai, elles ont toutes disparu. La ponte doit avoir lieu de mars à juillet, mais peut-être jusqu'en août. Quant au temps d'incubation, il doit être assez long, puisque les œufs d'*Eledone moschata* figurent parmi les plus grands connus. En admettant que l'incubation se poursuive pendant deux à trois mois, les éclosions auraient lieu de mai à septembre-octobre, avec toutefois un maximum en juillet.

Il est probable que les animaux à gonades non développées qui apparaissent en mars sont les premiers éclos de l'année précédente et sont âgés, par conséquent, de 9 mois, mesurant en moyenne 60 à 65 mm. En mai et juin, à l'âge d'un an, ils ont une longueur de 73 à 88 mm; en août, enfin, ils mesurent 90 à 110 mm, âgés alors de 14 mois.

Les animaux à gonades non développées qui se joignent à la population côtière dès août, mais surtout à partir de septembre jusqu'à fin octobre, sont probablement issus des pontes tardives de l'année écoulée. Ils seraient âgés d'un an en septembre-octobre avec une longueur d'environ 70 à 90 mm. On ne peut cependant pas exclure la possibilité que les plus petits d'entre eux proviennent des premières pontes de la même année.

Les animaux qui, en août, à l'âge de 14 mois environ, mesurent entre 90 et 110 mm, se retrouvent en mars à une taille de 120 à 140 mm. Ce seront les premiers à se reproduire.

Les mâles sont mûrs à partir de 15 mois, les femelles seulement à l'âge de 21 mois.

Les animaux issus des pontes tardives ne se reproduiront que vers la fin de la saison de ponte, en juin et juillet.

Si nos déductions sont justes, il faut donc admettre que les *Eledone moschata* vivent au moins deux ans. Il n'est pas exclu que certains exemplaires de très grande taille aient un an de plus, mais nous ne pouvons l'affirmer avec certitude puisqu'ils ne se laissent pas distinguer des animaux de deux ans (diagramme de fréquence de taille).

## 6. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

Les plus petits mâles aptes à la reproduction appartiennent à la classe de 60 mm. Le pourcentage des différents stades de maturation est indiqué dans le tableau 27 pour les tailles de 60 à 140 mm.

Les mâles qui séjournent dans les eaux côtières à partir de mai ne sont jamais mûrs, quelle que soit leur taille, avant le mois de septembre, et dans ce cas encore, un tiers seulement possède des spermatophores. En mai et juin, les testicules ne sont pas développés, même chez les plus grands exemplaires. En juillet,

TABLEAU 27  
POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES CLASSES DE 60 A 140 MM

Classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
60	90,9	6,1	3,0	100,0				
70	61,1	18,5	20,4	94,4	5,6			
80	52,3	4,6	43,1	69,5	25,0	5,5		
90	43,6	4,3	52,1	51,8	17,9	21,4	8,9	
100	52,1	2,7	45,2	37,7	18,1	21,3	22,9	
110	50,9	5,6	43,5	35,6	23,7	10,2	27,1	3,4
120	36,8	3,2	60,0	4,2	20,8	29,2	33,3	12,5
130	16,7	6,3	77,0		7,7	15,4	53,8	23,1
140			100,0					100,0

ils deviennent plus volumineux et peuvent atteindre un diamètre de 20 à 30 mm. La formation des spermatophores commence en août. Le pourcentage des stades de maturation pour les mois de mai à avril est indiqué dans le tableau 28.

TABLEAU 28

Mois	n.m.	Sp.f.	Sp.
V	100,0		
VI	100,0		
VII	100,0		
VIII	98,0	2,0	
IX	44,7	20,0	35,3
X	36,1	13,1	50,8
XI	19,4		80,6
XII	12,5		87,5
I		9,5	90,5
II	26,7		73,3
III	7,9		92,1
IV			

La longueur des spermatophores qui varie entre 15 et 20,5 mm, dépend de la taille du mâle (tableau 29).

TABLEAU 29

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
70	15,0	105	18,0
81	15,3	112	18,2
90	16,0	120	19,0
95	16,5	130	20,2
100	17,0	142	20,5

Le nombre des spermatophores dépend en premier lieu de la période de l'année. Ils sont beaucoup plus abondants chez les animaux récoltés en mars et avril, c'est-à-dire juste avant la période de reproduction que chez ceux recueillis en septembre. Le plus grand nombre de spermatophores, 106, a été compté chez un mâle de 135 mm, en avril.

b) Femelles.

Jusqu'à une longueur de 60 mm, toutes les femelles ont de très petits ovaires contenant des œufs dont la longueur est inférieure à 1 mm. Les plus petites femelles mûres se trouvent dans la classe de 110 mm. Mais dans cette même classe, les femelles à gonades non développées sont encore assez nombreuses (tableau 27).

Les femelles appartenant à la population de mai à juillet n'ont que de très petits œufs, quelle que soit leur taille. Les premières femelles avec des œufs de 3 à 4 mm, sont récoltées en août. En septembre, les plus précoces ont des œufs de 8 à 10 mm; elles sont toutes de grande taille.

Ce n'est qu'en mars que l'on trouve des femelles prêtes à pondre.

Dans le tableau 30, nous avons indiqué pour les mois de mai à avril, la longueur de la plus grande et de la plus petite femelle pour chaque stade de maturation. Ainsi, en septembre par exemple, les femelles de 48 à 92 mm ont des œufs inférieurs à 2,5 mm, les femelles de 76 à 120 mm ont de petits œufs; des œufs moyens ont été trouvés chez les femelles de 115 à 125 mm.

TABLEAU 30  
TAILLES DES FEMELLES AUX DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES MOIS DE MAI A AVRIL

Mois	n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
	mm	mm	mm	mm	mm
V	54- 88				
VI	53-107				
VII	50-115				
VIII	58-117	110-127			
IX	48- 92	76-120	115-125		
X	57-102	70- 93	85-128	100-135	
XI	58- 75	69- 93	85-108	90-110	
XII		80-100	80-112	90-110	
II	65- 68	68- 70	80- 88	100-105	
III	57- 70	67-120	84-105	97-140	120-130
IV	50- 75			90-110	120-140

Les femelles d'*Eledone moschata* arrivées à maturité contiennent outre leurs œufs lisses, mesurant entre 15 et 15,5 mm, un certain nombre d'œufs à différents stades de développement. Une partie de ces œufs mûrit pendant la période où la femelle pond, les moins avancés restant dans l'ovaire. Chez *Eledone moschata*, cependant, un très haut pourcentage d'œufs, 90 à 95 %, arrivent à maturité. Les femelles qui ne pondront que dans 4 à 6 mois (œufs de 11 à 12 mm) sont déjà caractérisées par une relative homogénéité de leurs œufs dont 70 à 80 % ont atteint cette longueur.

Les femelles mûres contiennent entre 280 et 370 œufs. Leur nombre dépend, dans une certaine mesure, de la taille de la femelle.

#### B) ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION

Au printemps 1961, nous avons pu observer, pour la première fois, l'accouplement de notre espèce. Il se passe de la même façon que chez *Eledone cirrosa*.

D'après G. FORT (1941), la fécondation chez *Eledone moschata* aurait lieu, contrairement à ce qui se passe pour *E. cirrosa*, dans la cavité palléale. Or, M. von ORELLI a démontré très récemment (1962) que la fécondation chez *Eledone moschata* se fait également dans l'ovaire même. Les spermatanges de cette espèce, plus petits et ne présentant pas la forme extraordinaire de ceux d'*Eledone cirrosa*, riquent de passer inaperçus dans la masse des œufs (planche III, d).

#### C) PÉRIODE DE PONTE

Les indications relatives à la période de ponte sont très rares. G. C. ROBSON (1932), dans sa monographie, cite uniquement le travail d'E. KORSCHOLT (1893). Cet auteur semble effectivement avoir été le seul à traiter avec certitude de la ponte d'*Eledone moschata*.

La ponte décrite par E. KORSCHOLT a été récoltée en août 1892, près de Rovigno, en Adriatique. Elle contenait des œufs de stades assez avancés. Une autre ponte de cette espèce est connue de Trieste. Elle avait été déposée dans un vase et ramenée avec la mère qui la couvait au mois de juin.

En Adriatique, la période de ponte débute cependant bien plus tôt. Dans le matériel ramené par A. PORTMANN (1937) se trouvent des pontes récoltées près de Rovigno entre le 2 février et le 8 mai. La période de ponte dans cette partie de la Méditerranée commence fin janvier et s'étend jusqu'en juillet.

Dans la Mer Catalane, elle débute sans doute en mars, d'après l'état des œufs ovariens. Elle doit se prolonger jusqu'en juillet.

#### D) PONTE

La ponte décrite par E. KORSCHULT comprenait 130 à 140 œufs (estimation de l'auteur). Aucune indication n'a été donnée sur le nombre d'œufs de la ponte de Trieste.

Les œufs de Rovigno mesuraient 15 mm en moyenne. 15,5 mm est la taille maxima constatée par nous.

D'après E. KORSCHULT, 2 à 4 œufs sont attachés ensemble, leurs tiges étant plus ou moins enroulées en une sorte de filament central. Les œufs sont fixés sur des objets solides (Rovigno : sur une coquille de *Pinna*; Trieste, dans un vase). Les deux pontes ont été ramenées de fonds peu importants.

#### E) LES LARVES

G. JATTA (1896) avait observé que la vie pélagique est abandonnée quand les petits animaux ont atteint une longueur totale de 3 à 4 cm, ce qui correspond à une longueur dorsale du manteau de 10 à 12 mm. On les trouve alors, toujours selon G. JATTA, en grande quantité posés sur des fonds vaseux, au voisinage immédiat de la côte.

D'après S. LO BIANCO, des stades postlarvaires ont été très rarement trouvés dans le plancton d'août à octobre.

Nous n'avons jamais récolté de larves pélagiques d'*Eledone moschata*. La phase planctonique doit être extrêmement courte, puisque les animaux qui ont une longueur de 8 mm à l'éclosion ont déjà adopté la vie benthique des adultes à une taille de 10 à 12 mm.



## VIII. — SEPIA OFFICINALIS

LINNÉ

### INTRODUCTION

Nos recherches nous ont permis de prouver l'existence d'une seule race (ou espèce) de *Sepia officinalis* en Méditerranée. Les résultats de cette étude détaillée seront publiés ultérieurement.

Les deux races (ou espèces) distinguées par de nombreux auteurs (A. LAFONT, 1868, 1869, 1871; L. CUÉNOT, 1917, 1933; G. GRIMPE, 1925; W. ADAM, 1940, 1941) sur les côtes européennes atlantiques n'en forment également qu'une seule (J. VERWEY, communication personnelle et sous presse). Il est fort probable que la *Sepia officinalis* de Méditerranée est identique à celle de l'Atlantique Nord oriental et que, par conséquent, les mers européennes ne sont habitées que par une seule espèce de *Sepia officinalis*. Nous nous limitons cependant dans le chapitre consacré à cette espèce, à la seule *Sepia officinalis* de Méditerranée.

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

*Méditerranée.*

Bassin occidental, bassin oriental, Adriatique.

*Mer Catalane.*

Très commune (L. LOZANO Y REY, 1905; J. G. HIDALGO, 1916; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Sepia officinalis* habite les étages infra et circalittoraux.

Tous les auteurs s'accordent à voir dans *Sepia officinalis* une espèce strictement côtière, ne descendant qu'exceptionnellement au-delà de 150 mètres. Elle marque une préférence pour les fonds sableux et sablo-vaseux.

Dans la région de Port-Vendres, *Sepia officinalis* est pêchée entre 5 et 100 mètres environ.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les 5.500 animaux examinés, parmi lesquels les deux sexes sont représentés en nombre égal, proviennent en majeure partie de la région de pêche de Port-Vendres.

Une autre partie a été récoltée à Sète et au Grau-du-Roi, ainsi que le long de la côte italienne (Livourne, Naples, Messine, Palerme). Environ cinq cents exemplaires ont été étudiés à Chioggia (Haute Adriatique).

Le plus grand mâle avait une longueur de 300 mm, la plus grande femelle mesurait 255 mm.

#### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

En janvier, les Seiches de taille moyenne et grande se tiennent sur des fonds de 30 à 80 mètres. Les mâles ont presque tous la poche de Needham emplie de spermatophores. Peu de femelles sont mûres; elles ont en majorité des œufs moyens.

Les tailles des œufs que nous distinguons chez *Sepia officinalis* sont les suivantes :

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

Dans le courant de février, les plus grandes Seiches, toutes parfaitement mûres, s'approchent du bord où l'on peut, à la fin du mois, les observer à quelques centimètres de profondeur, occupées à leurs jeux pré-nuptiaux.

Les mâles précèdent les femelles de huit à dix jours.

Les animaux de taille moyenne se trouvent plus éloignés de la côte, entre 20 et 60 mètres.

De petites Seiches à gonades non développées sont pêchées entre 50 et 80 mètres. Elles vivaient, le mois précédent, dans des eaux un peu plus profondes.

En mars, les animaux de taille moyenne pénètrent également dans les eaux littorales (jusqu'à 0,5 mètre). Les mâles sont mûrs, les femelles les moins avancées ont de grands œufs.

Les petites Seiches sont alors prises sur les fonds de 30 à 60 mètres.

A partir d'avril et, après des hivers doux, dès la fin mars, on capture les Seiches dans les nasses immergées à quelques mètres de profondeur, le long des plages sableuses.

Afin d'attirer les femelles en quête d'un support pour y attacher les œufs, les pêcheurs garnissent les nasses d'une plante de la famille des Anacardiacees, *Pistacia lentiscus* L. Les plus grandes Seiches entrent les premières dans les nasses.

Les petits animaux se sont également rapprochés du bord, échappant ainsi aux filets des chalutiers. Leurs gonades montrent des signes très nets de développement.

Quelques individus à gonades réduites sont pêchés assez loin de la côte, entre 80 et 100 mètres de profondeur.

En mai, toutes les Seiches mûres ou en état de maturation fort avancée se tiennent en-deçà des fonds de 40 à 50 mètres. Les très grands animaux qui ont pondu les premiers, ont déjà disparu des eaux côtières.

Au large, sur les fonds de 70 à 100 mètres, les chalutiers prennent toujours quelques spécimens de taille moyenne et petite, à gonades non développées.

C'est généralement en juin que le nombre de Seiches prises dans les nasses est le plus important. La longueur moyenne des individus constituant cette population littorale a sensiblement baissé par rapport au mois précédent, en raison du départ des animaux de grande taille.

Les animaux non mûrs affectionnent les fonds de 50 à 80 mètres; ils sont plus nombreux qu'en mai.

En juillet, le nombre des mâles mûrs est de deux à trois fois supérieur à celui des femelles. Ces dernières quittent donc les eaux littorales avant les mâles. Les Seiches à organes génitaux non développés sont devenues très nombreuses; au cours de ce mois, elles commencent à peupler les fonds côtiers peu à peu abandonnés par les animaux qui se sont reproduits.

Vers la fin du mois d'août, les dernières Seiches venues au printemps dans les eaux littorales retournent en profondeur. Elles sont remplacées par les animaux à gonades non ou peu développées.

Les animaux arrivés à la côte en été séjournent dans les eaux littorales jusqu'à fin novembre ou début décembre et gagnent ensuite des fonds plus importants, qui excèdent toutefois rarement 120 mètres.

Au moment où ils se retirent, les mâles sont en grande partie pourvus de spermatophores. Les femelles les plus avancées ont de grands œufs, alors que la majorité n'a encore que des œufs moyens ou petits.

Les *Sepia officinalis* de la Mer Catalane effectuent donc de légers déplacements verticaux. Les animaux mûrs ou en état de maturation avancée viennent dès février dans les eaux côtières en vue de la ponte. Les mâles précèdent les femelles de quelques jours. Des animaux plus petits à gonades en cours de développe-

ment pénètrent en mars et avril dans les eaux peu profondes. Les grands animaux se reproduisent les premiers et gagnent ensuite des fonds plus importants.

Des animaux à gonades non développées se prennent au printemps entre 70 et 100 mètres. Ils se rapprochent de la côte en été, séjournent dans les eaux littorales jusqu'au début de l'hiver et gagnent à leur tour des fonds plus profonds.

## 5. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ.

En raison d'une période de ponte très étendue et du fait qu'au printemps et en été, les animaux de taille différente se mélangent en se rapprochant de la côte, il est très difficile de suivre la croissance.

Il est toutefois possible de voir dans quelle mesure grandissent les animaux qui séjournent dans les eaux côtières en automne.

En juillet, les jeunes femelles à gonades non développées mesurent 83 mm (75-90); en septembre, elles ont une longueur de 110 mm (100-120) et en décembre, elles mesurent 152 mm (140 à 165).

En cinq mois, elles ont grandi de 69 mm, soit de 13,8 mm par mois. De décembre à avril, elles croissent de 35 mm, soit de 8,75 mm par mois. D'autres femelles, mesurant 110 mm (100-120) en juillet auront atteint 175 mm (160-183) en décembre. Leur taux de croissance s'élève à 13 mm par mois.

Les mâles passent de 80 mm (70-91) en juillet à 107 mm (96-116) en septembre et 150 mm (138-164) en décembre. Ils grandissent de 70 mm en cinq mois, soit de 14 mm par mois. Dans la période de décembre à avril, leur croissance est de 42 mm, soit de 10,5 mm par mois.

La croissance est plus lente en hiver qu'en automne. Comme nous venons de le voir à propos d'*Eledone cirrosa*, le rythme de la croissance n'est pas principalement fonction de la température mais de l'état physiologique des animaux; la croissance est en effet plus lente pendant la maturation des gonades, processus qui se déroule chez *Sepia officinalis*, et en particulier chez les femelles, en hiver.

A l'éclosion, les Seiches ont une longueur de 10 mm environ. A l'âge d'un mois, elles mesurent de 25 à 30 mm. Ces mesures ont été faites sur des animaux élevés en aquarium. Il n'a pas encore été possible de garder les animaux au-delà de huit semaines, ils mesurent alors de 35 à 40 mm. La croissance initiale est très rapide.

Des Seiches nées en décembre et février dans l'étang de Thau avaient en juillet une longueur de 60 à 85 mm; elles étaient alors âgées de six mois en moyenne.

A l'âge de onze mois, les Seiches ont une longueur de 120 à 140 mm. Les animaux âgés de deux ans mesurent environ 200 mm. Les plus grands mâles, d'une longueur de 300 mm, ont un peu plus de trois ans, les plus grandes femelles, mesurant 250 mm, près de trois ans.

La croissance est plus rapide pendant la première année que pendant la deuxième, le ralentissement étant plus accusé chez les femelles que chez les mâles.

Seule une partie de la population atteint l'âge de trois ou même quatre ans. La durée de vie moyenne doit être de deux ans à trente mois.

D'après J. KRISTENSEN (1959), les Seiches vivent au moins trois ans, puisque des femelles de trois générations participent aux migrations dans les eaux côtières néerlandaises.

## 6. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) *Mâles.*

Les plus petits mâles mûrs récoltés dans la région de Port-Vendres appartiennent à la classe de 80 mm. Dans l'étang de Thau, nous avons recueilli des mâles pourvus de spermatophores d'une longueur de 60 mm seulement.

Au-dessus de 150 mm, tous les mâles sont mûrs. Le tableau 31 donne le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 80 à 250 mm (valeurs moyennes des années 1954-1958).

On récolte pendant toute l'année des mâles avec des spermatophores. Le mois de septembre excepté, ceux-ci sont bien plus nombreux que les mâles non mûrs. En août, les derniers mâles qui se sont reproduits quittent les eaux côtières, alors que les animaux à gonades réduites qui se sont approchés de la côte en été, mûrissent pendant l'automne. A la fin de l'année, plus de 80 % des mâles sont mûrs.

Le tableau 33 indique le pourcentage des différents stades de maturation pour chaque mois (valeurs moyennes des années 1954-1957).

TABLEAU 31

POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES CLASSES DE 80 A 250 MM

Classe	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
mm								
80	84,6	10,2	5,2	95,7	4,3			
90	54,7	12,0	33,3	97,2	1,4	1,4		
100	32,4	6,3	61,3	85,2	12,5		2,3	
110	20,6	2,3	77,1	63,3	16,7	8,9	3,3	7,8
120	12,5	2,8	84,7	34,4	26,7	20,0	6,7	12,2
130	6,9	2,0	91,1	25,8	29,2	16,8	8,0	20,2
140	5,2	4,2	90,6	11,9	20,8	17,8	25,7	23,8
150	3,9		96,1	18,8	34,1	22,4	16,5	8,2
160			100,0	16,3	31,2	23,8	10,0	18,7
170			100,0	23,5	29,6	29,6	7,4	9,9
180				7,0	20,9	41,9	11,6	18,6
190				7,1	10,7	21,4	32,1	28,7
200				3,5	17,2	13,8	6,9	58,6
210				8,0	12,0	28,0	12,0	40,0
220					12,5	25,0	12,5	50,0
230						20,0		80,0
240					50,0			50,0
250							10,0	90,0

La longueur des spermatophores varie entre 7 et 16 mm; elle dépend de la taille du mâle (tableau 32).

TABLEAU 32

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
80	8	180	12
100	9	200	13
120	10	220	14
150	10	250	16
165	11	300	16

b) Femelles.

Les plus petites femelles mûres ont une longueur de 110 mm. On trouve dans toutes les classes, jusqu'aux plus grandes, un certain pourcentage de femelles dont les œufs ne sont que de taille

petite ou moyenne (tableau 31), en raison du fait qu'une partie des femelles ne se reproduit que dans la deuxième ou même la troisième année de leur vie.

Le diamètre des œufs varie entre 7 et 9 mm. Les petites femelles qui pondent en été ont des œufs de 7 mm de diamètre, alors que ceux des grandes femelles du printemps atteignent 8 et 9 mm.

TABLEAU 33  
POURCENTAGE DES STADES DE MATURATION  
POUR LES DIFFÉRENTS MOIS  
(VALEURS MOYENNES DES ANNÉES 1954-1958)

Mois	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
I	6,0		94,0	2,3	4,5	68,2	11,4	13,6
II	32,5		67,5	25,0	13,0	20,0	8,0	34,0
III	34,1		65,9	27,3	2,2	9,1	34,1	27,3
IV	10,0		90,0	18,8	15,6	6,3	6,2	53,1
V	6,9		93,1	9,8	2,4	12,2	12,2	63,4
VI	13,8		86,2	14,3		12,2	14,3	59,2
VII	10,2	3,8	86,0	44,2	3,5	10,5	17,4	24,4
VIII	38,5	7,7	53,8	67,4			17,4	15,2
IX	68,5	5,7	25,8	96,2				3,8
X	20,8	6,5	72,7	71,0	28,6	0,4		
XI	21,8	5,0	73,2	47,5	32,8	16,4	3,0	0,3
XII	14,7	4,2	81,1	19,0	24,1	41,8	15,1	

Le nombre d'œufs mûrs dépend également de la taille des femelles (tableau 34).

TABLEAU 34

Longueur du manteau	Nombre d'œufs lisses	Nombre d'œufs non mûrs	
mm			
232	550	80 entre 8,0 et 9,0 mm,	380 entre 1,0 et 7,0 mm
191	480	50 — 7,0 et 8,0 —	270 — 1,0 et 7,0 —
179	460	120 — 6,0 et 7,5 —	250 — 1,0 et 7,0 —
172	375	140 — 6,0 et 7,0 —	500 — 1,0 et 6,5 —
160	355	110 — 5,0 et 6,0 —	400 — 1,0 et 6,0 —
150	235	170 — 5,0 et 7,0 —	400 — 1,0 et 5,0 —
147	225	70 — 5,5 et 6,5 —	350 — 1,0 et 6,0 —
144	275	80 — 5,0 et 6,0 —	400 — 1,0 et 6,0 —
143	215	80 — 5,5 et 6,5 —	250 — 1,0 et 6,0 —
133	135	85 — 5,5 et 6,5 —	350 — 1,0 et 6,5 —
112	160	80 — 5,0 et 6,0 —	250 — 1,0 et 6,0 —
95	2	45 — 5,0 et 6,0 —	350 — 1,0 et 5,5 —

La taille des glandes nidamentaires est fonction du degré de développement des gonades et de la longueur de la femelle, comme le démontre le tableau 35.

TABLEAU 35

Longueur du manteau mm	Diamètres des plus grands œufs mm	Nombre d'œufs mûrs	Poids des glandes nidamentaires g
232	9,0	550	72
216	8,0	240	65
212	5,0		35
210	8,0	450	52,5
210	4,0		26
200	8,0	510	67,5
191	8,0	480	50,7
186	8,0	440	45,5
174	6,0		25
172	1,0		17
160	7,5	355	35
147	7,0	225	26
145	7,0	250	30
138	7,0	300	27
138	7,0	10	14
112	6,0		13
95	6,0		4,5
92	4,5		1,7

## B) ACCOUPLEMENT

Les jeux pré-nuptiaux et l'accouplement de *Sepia officinalis* ont fait l'objet de plusieurs études, parmi lesquelles nous citerons celles de L. JOUBIN (1888), G. GRIMPE (1926), H. HERTLING (1929) et R. BOTT (1938). Le travail le plus approfondi, consacré à l'ensemble des problèmes d'éthologie de la reproduction, est dû à L. TINBERGEN (1939). Quelques-unes de ses observations ont été contestées par la suite. Nous avons eu maintes fois l'occasion d'assister à l'accouplement et aux jeux qui le précèdent, soit en aquarium, soit dans l'ancien vivier du Laboratoire Arago. Nos observations confirment celles de L. TINBERGEN. Nous n'en donnerons, dans le cadre de ce travail, qu'un bref résumé.

A l'état de repos, mâles et femelles se ressemblent beaucoup par leurs couleurs où les tons gris et bruns dominant. Les mâles, excités pendant la période de reproduction, présentent un aspect tout à fait caractéristique : des bandes blanches et noires recouvrent le dos et les bras ventraux, donnant ainsi l'impression d'une peau

zébrée. Chez la femelle en état d'excitation, les mêmes bandes se manifestent, mais elles sont beaucoup moins nettes, le blanc étant plutôt grisâtre et le noir moins profond. Les bras ventraux, plus courts, sont moins vivement colorés.

Lors des jeux pré-nuptiaux, le mâle prend une position caractéristique qui est aussi une attitude d'intimidation. Il nage vers une autre Seiche, s'arrête devant elle, écarte un des bras ventraux, signalant ainsi son désir d'accouplement. Si la Seiche approchée est une femelle et si celle-ci ne prenant pas la fuite, manifeste donc, en quelque sorte, son accord, le mâle prend position au-dessus d'elle et la suit dans tous ses déplacements. Puis il saisit la tête de la femelle et fait passer les spermatophores sur le côté ventral de la membrane buccale de sa partenaire.

A. LAFONT (1869) déclare avoir trouvé des spermatophores dans la cavité palléale des femelles. L. TINBERGEN cependant affirme n'avoir jamais vu d'autre mode d'accouplement que celui que nous venons de décrire, c'est-à-dire la position « tête contre tête ». Parmi les centaines de femelles que nous avons ouvertes, aucune n'avait de spermatophores dans la cavité palléale.

Les œufs munis de leurs enveloppes sortent par l'entonnoir et passent directement dans le canal que forme la femelle par la réunion de ses huit bras. La fécondation a lieu dans ce canal lui-même.

#### C) PÉRIODE DE PONTE

Dans la région de Port-Vendres, des pontes ont été récoltées de février à septembre. Des femelles mûres se trouvent à partir de janvier jusqu'en septembre et quelques rares retardataires même en novembre.

Dans l'étang de Thau, des Seiches ont pondu, en 1955/56, de novembre à février. On peut donc considérer que dans la Mer Catalane et le golfe du Lion, la période de ponte dure pratiquement toute l'année, avec toutefois un net maximum d'avril à juillet.

#### D) LIEU DE PONTE

Les pontes sont déposées dans les eaux littorales, sur des fonds sableux ou sablo-vaseux de 1 à 30 mètres de profondeur environ. Les animaux attachent de préférence leurs œufs sur des objets solides de forme allongée, telle précisément *Pistacia lentiscus* dont sont garnies les nasses.

#### E) PONTE

Les grands amas d'œufs récoltés dans les nasses proviennent de plusieurs femelles. Il est bien connu que ces animaux déposent

leurs œufs à un endroit où une autre femelle a déjà accroché les siens (la figure *e* de la planche III représente une petite ponte). Des expériences en aquarium ont démontré qu'une Seiche qui a le choix entre une branche vide et une autre déjà garnie d'œufs, se dirige toujours vers cette dernière (L. TINBERGEN; contrôlé par nous).

A. RUSSO (1926) avait récolté jusqu'à 7 kilogrammes d'œufs dans une seule nasse. Il a calculé pour la région de Catania (Sicile), un total de 23 millions d'œufs par « saison de nasses » (mars-juin).

Une seule femelle dépose entre 200 et 550 œufs. Elle pond pendant plusieurs jours; les heures de ponte alternent avec des heures de repos.

Il n'existe pas de soins maternels. Une fois tous les œufs déposés, la femelle se désintéresse totalement de sa ponte.

#### F) TEMPS D'INCUBATION

La durée du temps d'incubation dépend de la température (tableau 36).

TABLEAU 36

Température moyenne	Temps d'incubation jours
21,4° C	31
18,4	47
17,2	52
15,9	69
15,0	87

#### G) LES JEUNES SEICHES

Les animaux qui viennent d'éclore mesurent 10 mm environ. Leur sépion est pourvu de 8 à 11 stries d'accroissement.

Les jeunes Seiches adoptent immédiatement la vie benthique des adultes, sans passer par un stade planctonique. Pendant le jour, elles s'ensablent, comme le font les adultes.

Après avoir absorbé ce qui reste du sac vitellin (1 à 3 jours), elles commencent à chasser des *Mysis* (J. M. WELLS, 1958, observations en aquarium), qui constituent également leur principale nourriture en mer.

## IX. — SEPIA ORBIGNYANA

FÉRUSSAC

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Limite septentrionale : Manche (A. M. NORMAN, 1890).

France (P. FISCHER, 1867; L. JOUBIN, 1920; L. CUÉNOT, 1927).

Espagne (J. G. HIDALGO, 1916).

Côtes africaines (H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906; C. CHUN, 1913; W. ADAM, 1960).

#### *Atlantique Sud.*

Côtes africaines, jusqu'à 16°30' S (W. ADAM, 1952).

#### *Méditerranée.*

Tout le bassin occidental.

#### *Mer Catalane.*

Espèce commune (L. LOZANO Y REY, 1905; J. G. HIDALGO, 1916; J. MAGAZ, 1934; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Sepia orbignyana* habite l'étage inférieur du système littoral. Elle ne descend pas au-delà de 400-450 mètres dans le bathyal.

H. FISCHER et L. JOUBIN l'ont récoltée sur la côte africaine entre 140 et 235 mètres. Les exemplaires de l'Afrique du Sud proviennent de fonds vaseux ou sablo-vaseux de 116 à 430 mètres.

J.-B. VERANY remarque que l'on trouve *Sepia orbignyana* toute l'année sur fond vaseux, souvent en compagnie d'*Eledone cirrosa*, mais que l'on ne la rencontre jamais près de la côte. R. DIEUZEIDE indique une profondeur de 200 à 450 mètres avec cependant un maximum d'abondance entre 200 et 250 mètres.

Les *Sepia orbignyana* de la région de Port-Vendres ont été recueillies sur des fonds de 50 à 370 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés, 910 mâles et 820 femelles, proviennent en grande partie de la région de pêche de Port-Vendres. Cependant, notre matériel comprend également un certain nombre d'animaux capturés à Rosas. Le plus grand mâle mesurait 96 mm, la plus grande femelle avait une longueur de 120 mm.

#### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE, CROISSANCE ET AGE

Bien qu'elle se trouve dans une zone assez étendue, entre 70 et 370 mètres, *Sepia orbignyana* semble nettement préférer les fonds vaseux et sablo-vaseux de 80 à 150 mètres.

L'espèce ne paraît pas effectuer de migration. Les lieux de ponte sont identiques à ceux qu'elle habite en dehors de la saison de reproduction. Les jeunes animaux ne viennent pas dans les eaux côtières comme c'est le cas pour de nombreux autres Céphalopodes.

La population, présente toute l'année sur les mêmes fonds, est composée d'animaux dont la taille et l'état de maturation sont fort différents; ils ne manifestent aucune tendance à constituer des groupes d'individus du même âge, voire de la même taille.

Nous avons été néanmoins frappée par la composition de cette population. On constate fréquemment, en effet, que parmi les animaux ramenés dans un coup de chalut, l'un des sexes domine très nettement, c'est-à-dire qu'il y a un très grand nombre de mâles et peu de femelles ou réciproquement. Mais chez *Sepia orbignyana*, il n'existe pas de relation entre la distribution des sexes et la profondeur ou la nature du fond habité par chacun d'eux. De deux coups de chalut consécutifs, donnés au même endroit, le premier peut ramener beaucoup plus de mâles que de femelles, alors que le second ne rapporte que des femelles. Il faut donc conclure que les sexes vivent de préférence séparés en petits groupes, mais qu'ils affectionnent les mêmes fonds.

Le fait même qu'il ne se forme pas de groupes d'animaux de taille semblable, que l'on pourrait suivre isolément, et d'autre part l'existence d'une période de ponte très étendue, compliquent singulièrement l'étude de la croissance.

En février, nous n'avons récolté que des animaux de taille assez grande; les mâles mesuraient 70-80 mm, les femelles 88-95 mm.

En mars, la pêche est plus variée; les *Sepia* de taille moyenne sont particulièrement nombreuses. Les mâles ont une longueur de 57 à 65 mm. Chez les femelles, le diagramme de fréquence de taille révèle deux maxima. Les plus grandes femelles, d'une longueur de 92 à 100 mm sont probablement les mêmes que celles observées en février. Les plus petites mesurent entre 57 et 64 mm. Mais en avril déjà, il n'est plus possible de suivre distinctement les deux groupes.

En mai, des animaux de petite taille apparaissent dans les chaluts. En ce qui concerne les femelles, il est probable que la population ne subit pas de changement jusqu'en juillet. Ce n'est

qu'en août qu'un nouvel apport d'animaux de très petite taille sur les fonds de 80 à 150 mètres fait baisser de nouveau la valeur de la longueur moyenne des femelles (mai, 52-67 mm; juin, 69-77 mm; juillet, 76-83 mm). D'août à décembre, la longueur des femelles varie entre 64 et 88 mm (août, 75-80 mm; septembre, 77-84 mm; octobre, 68-74 mm; novembre, 62-69 mm; décembre, 65-71 mm).

Peu de conclusions concernant la vitesse de croissance peuvent être tirées de ces chiffres. Les grandes femelles grandissent de 4 à 5 mm de février à mars. De mai à juillet, elles croissent de 14 à 16 mm. Il est probable que leur vitesse de croissance est supérieure à celle des mâles, puisqu'elles atteignent une taille plus importante.

Il faut renoncer à déterminer l'âge. Quant à la durée de la vie, il est également difficile de se prononcer. Compte-tenu de la taille maxima de l'espèce et de celle qui correspond à la maturité sexuelle, on peut penser qu'elle ne dépasse pas un an et demi.

## 5. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

La formation des spermatophores commence chez les exemplaires de la classe de 40 mm. Mais quelques mâles de cette taille sont déjà aptes à la reproduction. A 70 mm, la quasi totalité est mûre. Le tableau 37 donne le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 30 à 70 mm (valeurs moyennes des années 1954-1959).

TABLEAU 37

Classe	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
mm								
30	100,0			100,0				
40	80,6	12,9	6,5	100,0				
50	26,8	14,7	58,5	100,0				
60	3,5	5,4	91,1	46,0	13,9	17,5	22,6	
70		0,8	99,2	6,0	13,0	40,0	26,0	15,0
80			100,0	0,7	0,7	10,6	23,9	64,1
90						3,7	13,8	82,5
100							23,1	76,9
110								100,0
120								100,0

Il y a des mâles aptes à la reproduction pendant toute l'année.

Le tableau 39 indique le pourcentage des différents stades de maturation pour les mois de février à novembre.

La longueur des spermatophores varie entre 5 et 11 mm. D'une façon générale, les spermatophores sont plus longs chez les grands mâles que chez les petits, mais la relation n'est pas très rigoureuse (tableau 38).

TABLEAU 38

Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm	Longueur du manteau mm	Longueur des spermatophores mm
43	5,0	76	9,5
52	6,5	80	10,0
55	6,0	82	10,5
60	8,0	87	11,0
65	9,0	96	10,0
70	8,5	96	10,0
70	8,5	96	11,0

Puisque l'espèce se reproduit toute l'année, il n'existe pas de rapport entre le nombre des spermatophores et la saison. C'est cependant en mars que la réserve semble être la plus grande; des mâles avec 100 à 150 spermatophores ne sont pas rares.

b) Femelles.

Jusqu'à la classe de 50 mm, toutes les femelles ont des gonades non développées, contenant tout au plus de très petits œufs.

Pour les œufs de *Sepia orbignyana*, nous distinguons les tailles suivantes :

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

Le processus de la maturation des œufs est assez rapide puisque, parmi les femelles de 60 mm, un bon nombre a déjà des œufs moyens ou même grands. Les plus petites femelles aptes à la reproduction appartiennent à la classe de 70 mm (tableau 37).

TABLEAU 39

POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES MOIS DE FÉVRIER A NOVEMBRE

Mois	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
II			100,0				45,5	54,5
III	4,2	8,3	87,5	20,8	20,8	29,2	16,7	12,5
IV			100,0	11,1	11,1	55,6		22,2
V	6,4	6,4	87,2	22,6	15,1	28,3	20,8	13,2
VI			100,0		7,2	35,7	35,7	21,4
VII			100,0		6,7	13,3	43,3	36,7
VIII		5,3	94,7	12,7	3,7	6,7	11,9	65,0
IX	1,1		98,9		4,0	22,0	36,0	38,0
X	47,1	8,8	44,1	28,3	6,5	8,7	7,6	48,9
XI	35,6	14,4	50,0	46,9	12,7	12,3	7,8	20,3

On récolte pendant toute l'année des femelles mûres. Elles sont particulièrement nombreuses de juin à octobre, mais également en février (tableau 39).

La taille des œufs mûrs, variant de 7,0 à 9,0 mm, dépend de la longueur des femelles (tableau 40).

TABLEAU 40

Longueur du manteau	Diamètre des œufs	Longueur du manteau	Diamètre des œufs
mm	mm	mm	mm
74	7,0	100	9,0
80	7,2	105	9,0
85	7,8	110	8,8
90	8,2	118	9,0
94	8,5		

Il est difficile de mettre en évidence une relation entre le nombre d'œufs lisses et la taille des femelles, puisque la période de ponte dure pratiquement toute l'année. Une femelle mûre peut avoir déposé une partie de ses œufs au moment de la capture. Le plus grand nombre d'œufs que nous ayons pu compter est de 113, chez une femelle de 91 mm, prise au début d'octobre.

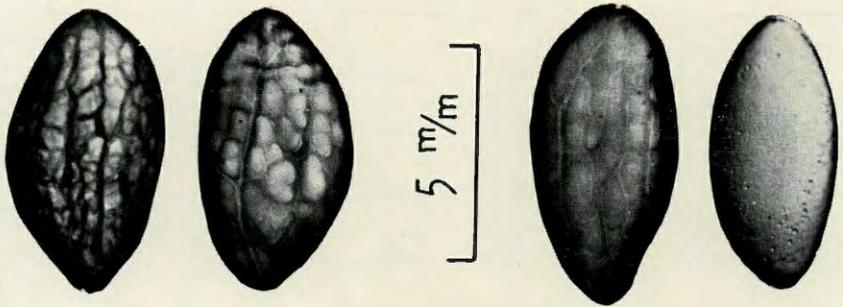


Fig. 3. — Derniers stades de la maturation d'un œuf. Le système réticulé disparaît peu à peu; l'œuf à droite, entièrement lisse, est prêt à être déposé.

#### B) ACCOUPLEMENT

L'accouplement de *Sepia orbignyana* n'a jamais été observé en aquarium. Il doit s'accomplir de la même façon que chez *Sepia officinalis* puisque nous n'avons jamais trouvé, parmi les centaines de femelles mûres, une seule qui possède des spermatophores dans la cavité palléale. Les spermatophores sont attachés à la membrane buccale; les spermatozoïdes sont mis en réserve dans la bourse copulatrice.

#### C) PÉRIODE DE PONTE

Nous savons déjà que *Sepia orbignyana* peut, en principe, se reproduire toute l'année. Le nombre absolu de femelles mûres est particulièrement élevé de juin à octobre. Les pontes doivent donc être plus fréquentes pendant cette période que durant les autres mois.

#### D) LIEU DE PONTE

*Sepia orbignyana*, pour déposer ses œufs, déprime légèrement les tissus d'Éponges qui vivent par 80 à 130 mètres de profondeur environ, à la limite de la vase côtière et du détritique du large.

Les pontes sont très rarement récoltées. Nous n'en avons vu que trois en cinq ans. Elles provenaient des endroits suivants :

Mai 1954	Est des Cannalots, par 95 mètres
Juin 1959	Plateau de Roland, par 110 à 125 mètres
Octobre 1959	Ouest des Cannalots, par 70 à 90 mètres

G. JATTA a signalé une ponte récoltée en profondeur près de Capri et de nombreux œufs déposés dans des Éponges; tous ont été décrits par lui comme provenant de *Sepia elegans*.

#### E) PONTE

Les œufs, nous l'avons vu, sont déposés dans le parenchyme des Éponges, et isolément. Ils sont plus allongés que ceux de *Sepia officinalis*; leur enveloppe est blanchâtre ou grise. L'Éponge ayant un rôle protecteur, l'enveloppe des œufs de *Sepia orbignyana* est moins épaisse que celle de *Sepia officinalis*. Par contre, le chorion est extrêmement dur. Les glandes nidamentaires sont, toutes proportions gardées, bien moins volumineuses que chez la Seiche commune.

Le plus grand nombre d'œufs trouvés par nous dans une Éponge était de 28 (ponte de juin 1959). Ce nombre ne correspond pas à une ponte entière déposée par une femelle. En effet, celles-ci peuvent avoir jusqu'à 110 œufs mûrs.

La durée du temps d'incubation est inconnue. Chez une des pontes recueillies, les œufs venaient d'être perforés, les jeunes Seiches étaient sorties; une autre ponte ne s'est pas développée et les embryons de la troisième ont attendu 18 jours à partir du stade XI jusqu'à l'éclosion, à une température moyenne de 17°9 C.

Les points sont les points récoltés. Nous n'en avons eu que trois en tout. Elles proviennent des cailloux suivants :

- Mai 1922      For des Canalisés, par 92 mètres
- Juin 1922      Plateau de Roland, par 110 à 125 mètres
- Octobre 1922    Ouest des Canalisés, par 70 à 90 mètres

Il faut à signaler une petite réaction en profondeur près de Cayrol et de nombreux autres dépôts dans les régions; tous ont été décrits par lui comme provenant de l'événement.

### Et Points

Les seuls nous l'avons vu, sont déposés dans le panache des dépôts et isolément. Ils sont plus allongés que ceux de leur époque; leur enveloppe est blanche ou gris. L'époque pour un être possible, l'enveloppe des rails de l'événement est moins épaisse que celle de l'événement. Par contre, le contenu est extrêmement dur. Les grains microscopiques sont tous en position verticale, bien moins verticalement que chez la série commune.

Le plus grand nombre d'entre eux par nous dans une Époque par de 28 (point de juin 1922). Ce nombre ne correspond pas à une seule époque déposée par une seule. En effet, celles-ci peuvent avoir jusqu'à 100 rails.

La durée du temps d'incubation est inconnue. Chez une des séries récoltées, les rails venaient d'être percés. Les jeunes rails étaient saisis; une seule pointe ne s'est pas développée et les autres de la même ont attendu 14 jours à partir du stade XI jusqu'à l'événement à une température moyenne de 17°C.

## X. — SEPIA ELEGANS D'ORBIGNY

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Grande-Bretagne (J. G. JEFFREYS, 1869; A. MASSY, 1909; A. C. STEPHEN, 1944).

France (L. JOUBIN, 1920; L. CUÉNOT, 1927).

Espagne (A. A. GIRARD, 1892; H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906).

Côtes africaines (H. FISCHER et L. JOUBIN; G. C. ROBSON, 1926; P. DESBROSSES, 1938; W. ADAM, 1960).

#### *Atlantique Sud.*

Afrique du Sud (W. ADAM, 1952).

#### *Méditerranée.*

Toute la Méditerranée et Adriatique.

#### *Mer Catalane.*

Très commun (L. LOZANO Y REY, 1905; J. MAGAZ, 1934; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Sepia elegans* habite l'étage circalittoral et la zone supérieure du système bathyal.

Sur les côtes de Grande-Bretagne, l'espèce a été trouvée entre 80 et 200 mètres, sur les côtes françaises, entre 60 et 140 mètres. Les spécimens du Sénégal proviennent de fonds de 145 à 250 mètres et ceux de l'Afrique du Sud ont été récoltés par 80 à 430 mètres sur fond vaseux, sablo-vaseux et sableux.

En Méditerranée, l'espèce a été signalée entre 20 et 250 mètres.

R. DIEUZEIDE l'a recueillie sur des fonds de 100 à 250 mètres, sur la côte algérienne.

Dans la Mer Catalane, *Sepia elegans* s'approche davantage de la côte que *Sepia orbignyana*, elle est fréquemment récoltée jusqu'à 40 et parfois 30 mètres. Par contre, son aire de répartition vers les fonds plus importants ne semble pas s'étendre au-delà de 250 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés proviennent de la région de pêche de Port-Vendres. Un certain nombre a été récolté à Rosas et à Palerme. Parmi les *Sepia elegans* recueillis pendant cinq ans, les femelles étaient plus nombreuses que les mâles (2 570 femelles pour 1 570 mâles). Le plus grand mâle avait une longueur de 62 mm; la plus grande femelle mesurait 76 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Sepia elegans* est un des Céphalopodes les plus communs de la région de pêche de Port-Vendres. Elle est présente toute l'année dans des eaux plus ou moins côtières, mais son abondance est sujette à des variations considérables au cours des saisons.

En février, peu de *Sepia elegans* sont pêchées. Les chalutiers qui travaillent dans les eaux littorales, comme ceux qui tirent leurs filets entre 100 et 200 mètres, n'en ramènent guère plus d'une douzaine à chaque sortie. D'après les observations faites à Rosas, l'espèce semble également rare pendant ce mois.

Au cours du mois de mars, *Sepia elegans* apparaît en nombre important sur les fonds de 70 à 180 mètres environ.

En avril et mai, on les prend en abondance entre 40 et 100 mètres.

En juin et surtout en juillet, elle se rapproche davantage de la côte; on ne la récolte plus qu'en exemplaires isolés au-delà de 80 à 100 mètres. Si quelques individus s'avancent dans les eaux peu profondes (20 à 30 mètres), le gros de la population montre cependant une très nette préférence pour les fonds vaseux se situant entre 40 et 70 mètres.

En août et septembre, les animaux séjournent toujours dans les mêmes eaux côtières; ils y sont extrêmement abondants.

En octobre, un léger mouvement de descente paraît s'amorcer. Les animaux envahissent les fonds de 60 à 100 mètres environ; ils sont devenus plus rares dans les eaux très côtières.

C'est en octobre, alors que les animaux commencent à se retirer, que les pêches ont été les plus fructueuses, probablement du fait d'une certaine concentration lors de la descente. Des coups de chalut de deux heures ont souvent ramené plus de 200 exemplaires (maximum 720 exemplaires).

En novembre et décembre, les animaux gagnent des fonds de 100 à 250 mètres.

*Sepia elegans* monte au printemps dans les eaux de 40 à 100 mètres; elle se rapproche davantage de la côte en été, séjourne dans les eaux littorales jusqu'en octobre et se retire au-delà des fonds

de 100 mètres. A vrai dire, on perd l'espèce de vue pendant les mois d'hiver; elle n'est rapportée qu'en petit nombre des fonds de 100 à 250 mètres. Se retire-t-elle dans des eaux plus profondes encore? Notons cependant que les chalutiers de Rosas qui pêchent les grandes crevettes n'en ramènent pas.

Le mouvement de remontée et de descente est effectué par l'ensemble de la population. Celle-ci est hétérogène pendant toute l'année. Les animaux ne manifestent pas de tendance à l'isolement dans des groupes d'individus du même âge, voire de taille égale.

### 5. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

Nous nous heurtons en traitant de la croissance de cette espèce aux mêmes difficultés que pour *Sepia orbignyana*, à savoir que dans la population que l'on peut suivre de février à novembre il n'y a pas de groupes d'animaux du même âge.

En février, les quelques *Sepia elegans* récoltées sont assez grandes. En mars, les animaux sont de moyenne et grande taille. En avril, de très nombreux animaux apparaissent dans les chaluts. Les plus petits appartiennent à la classe de 15 mm. Puis, jusqu'en juillet-août, il ne paraît pas y avoir un autre apport de très jeunes Seiches. En septembre et surtout en octobre celles-ci sont de nouveau très abondantes sur les fonds de pêche de Port-Vendres.

Il est donc possible de suivre pendant quelques mois (avril-juillet, octobre-décembre) une partie de la population et ainsi de se faire une idée approximative de la croissance pendant ces périodes.

En avril 1957, les femelles mesuraient 40 mm, en août elles avaient 59 mm. En quatre mois elles avaient donc grandi de 19 mm, soit d'environ 5 mm par mois.

En 1954, les grandes femelles sont passées de 55 mm en mai à 62 mm en juillet (7 mm en deux mois) et pendant la même période, en 1957, elles ont grandi de 8 mm.

Quant aux femelles plus petites, leur croissance paraît être un peu plus rapide. En 1954, elles mesuraient 28 mm en juin et 41 mm en août; elles ont donc grandi de 13 mm en deux mois.

En 1959, les femelles capturées en avril mesuraient 42 mm, elles atteignaient 57 mm en août; leur croissance était de 15 mm en quatre mois. D'octobre à décembre de la même année, les femelles ont grandi de 7 mm seulement.

Quant aux mâles, il est moins aisé encore de suivre leur croissance. La population est pratiquement de la même composition pendant toute l'année, les longueurs moyennes mensuelles varient autour de 40 à 50 mm.

De mai à septembre 1959, les mâles ont grandi de 6 mm (45 mm à 51 mm), soit de 1,5 mm par mois. D'avril en août 1953, leur croissance, plus rapide, était de 11 mm en quatre mois (39 mm à 50 mm).

Les mâles semblent croître plus lentement que les femelles; ces dernières atteignent une taille plus importante.

Les animaux mesurent environ 4 mm quand ils éclosent. Si l'on compte une vitesse moyenne de 4 mm par mois pour les femelles (la vitesse initiale rapide étant compensée par un ralentissement ultérieur), elles mesurent à l'âge d'un an entre 45 et 50 mm environ. Les mâles âgés d'un an seraient plus petits : 40 à 45 mm.

En tenant compte de la vitesse de croissance et de la taille maxima qu'atteignent mâles et femelles, il faut conclure que la durée de vie de *Sepia elegans* dépasse un an.

## 6. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

Les plus petits mâles aptes à la reproduction appartiennent à la classe de 30 mm. A partir de 50 mm, la presque totalité a des spermatophores. On trouvera dans le tableau 41 le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 15 à 70 mm (valeurs moyennes des années 1954-1959).

TABLEAU 41

Classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
15	100,0							
20	100,0			100,0				
25	100,0			100,0				
30	88,7	3,2	8,1	100,0				
35	55,2	4,3	40,5	87,0	13,0			
40	19,1	15,5	65,4	40,7	40,0	19,3		
45	1,5	4,4	94,1	6,8	29,6	58,7	4,9	
50		2,0	98,0		7,1	58,6	33,3	1,0
55			100,0			15,7	78,6	5,7
60			100,0			4,7	69,1	26,2
65							23,7	76,3
70							13,0	87,0

Il y a des mâles mûrs pendant toute l'année. Ceux de l'été et de l'automne sont plus précoces que ceux du printemps. En effet, les premiers peuvent se reproduire à partir d'une longueur de 30 à 35 mm, alors que parmi ceux du printemps on ne trouve que très peu d'individus de petite taille qui soient mûrs (tableau 43).

La longueur des spermatophores varie entre 3,5 et 5,5 mm et dépend de la taille du mâle (tableau 42).

Étant donné que l'activité de reproduction s'étend sur 10 mois environ, il ne peut y avoir de relation entre le nombre de spermatophores et la saison. Chez les *Sepia elegans* de Port-Vendres, nous avons trouvé au maximum 95 spermatophores.

TABLEAU 42

Longueur du manteau	Longueur des spermatophores	Longueur du manteau	Longueur des spermatophores
mm	mm	mm	mm
32	3,5	55	4,5
37	3,5	58	4,4
45	3,8	60	4,8
47	4,0	60	5,0
50	4,0	60	5,5

b) Femelles.

Jusqu'à la taille de 30 mm, toutes les femelles ont des gonades non développées. A 50 mm, les plus précoces sont prêtes à pondre. Mais il y a des femelles qui, à 60 mm, n'ont que des œufs moyens (tableau 41).

On récolte des femelles mûres pendant toute l'année (tableau 43).

Chez *Sepia elegans*, les tailles des œufs que nous distinguons sont les suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs . . . . .	jusqu'à 1,0 mm
petits œufs . . . . .	1,1-2,0
œufs moyens . . . . .	2,1-3,0
grands œufs . . . . .	3,1-4,0

Le diamètre des œufs lisses varie entre 3,7 et 4,2 mm et dépend de la taille de la femelle.

Comme pour *Sepia orbignyana*, il est difficile de mettre en évidence une relation entre le nombre des œufs et la taille de la femelle.

Le plus grand nombre d'œufs trouvés chez une femelle de 62 mm, en juillet, était de 57.

TABLEAU 43

POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES MOIS DE FÉVRIER A DÉCEMBRE

Mois mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
II			100,0				50,0	50,0
III	20,0		80,0	6,0	29,4	17,6	23,5	23,5
IV	26,1	13,7	60,2	42,8	21,0	15,8	17,9	2,5
V	3,6	7,2	89,2	13,3	12,6	32,9	36,3	4,9
VI	15,0		85,0	13,6	3,6	70,9	8,3	3,6
VII	2,6	13,0	84,4	14,8	8,5	19,5	32,6	24,6
VIII	3,3	60,0	36,7	7,0	3,5	7,0	61,6	20,9
IX	35,2	5,7	59,1	40,6	14,7	12,9	22,3	9,5
X	5,3	6,2	88,5	16,1	7,5	26,1	37,9	12,4
XI	28,6		71,4	33,3	12,1	18,2	30,3	6,1
XII	33,3		66,7	10,0	2,3	50,2	12,5	25,0

#### B) ACCOUPLEMENT

L'accouplement de *Sepia elegans* n'a jamais été observé. Il se passe très certainement de la même façon que chez *Sepia officinalis*, puisqu'aucune des femelles examinées n'avait de spermatophores dans la cavité palléale.

#### C) PÉRIODE DE PONTE

Des femelles mûres sont capturées toute l'année; leur nombre absolu est toutefois peu important d'octobre à février.

Des pontes sont récoltées assez régulièrement de mars à octobre; elles sont beaucoup plus rares en hiver. La période principale de ponte se réduit donc à huit mois.

#### D) LIEU DE PONTE

C'est sur *Alcyonium palmatum*, forme caractéristique des vases côtières gluantes que nous avons le plus fréquemment récolté les œufs de *Sepia elegans*. Ceux-ci sont également attachés à d'autres Cnidaire ou déposés sur des coquilles ou des blocs isolés se trouvant dans la même zone de vase côtière. On les trouve en outre, mais moins souvent, sur des coquilles et des Cnidaire du coralligène.

#### E) PONTE

Les œufs sont attachés ou déposés isolément; ils ne forment pas de grappes comme chez *Sepia officinalis*. Ils sont plus petits que les œufs de la Seiche commune, mais leur forme est identique. Le dispositif d'accrochage des œufs de *Sepia elegans* sur *Alcyonium palmatum* vient d'être décrit par Y. BOULIGAND (1961).

Le temps d'incubation exact est inconnu. Tous les œufs récoltés contenaient des embryons d'un stade plus ou moins avancé. Des œufs trouvés le 19 août 1958 au stade X sont éclos le 3 septembre (température moyenne 20°5); d'autres, récoltés en mai au stade XIII, ont mis vingt jours pour éclore, à une température moyenne de 15,5°C.

Les jeunes animaux adoptent immédiatement le mode de vie benthique des adultes.

D) L'ART DE PONTE

C'est sur l'évolution naturelle, forme caractéristique des  
vases célestes échantés que nous avons le plus fréquemment récoltés  
les œufs de *S. leucostictus*. Ceux-ci sont toujours attachés à  
d'autres œufs ou déposés sur des coquilles ou des blocs isolés  
se trouvant dans la même zone de vase céleste. On les trouve en  
grande quantité surtout sur des coquilles et des *Cyprina* de  
certaines

E) PONTES

Les œufs sont attachés ou déposés isolément; ils ne forment  
pas de grappes comme chez *S. leucostictus*. Ils sont plus petits  
qu'ils le sont de *S. leucostictus*, mais leur forme est identique.  
Le diamètre d'attachement des œufs de *S. leucostictus* sur l'épave  
est de 0,15 mm (voir fig. 10).  
Le temps d'incubation exact est inconnu. Tous les œufs  
récoltés contiennent des embryons d'un stade plus ou moins  
avancé. Des œufs trouvés le 19 août 1928 au stade X sont éclos le  
2 septembre (température moyenne 20°); d'autres récoltés en  
mai au stade XIII ont mis vingt jours pour éclore, à une tem-  
pérature moyenne de 15,5°.  
Les jeunes animaux adoptent immédiatement le mode de vie  
benthique des adultes.

## XI. — ROSSIA MACROSOMA (DELLE CHIAJE)

### I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Norvège (O. NORDGAARD, 1923; J. A. GRIEG, 1933).

Iles Far OEr (E. NIELSEN, 1930).

Grande-Bretagne (A. M. NORMAN, 1890; L. JOUBIN, 1902; E.S. RUSSELL, 1909; A. MASSY, 1909, 1928; A. C. STEPHEN, 1944).

France (L. JOUBIN, 1920).

Espagne et Portugal (A. GIRARD, 1890; A. NOBRE, 1932).

Açores et côte africaine (L. JOUBIN, 1902).

#### *Mer du Nord.*

A l'exception de sa partie sud (J. STEENSTRUP, 1849, 1850; G. GRIMPE, 1925; S. JAECKEL, 1958).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental.

#### *Mer Catalane.*

Commun (E. G. RACOVITZA, 1894; L. LOZANO Y REY, 1905; J. MAGAZ, 1934; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT.

*Rossia macrosoma* habite l'étage circalittoral et les fonds supérieurs du système bathyal.

Les *Rossia macrosoma* récoltés en Atlantique et dans la Mer du Nord proviennent de fonds de 32 à 600 mètres.

En Méditerranée, selon J. MAGAZ, l'espèce, sédentaire, se tient sur le coralligène ou sur fonds vaseux jusqu'à 200 mètres.

Sur la côte algérienne, les *Rossia macrosoma* montrent une nette préférence pour les fonds de 200 à 250 mètres, mais elles descendent dans des eaux plus profondes (R. DIEUZEIDE, 1957).

Les animaux de la région de pêche de Port-Vendres et de Rosas ont été récoltés entre 100 et 500 mètres.

Pour G. PRUVOT, il s'agit d'une espèce caractéristique du détritique du large. J.-M. PÉRÈS et J. PICARD (1958) ne partagent pas l'opinion de cet auteur. D'après eux, *Rossia macrosoma* fait partie de la biocénose des vases profondes et plus particulièrement de celle dite à grandes crevettes rouges.

Or, *Rossia macrosoma* est à la fois une espèce de la vase profonde et du détritique du large. Car, si elle vit sur des fonds importants en dehors de la période de reproduction, elle vient pondre sur le détritique du large.

En 1894, E. G. RACOVITZA a donné des indications très précises sur l'habitat de *Rossia macrosoma* dans la région de pêche de Port-Vendres. Ses données sont encore parfaitement valables, du moins pour une partie de l'année. « La *Rossia macrosoma*, dans les environs de Banyuls, possède un habitat assez restreint et très constant; les pêcheurs au chalut n'en prennent qu'au nord-est du cap de Creus, à plus de 100 mètres de profondeur sur un plateau formé de sable fin ou de sable coquillier... ».

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés, 480 femelles et 440 mâles, ont été ramenés par les chalutiers de Rosas et de Port-Vendres et par le « Professeur Lacaze-Duthiers ». Nous avons en outre récolté quelques spécimens à Palerme. La plus grande femelle mesurait 84 mm, le plus grand mâle avait une longueur de 57 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Rossia macrosoma* est présente toute l'année sur des fonds de 100 à 500 mètres.

En février, elle se trouve au-delà de 200 mètres, car elle est uniquement ramenée par les chalutiers qui travaillent au large.

En mars, les animaux se rapprochent de la côte; ils sont alors pêchés en quantité importante sur les fonds de 100 à 250 mètres.

En avril et mai, les *Rossia* se maintiennent sur les mêmes fonds.

De juin à août, un certain nombre provient des chalutiers qui ne travaillent pas au-delà de 130 mètres. Nous avons donc la certitude qu'une partie des animaux se tient en été dans ces eaux peu profondes, sur des fonds détritiques (cf. E. G. RACOVITZA). Mais on les récolte également pendant ces mêmes mois sur des fonds plus importants, de préférence sableux ou sablo-vaseux, jusqu'à 250 à 300 mètres.

Les femelles prises près de la côte sont mûres ou en état de maturation très avancée avec presque toujours des spermatophores dans la cavité palléale. Les mâles ont la poche de Needham bourrée de spermatophores.

En septembre, les animaux quittent les eaux côtières. En octobre et novembre, très peu d'animaux sont pris en-deçà de 200 mètres.

La migration vers les eaux peu profondes est une migration en vue de la ponte. La période de ponte étant très étendue, les mouvements de remontée et de descente interfèrent.

## 5. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

S'il est impossible de suivre la croissance de *Rossia macrosoma* pendant toute l'année en raison de sa rareté dans les pêches d'automne et d'hiver, nous pouvons cependant voir dans quelle mesure grandissent les animaux au printemps et en été.

En mars, on trouve trois groupes de femelles : un premier groupe, représenté par des animaux de petite taille, dont la longueur moyenne varie, pour les années 1955 à 1959, entre 18 et 23 mm, un second, qui est de loin le plus important et dont les représentants ont une longueur moyenne de 42 à 49 mm et enfin un troisième, constitué par des animaux qui mesurent entre 71 et 78 mm.

Les petites femelles ont de 28 à 33 mm en mai, de 32 à 38 mm en juin et de 48 à 55 mm en septembre. En six mois elles croissent donc de 31 à 32 mm, soit de 5,2 à 5,3 mm par mois.

Celles de taille moyenne ont de 50 à 60 mm en mai, de 57 à 67 mm en juin, de 63 à 73 mm en juillet et de 66 à 75 mm en août. En cinq mois, elles grandissent de 24 à 26 mm, soit de 4,8 à 5,2 mm par mois.

Les très grandes femelles de 75 mm mesurent entre 77 et 84 mm en mai.

En juin, il y a un noyau de petites femelles de 17 à 22 mm que l'on retrouve en août à une longueur de 28 à 33 mm. En septembre elles mesurent de 34 à 38 mm. En trois mois elles grandissent de 16 à 17 mm, soit de 5,3 à 5,7 mm par mois.

Pour la période envisagée (mars-septembre), le taux de croissance mensuel est de 5,2 à 5,7 mm pour les petites femelles, de 4,7 à 5,2 mm pour les moyennes et de 3,0 mm pour les grandes.

Les mâles du mois de mars forment un groupe homogène (un seul sommet de la courbe de fréquence de taille), dont la longueur moyenne est comprise entre 36 et 44 mm. En mai, ces mâles mesurent de 42 à 51 mm et en juin, ils ont une longueur de 46 à 54 mm.

Pendant ce dernier mois, on prend également des mâles plus petits, mesurant entre 34 et 38 mm. Ils ont 40 mm en juillet et 44 mm (41-46) en août. Leur taux de croissance est de 4,0 mm par mois, alors que celui des plus grands s'élève à 10 mm en trois mois, soit 3,3 mm par mois.

La vitesse de croissance des mâles est inférieure à celle des femelles.

La fréquence d'animaux mûrs sur les fonds détritiques de juin à août nous suggère qu'à l'intérieur d'une période de ponte très étendue (mars-octobre et peut-être même décembre), la plus grande activité reproductrice est limitée à ces trois mois. Les éclosions les plus massives se produiront donc de juillet à octobre.

Les mâles de 50 mm et les femelles de 62 mm recueillis en juin auraient par conséquent entre neuf et onze mois. Les petits animaux de juin (beaucoup moins nombreux) seraient issus de pontes tardives de l'année précédente; ils auraient entre quatre et six mois environ. Il est possible que les très petites femelles récoltées en juin soient nées des premières pontes de la même année; elles seraient alors âgées de un ou de deux mois.

*Rossia macrosoma* vit au moins un an. Il est probable que les très grandes femelles recueillies en mars sont plus âgées. Issues de pontes tardives de l'avant-dernier automne, elles auraient environ quinze à seize mois.

## 6. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

La formation des spermatophores commence chez les mâles de 30 mm. A 45 mm, la presque totalité des mâles est apte à la reproduction. Le tableau 44 indique le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes correspondant à une taille de 25 à 75 mm (valeurs moyennes des années 1957-1959).

TABLEAU 44

Classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
25	100,0			100,0				
30	83,4	16,6		100,0				
35	27,3	27,3	45,4	100,0				
40	6,6	26,7	66,7	80,0	10,0	10,0		
45		4,0	96,0	58,3	33,3	8,4		
50			100,0	36,3	27,3	31,8	2,3	2,3
55			100,0		18,7	31,3	18,7	31,3
60					5,0	20,0	35,0	40,0
65				8,3			8,3	83,4
70								100,0
75								100,0

En mars, on récolte des mâles à tous les stades de maturation. En avril, les mâles mûrs dominent. De mai jusqu'en août, tous les mâles sont aptes à la reproduction à l'exception de quelques petits exemplaires pris en juin chez lesquels les spermatophores sont en formation.

Les spermatophores de *Rossia macrosoma* ont fait l'objet d'une étude détaillée de E. G. RACOVITZA (1894). L'auteur indique que leur longueur est de 20 mm environ.

Les spermatophores des mâles examinés par nous (36-57 mm) mesureraient de 23 à 26,5 mm.

Nous avons trouvé jusqu'à 85 spermatophores, chez un mâle de 48 mm, au mois de mai, au moment où commence la plus grande activité reproductrice.

#### b) Femelles.

Jusqu'à 35 mm, toutes les femelles ont des gonades non développées. A 40 mm, les plus précoces ont des œufs moyens.

Les tailles d'œufs que nous distinguons chez *Rossia macrosoma* sont les suivantes :

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

Les plus petites femelles mûres ont une longueur de 50 mm.

En mars, des femelles à tous les stades de maturation se trouvent dans les chaluts, mais celles dont les gonades ne sont pas développées et celles ayant de petits œufs sont les plus nombreuses. En avril, elles ont en majorité des œufs moyens; à partir de mai, les femelles mûres dominent. E. G. RACOVITZA n'avait récolté des femelles aptes à se reproduire qu'à partir d'août.

Le diamètre des œufs prêts à être déposés mesure entre 7 et 8 mm. Les œufs sont plus grands chez les femelles de taille importante.

Une femelle mûre contient entre 30 et 40 œufs lisses, de 7 à 8 mm, une dizaine environ de la même taille, mais encore réticulés qui arrivent à la maturité pendant que la femelle pond et 50 à 100 œufs de taille plus petite qui ne seront pas déposés.

#### B) ACCOUPLEMENT

Bien que l'accouplement de *Rossia macrosoma* n'ait jamais été observé en aquarium, nous avons la certitude qu'il se passe de la même façon que chez les Sépioles. Nous y reviendrons plus loin, lorsque nous traiterons de *Sepiola rondeleti*.

#### C) PÉRIODE DE PONTE

En Atlantique et dans la Mer du Nord, *Rossia macrosoma* se reproduit pendant toute l'année (G. GRIMPE, 1925; J. A. GRIEG, 1933; A. C. STEPHEN, 1944).

La ponte décrite par E. G. RACOVITZA, provenant de la région de Banyuls, a été récoltée en septembre.

S. LO BIANCO (1909) a vu pondre des *Rossia macrosoma* en aquarium en janvier, mars, juillet et octobre (Naples).

Dans la Mer Catalane, la ponte la plus précoce a été ramenée en mars. En février, ni ponte, ni femelles mûres n'ont été récoltées.

C'est à la fin octobre que les pontes les plus tardives ont été recueillies sur le détritique du large.

En décembre 1958, le « Président Théodore-Tissier » a récolté des œufs de *Rossia*, entre 275 et 305 mètres; ils étaient fixés sur une boîte de conserve; tel serait l'endroit le plus profond où, toujours dans la Mer Catalane, une ponte de *Rossia macrosoma* a pu être découverte. Nous savons cependant que les animaux se tiennent en hiver dans des eaux profondes. Il est probable que cette ponte fut effectivement déposée par une *Rossia macrosoma*, mais nous ne pouvons pas non plus écarter la possibilité qu'elle appartienne à l'autre espèce méditerranéenne du genre : *Rossia caroli*.

La période de ponte dure donc au moins de mars à octobre, sinon à décembre.

Les pontes proviennent des fonds détritiques du large, entre 100 et 180 mètres; la majorité d'entre elles a été recueillie sur *Pinna pectinata*, d'autres sur *Pinna pernula*, forme caractéristique, d'après J.-M. PÉRÈS et J. PICARD, des fonds détritiques du large.

En Atlantique et dans la Mer du Nord, des pontes ont été récoltées entre 48 et 600 mètres. Les œufs sont attachés à des Cnidaires ou fixés sur *Cyprina islandica* ou toute autre coquille (J. STEENSTRUP, O. NORGAARD, G. GRIMPE). *Rossia macrosoma* choisit de préférence un substrat qui offre une grande surface.

D'après G. JATTA et S. LO BIANCO, cette espèce attacherait ses œufs à l'hydraire *Isidella elongata*. Nous pensons que ces auteurs ont eu affaire à la ponte de l'espèce de profondeur, *Rossia caroli*.

#### E) PONTE

Les œufs sont entourés d'une enveloppe dure, opaque, de couleur bleuâtre ou violette, parfois teintée de rouge.

Les pontes trouvées en mer sont composées de 25 à 50 œufs.

En mai 1959, une femelle a déposé 35 œufs en aquarium. Ces œufs, gonflés d'eau — ils avaient un diamètre de 16 mm — ne se sont pas développés.

Une ponte ramenée le 10 septembre 1958, se trouvant au stade IX de NAEF, a fourni des éclosions au bout de trente-sept jours, à une température de 16°C. La période d'incubation est relativement longue.

La figure f (planche III) représente une ponte de *Rossia macrosoma*.



## XII. — SEPIOLA RONDELETI

STEENSTRUP

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

*Atlantique Nord oriental.*

Portugal (A. GIRARD, 1889; H. FISCHER et L. JOUBIN, 1906).

Iles Açores (L. JOUBIN, 1902).

*Méditerranée.*

Bassin occidental.

Adriatique (H. RUDOLPH, 1932).

*Mer Catalane.*

Assez commun (L. LOZANO Y REY, 1905; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Sepiola rondeleti* se rencontre à la limite inférieure de l'étage infralittoral.

A. NAEF a obtenu ses échantillons sur les fonds de sable littoral (sable fin terrigène). A Villefranche, H. R. HAEFELFINGER (communication personnelle) a récolté assez régulièrement cette Sépiole dans les Posidonies.

En Adriatique, elle affectionne des fonds de sable plus ou moins fin, n'excédant pas 20 mètres et le plus souvent recouverts de Posidonies. A Chioggia, nous l'avons recueillie en grand nombre dans la Lagune, entre 1 et 6 mètres de profondeur.

Dans la région de Banyuls, *Sepiola rondeleti* se trouve dans les herbiers de Posidonies et dans leur voisinage immédiat (A. KERNEIS, 1960). Elle n'a jamais été pêchée au-delà de 35 mètres.

Cependant, R. DIEUZEIDE a récolté cette espèce sur la côte algérienne entre 50 et 450 mètres; l'auteur précise qu'elle semble préférer les fonds de 200 à 350 mètres. D'après E. MORALES, *Sepiola rondeleti* se trouve entre 160 et 400 mètres.

Nous pensons que ces deux auteurs n'ont pas eu affaire à *Sepiola rondeleti*, mais à une autre espèce de la même sous-famille.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés ont été récoltés à Banyuls et à Chioggia.

Le plus grand mâle mesurait 25 mm; la plus grande femelle avait une longueur de 35 mm.

#### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

*Sepiola rondeleti* habite très probablement toute l'année dans les herbiers de Posidonies et les fonds avoisinants. On la récolte assez régulièrement de mars à novembre. Les quelques rares dragages effectués en hiver n'en ont jamais ramené. Elle ne doit cependant pas émigrer vers des fonds plus importants puisque partout où le passage vers le large pourrait s'effectuer, les nombreux chalutages ont été infructueux.

#### 5. REPRODUCTION

##### A) MATURATION SEXUELLE

##### a) Mâles.

Les plus petits mâles (12 mm) recueillis par nous à Banyuls comme à Chioggia, étaient déjà aptes à la reproduction. Nous ignorons donc à partir de quelle taille ils sont mûrs.

La longueur des spermatophores varie entre 6,5 et 8,5 mm; elle est en relation avec la taille des animaux.

##### b) Femelles.

La plupart des femelles appartenant à la classe de 15 mm ont des œufs de taille moyenne. Le tableau 45 indique le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 15 à 35 mm.

TABLEAU 45

Classe	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
mm				
15	20,0	80,0		
20		53,3	33,3	13,4
25		13,4	66,7	19,9
30				100,0
35				100,0

Nous distinguons pour les œufs de *Sepiola rondeleti* les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs	.....	jusqu'à 0,7 mm
petits œufs	.....	0,8-1,4
œufs moyens	.....	1,5-2,1
grands œufs	.....	2,2-2,8

De mars à novembre, des femelles à tous les stades de maturation sont capturées.

La taille des œufs varie entre 2,5 et 3,0 mm. D'une façon générale, les grandes femelles ont des œufs plus volumineux.

Les ovaires contiennent entre 80 et 120 œufs. Une partie d'entre eux, environ une quarantaine, arrive à la maturité. Nous ignorons d'ailleurs si une femelle pond une ou plusieurs fois dans son existence.

### B) ACCOUPLEMENT

L'accouplement des Sépioles avait été observé pour la première fois par E. G. RACOVITZA en 1894, à Roscoff. Il s'agissait non pas de *Sepiola rondeleti*, comme le croyait RACOVITZA, mais de *Sepiola atlantica*. On peut admettre que l'accouplement se passe de la même manière chez toutes les espèces de la famille des Sépiolidés. En effet, les mâles sont tous caractérisés par une structure particulière des bras dorsaux dont le gauche fait fonction d'hectocotyle et par la transformation des bras latéraux en puissant appareil destiné à saisir les femelles. Chez toutes les femelles on trouve les mêmes transformations de l'aire copulatrice.

Le mâle renverse la femelle sur le dos (position dorsale de l'hectocotyle) et la maintient solidement à l'aide de ses bras latéraux dont les ventouses sont sensiblement agrandies. Les bras dorsaux sont introduits dans la cavité palléale de la femelle et les spermatophores déposés dans l'aire copulatrice, c'est-à-dire dans les plis de la peau qui entourent l'orifice de l'oviducte gauche. Les spermatophores éclatent; les réservoirs de second ordre s'introduisent sous la peau (E. G. RACOVITZA).

Le couple se déplace assez brusquement, car la femelle, gênée dans sa respiration, essaie de se détacher du mâle.

Nous avons observé à plusieurs reprises l'accouplement de *Sepiola affinis* en aquarium. Il se passe exactement comme E. G. RACOVITZA l'a décrit pour *Sepiola atlantica*.

### C) PÉRIODE DE PONTE

D'après l'état des gonades femelles, la période de ponte dure au moins de mars à novembre. Le fait qu'à tout moment de l'année on récolte des animaux de taille et de stades très différents confirme l'existence d'une période de ponte très étendue.

La ponte elle-même n'a pas été trouvée.



## XII. — SEPIETTA OWENIANA

PFEFFER

### I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Norvège et îles Far OEr (E. LÖNNBERG 1912; E. NIELSEN, 1930; J.A. GRIEG, 1933).

Grande-Bretagne (A.M. NORMAN, 1890; G. PFEFFER, 1908; A. MASSY, 1909, 1928; E.S. RUSSELL, 1922; A.C. STEPHEN, 1944).

France (P. DAUTZENBERG et P. H. FISCHER, 1925).

Îles Madère et côte africaine (L. JOUBIN, 1902; W. J. REES et G. E. MAUL, 1956).

#### *Mer du Nord.*

Toute la mer, mais particulièrement sa partie nord (J. STEENSTRUP, 1887; J. J. TESCH, 1908; G. GRIMPE, 1925; J. KNUDEN, 1950; S. JAECKEL, 1958).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental.

Adriatique (E. GRAEFFE, 1902; H. RUDOLPH, 1932).

#### *Mer Catalane.*

Assez commun (K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

Dans la Mer Catalane, *Sepietta oweniana* habite l'étage inférieur du système littoral et l'étage bathyal.

En Atlantique et dans la Mer du Nord, l'espèce est côtière; elle ne descend pas au-delà de 200 mètres; elle est particulièrement fréquente entre 50 et 100 mètres.

En Méditerranée cependant, *Sepietta oweniana* semble préférer les fonds plus importants. DIEUZEIDE l'a récoltée, d'une part au-dessus de 100 mètres et d'autre part entre 200 et 450 mètres. Le « Président Théodore-Tissier » l'a prise dans le golfe du Lion et la Mer Catalane entre 265 et 960 mètres (1958). *Sepietta oweniana* a été pêchée par le même bateau sur la côte algérienne entre 215 et 625 mètres, et plus particulièrement entre 250 et 450 mètres (1960).

A Rosas, *Sepietta oweniana* est rapportée en quantité considérable par les bateaux qui pêchent les grandes crevettes rouges. Les chalutiers qui tirent leurs filets près de la côte n'en ramènent qu'un nombre restreint.

A. NAEF, qui a récolté près de 3 000 exemplaires dans le golfe de Naples, précise que son matériel provient en grande partie des fonds de 120 à 200 mètres.

En Adriatique, *Sepietta oweniana* affectionne des fonds moins importants. Les animaux que nous avons examinés à Chioggia provenaient d'une profondeur de 50 à 80 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés, parmi lesquels les femelles sont un peu plus nombreuses que les mâles, proviennent en majeure partie de Rosas et de Port-Vendres. Quelques spécimens ont été récoltés à Chioggia et à Palerme. La plus grande femelle avait une longueur de 41 mm; le plus grand mâle mesurait 35 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE, CROISSANCE ET AGE

*Sepietta oweniana* est trouvée toute l'année sur des fonds de 80 à 700 mètres environ. L'abondance des pêches semble varier considérablement, non seulement d'une saison à l'autre, mais encore d'un jour à l'autre. L'espèce doit vivre en bancs qui n'atteignent cependant pas l'importance des bancs d'*Eledone cirrosa* ou de *Sepia elegans*.

En automne et en hiver, *Sepietta oweniana* affectionne surtout les fonds de vase profonde. Quelques individus sont cependant pris dans les eaux côtières.

Dès mars s'amorce un mouvement de remontée.

Les captures dans les eaux peu profondes (70-150 mètres environ) s'échelonnent surtout de mai à septembre. Mais pendant cette même période, on pêche également des *Sepietta* sur des fonds plus importants et en nombre presque toujours supérieur à celles récoltées plus près de la côte.

En octobre et novembre, les animaux venus les derniers vers la côte émigrent dans des eaux plus profondes.

Le mouvement de remontée qui a lieu dès mars est une migration en vue de la ponte. Il semble bien que ce soient les fonds dits à Microcosmes qui constituent la zone préférée pour déposer les œufs.

En effet, dès mars-avril, on récolte régulièrement des œufs de *Sepietta oweniana* sur *Microcosmus sabatieri*.

D'après l'état des gonades femelles et les pontes trouvées en mer, la période de reproduction doit durer de mars à novembre-décembre.

Il y a donc pendant ces mois un continuel mouvement de remontée et de descente.

Une période de ponte très longue et l'absence, pendant la plus grande partie de l'année, de groupes d'animaux de taille égale, rendent très malaisée toute étude de croissance.

En novembre 1958, les mâles de petite taille étaient particulièrement nombreux. Ils mesuraient 25 mm. En février, ils avaient 27 mm, 29 mm en mars et 31 mm en avril.

Les petites femelles n'étaient apparues qu'en février (1959), mesurant 28 mm. En mars, elles avaient 30 mm et 32 mm en avril.

Les mâles ont donc grandi de 6 mm en cinq mois, les femelles de 4 mm en deux mois.

De novembre 1959 à avril 1960, les mâles ont grandi de 8 mm.

En mai, il y a un nouvel apport de jeunes animaux. Les femelles passaient de 27 mm en mai à 34 mm en septembre 1959. En 1958, elles mesuraient 26 mm en mai et 33 mm en août.

Les jeunes animaux pris en novembre (mâles) et en février (femelles) sont probablement les premiers éclos de la même année. Ils auraient par conséquent entre six et neuf mois. Les jeunes qui apparaissent en mai seraient issus des pontes d'été et d'automne.

Les jeunes mâles de novembre sont en majorité mûrs. Les mâles sont donc aptes à la reproduction à partir de six ou sept mois. Les femelles ne mûrissent qu'au cours du printemps et de l'été suivant; la ponte doit avoir lieu quand elles ont entre dix et douze mois.

## 5. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) *Mâles.*

Les trois quarts des mâles de la classe de 20 mm avaient des spermatophores dans la poche de Needham (tableau 46).

De février à octobre, tous les mâles capturés étaient mûrs. C'est seulement en novembre et décembre que nous avons récolté, en même temps que des mâles aptes à la reproduction, un certain nombre de mâles à gonades peu développées.

TABLEAU 46

POURCENTAGE DES STADES DE MATURATION  
POUR LES CLASSES DE 20 A 40 MM

Classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
20	8,3	16,7	75,0	80,0	20,0			
25		6,1	93,9		37,5	50,0	12,5	
30			100,0		4,4	26,1	54,3	15,2
35			100,0			8,7	52,2	39,1
40						14,3	14,3	71,4

b) Femelles.

Les femelles mûres les plus précoces appartiennent à la classe de 30 mm. A 40 mm, il y en a toujours un certain nombre qui ne sont pas encore aptes à la reproduction (tableau 46).

Nous distinguons pour les œufs de *Sepietta oweniana* les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 0,6 mm
petits œufs .....	0,7-1,3
œufs moyens .....	1,4-2,0
grands œufs .....	2,1-2,6

En février, les femelles les plus avancées ont de grands œufs. Dès mars, on récolte des femelles mûres, mais celles qui possèdent des œufs moyens et grands sont encore plus nombreuses. De mai à septembre, les femelles mûres dominent. En novembre et décembre, peu de femelles sont aptes à se reproduire.

Les femelles mûres contiennent 30 à 40 œufs lisses.

B) ACCOUPLEMENT

Chez *Sepietta oweniana*, l'accouplement doit se passer de la même façon que chez *Sepiolo rondeleti* (voir p. 129). Les spermatophores sont déposés dans la cavité palléale de la femelle, les spermatozoïdes conservés dans la bourse copulatrice.

La plupart des femelles sont déjà munies de spermatophores bien avant qu'elles ne commencent à pondre. Presque toutes les femelles avec de grands œufs capturées au printemps et en été, s'étaient déjà accouplées.

### C) PÉRIODE DE PONTE

La période de reproduction s'étend, dans la Mer Catalane, de mars à octobre-novembre. A Naples, elle paraît être plus longue encore (S. LO BIANCO, A. NAEF). Dans la Mer du Nord, une ponte a été signalée au mois d'août (G. THORSON, 1946).

### D) LIEU DE PONTE

A. NAEF a récolté une ponte de *Sepietta oweniana* en même temps que des œufs de Sépioles et de *Rondeletiola minor*, par 200 mètres de profondeur, sur des Éponges, des Coraux, des tubes de Polychètes, etc.

Dans la région de pêche de Port-Vendres, *Sepietta oweniana* dépose de préférence ses œufs sur les Microcosmes qui servent également de support aux œufs d'une autre espèce de la même famille : *Sepiola robusta*.

L. JECKLIN (1934) avait déjà signalé la présence simultanée des deux pontes sur *Microcosmus sabatieri* (= *sulcatus*). Tout autre organisme ou objet solide (Bryozoaires, coquilles, blocs isolés, Cnidaires, etc.), se trouvant sur les fonds à Microcosmes, peut également servir de support aux œufs de *Sepietta oweniana*.

### E) PONTE

Les œufs fraîchement déposés mesurent  $2,7 \times 2,3$  mm. Avant l'éclosion, leurs diamètres sont de  $5,0 \times 4,5$  mm. Les œufs sont gris-blanchâtres, plus ou moins transparents. Leur enveloppe est mince et souple.

La ponte que G. THORSON (1946) avait ramenée de la Mer du Nord par 8 mètres de profondeur, était composée de 130 œufs. Les pontes recueillies dans la Mer Catalane sont moins importantes. Nous avons compté 30 à 60 œufs par Microcosme. Ce chiffre correspond au nombre d'œufs susceptibles de mûrir. Il est probable que la ponte décrite par THORSON provenait de plusieurs femelles.

Les œufs de *Sepietta oweniana* sur *Microcosmus sabatieri* sont représentés sur la figure g de la planche III.

### F) TEMPS D'INCUBATION

A une température moyenne de  $20^{\circ}7$  C, 30 jours se sont écoulés entre le stade II et l'éclosion. A  $16^{\circ}5$  C, le développement embryonnaire a nécessité 34 jours à partir du stade IV.

L. JECKLIN indique un temps d'incubation de 25 jours à une température moyenne de  $23^{\circ}$  C.

C) Faisceau de points

La période de reproduction s'étend, dans la Mer Caspienne, de mars à octobre-novembre. A Nakhchivan elle paraît être plus longue encore (S. Le Bakov, A. Nakhchivan). Dans la Mer du Nord, une ponte a été constatée au mois d'août (G. Thorsen, 1942).

D) Œufs de points

A Nakhchivan une ponte de 2 œufs par femelle a été constatée en même temps que des œufs de 2 espèces et de 3 espèces de poissons, par exemple de *Carassius auratus*, *Carassius auratus*, *Carassius auratus*, etc.

Dans la région de pêche de Port-Vladivostok, 2 œufs par femelle ont été constatés en même temps que les microorganismes qui servent de nourriture au support aux œufs d'une autre espèce de la même famille : *Sarcocystis*.

I. JACOBIN (1942) avait déjà signalé la présence simultanée des deux genres aux microorganismes (= virus). Tout autre organisme ou objet solide (hygroscopiques, coquilles, pièces isolées, etc.) se trouvant sur les fonds à microorganismes pour égaler ment servir de support aux œufs de *Sarcocystis*.

B) Points

Les œufs faiblement déposés mesurent 2,5 x 1,5 mm. Avant l'éclosion, leurs diamètres sont de 2,0 x 1,5 mm. Les œufs sont gris-blanchâtres, plus ou moins transparents. Leur enveloppe est mince et souple.

La ponte que G. Thorsen (1942) avait constatée de la Mer du Nord par 8 mètres de profondeur, était composée de 120 œufs. Les points recueillis dans la Mer Caspienne sont moins transparents. Nous avons constaté 20 à 50 œufs par microorganisme. Ce chiffre correspond au nombre d'œufs susceptibles de naître. Il est probable que la ponte décrite par Thorsen provenant de plusieurs femelles.

Les œufs de *Sarcocystis* observés sur microorganismes sont représentés sur la figure 2 de la planche IV.

F) Temps d'incubation

A une température moyenne de 20° C, 30 jours se sont écoulés entre le stade II et l'éclosion. A 16° C, le développement embryonnaire a nécessité 34 jours à partir du stade IV.

I. JACOBIN indique un temps d'incubation de 25 jours à une température moyenne de 25° C.

## XIV. — LOLIGO VULGARIS

LAMARCK

### I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Côtes européennes et africaines.

Iles Far OEr (E. NIELSEN, 1930).

Grande-Bretagne (Plymouth Marine Fauna, 1931; H.B. MOORE, 1937).

France (A. LOCARD, 1886; P. DAUTZENBERG et P.H. FISCHER, 1925; L. CUÉNOT, 1927).

Espagne et Portugal (A. NOBRE, 1932; J. MAGAZ, 1934).

Maroc et Afrique Occidentale (G. C. ROBSON, 1926; L. BOONE, 1933; W. ADAM, 1937, 1941, 1960; P. DESBROSSES, 1938).

#### *Atlantique Sud.*

Depuis l'Afrique du Sud jusqu'à 16° S comme limite septentrionale (W. ADAM, 1952).

#### *Mer du Nord.*

Toute la Mer du Nord. Côte de Norvège (G. GRIMPE, 1925; W. ADAM, 1933; L. TINBERGEN et J. VERWEY, 1945; S. JAECKEL, 1958).

#### *Méditerranée.*

Bassins occidental et oriental.

#### *Mer Catalane.*

Commun (L. LOZANO Y REY, 1905; J. MAGAZ, 1934; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Loligo vulgaris* habite l'étage circalittoral et les fonds supérieurs du système bathyal.

S'il existe des divergences en ce qui concerne le mode de vie de cette espèce — certains auteurs pensent qu'elle appartient à la faune épipelagique plutôt qu'à celle vivant dans les couches inférieures, tandis que d'autres affirment qu'elle est franchement benthique — on tombe d'accord sur le fait que *Loligo vulgaris* est une forme littorale.

Les *Loligo vulgaris* récoltés sur la côte africaine occidentale proviennent de faibles profondeurs, de 15 à 30 mètres. Les exemplaires d'Afrique du Sud ont été pris de nuit par 100 mètres de fond ou en surface.

Dans la Mer du Nord, les animaux habitent des fonds de 10 à 60 mètres.

D'après G. JATTA, les *Loligo vulgaris* de la Méditerranée ne descendent pas au-delà de 60 mètres; ils vivent près du fond, à la surface ou encore dans les couches intermédiaires. S. LO BIANCO a trouvé cette espèce sur fonds vaseux, sur le coralligène et dans les herbiers de Posidonies. J.-B. VERANY l'a récoltée toute l'année sur des fonds vaseux peu importants. Cependant, R. DIEUZEIDE a pris des *Loligo vulgaris* sur la côte algérienne jusqu'à 550 mètres.

A Blanes, l'espèce est pêchée près de la côte, à la lumière ou au chalut jusqu'à 400 mètres (E. MORALES).

Dans la région de pêche de Port-Vendres, *Loligo vulgaris* ne descend que rarement au-delà de 200 mètres, il se tient pendant une grande partie de l'année sur des fonds vaseux ou sablo-vaseux en-deçà de 100 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

La presque totalité de notre matériel provient de la région de pêche de Port-Vendres. Quelques exemplaires ont été pris à Rosas.

Les mâles sont un peu plus nombreux que les femelles. Le plus grand mâle mesurait 415 mm, la plus grande femelle 323 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

En janvier et février, les chalutiers prennent dans les eaux peu profondes, entre 20 et 80 mètres, des mâles et des femelles de grande taille, les premiers avec la poche de Needham emplies de spermatophores, les secondes avec de très grands ovaires, l'oviducte gonflé d'œufs lisses, les glandes nidamentaires pleinement développées.

Pendant ces mois, les mâles sont plus nombreux dans les eaux côtières que les femelles. Ce sont donc eux qui arrivent les premiers. Certaines années, les deux sexes parviennent presque en même temps vers la côte.

Dès la fin février, des femelles avec des œufs de taille moyenne et des mâles dont les spermatophores sont en formation, sont ramenés par les chalutiers des fonds de 100 à 150 mètres environ.

Nous distinguons pour les œufs de *Loligo vulgaris* les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs . . . . .	jusqu'à 0,5 mm
petits œufs . . . . .	0,6-1,0
œufs moyens . . . . .	1,1-1,5
grands œufs . . . . .	1,6-2,0

En mars, les animaux mûrs deviennent très nombreux dans les eaux peu profondes. Ceux de taille moyenne, récoltés en février entre 100 et 150 mètres, et qui mûrissent très rapidement, se rapprochent davantage de la côte en se mélangeant peu à peu avec les grands animaux.

Sur les fonds de 100 à 150 mètres, on récolte dès mars de petits *Loligo* à gonades peu développées.

En avril, les chalutiers prennent des animaux mârs des deux sexes en très grande quantité. On les pêche également à la lumière. Les petits animaux se trouvent, pendant ce mois, sur des fonds de 80 à 120 mètres environ. En mai, la majorité d'entre eux a également atteint la maturité sexuelle.

Tous les Calmars pris par les chalutiers au mois de juin sont mârs. C'est au cours de ce mois que l'activité reproductrice atteint son point culminant.

En juillet, des animaux mârs se tenant toujours sur des fonds peu importants sont encore pêchés en assez grand nombre.

Dès ce mois, et certaines années au début d'août seulement, des *Loligo* juvéniles accèdent dans les mêmes eaux côtières.

Les grands mâles mârs ont quitté la zone littorale en août. Quelques femelles mûres sont encore pêchées. On prend également, mais toujours en petite quantité, des femelles ayant pondu et dont les ovaires ne contiennent plus que quelques douzaines d'œufs plus ou moins mârs.

En septembre, les femelles mûres disparaissent à leur tour, alors que les jeunes animaux continuent à envahir les eaux côtières.

En octobre, les plus précoces des mâles de cette population de jeunes animaux ont déjà des spermatophores dans la poche de Needham.

Les gonades des femelles ne montrent pas le moindre signe de développement. Dans la deuxième moitié du mois, un autre groupe de très jeunes animaux apparaît au-delà de 100 mètres et se dirige vers la côte.

Nous trouvons en novembre ces mêmes *Loligo* sur les fonds de 60 à 100 mètres environ. Durant ce mois, ils se rapprochent davantage de la côte, alors que les animaux qui séjournent dans les eaux côtières depuis juillet-août se déplacent au contraire vers le large. Les mâles de ce groupe sont en majorité mârs; parmi les femelles, on trouve tous les stades de maturation.

En décembre, les jeunes *Loligo* venus à la côte fin octobre, regagnent à leur tour les eaux un peu plus profondes, suivant ainsi de près le léger mouvement de descente des animaux de juillet.

On capture, mélangés à ces derniers, des mâles et des femelles de grande taille, mârs ou en état de maturation très avancée. Ce sont probablement les premiers animaux qui se rapprochent de la côte en vue de la ponte et qui deviennent plus nombreux en janvier et février.

Avant de comparer les mouvements migratoires des *Loligo* méditerranéens à ceux des animaux atlantiques, nous résumerons nos observations faites dans la Mer Catalane.

Les grands animaux des deux sexes arrivent en hiver dans les eaux côtières. Les mâles précèdent d'habitude les femelles de quelques jours. Les jeunes animaux à gonades peu ou pas développées pénètrent six à huit semaines plus tard dans les mêmes eaux. Les grands *Loligo* se reproduisent les premiers et quittent ensuite la zone côtière. En juillet et août, des animaux juvéniles commencent à peupler les fonds peu à peu délaissés par les adultes. Ils y passent l'été et une partie de l'automne. D'autres très jeunes animaux arrivent en octobre. Fin novembre et décembre, les jeunes Calmars descendent vers des fonds plus importants, les plus grands précédant les plus petits. Ils rencontrent, lors de leur descente, les très grands animaux mûrs qui se rapprochent de la côte.

Les *Loligo vulgaris* de l'Atlantique sont des migrateurs par excellence. Les indications que nous donnerons ici sont puisées dans le travail très documenté de L. TINBERGEN et J. VERWEY (1945) sur la biologie de cette espèce. Les animaux arrivent en avril sur les côtes des Pays-Bas. Ils passent le printemps et une partie de l'été dans les eaux littorales où a lieu la ponte. Les animaux quittent la région en août. Deux générations participent à la migration. Les grands animaux arrivent toujours avant les petits dans les eaux côtières.

Les migrations des *Loligo vulgaris* de l'Atlantique sont des migrations horizontales de direction sud-nord et nord-sud. Les mouvements des *Loligo* de la Mer Catalane sont des migrations verticales ou bathiques. Les animaux s'approchent de la côte au printemps et se retirent en profondeur en automne. Les *Loligo pealii*, espèce de la côte américaine, effectuent également des migrations bathiques, tout à fait comparables à celles des *Loligo* méditerranéens, bien qu'elles soient plus importantes.

## 5. CROISSANCE

M. RAJA (1935) a étudié la croissance pondérale des *Loligo vulgaris* de Naples. L. TINBERGEN et J. VERWEY ont calculé la longueur ventrale du manteau correspondant aux poids moyens obtenus par M. RAJA pour chaque mois. Ces auteurs sont arrivés à la conclusion que les animaux grandissent de 120 à 125 mm dans les six premiers mois de leur existence. Ces résultats concordent avec les observations faites par S. LO BIANCO selon lesquelles les animaux croissent de 115 à 120 mm en six à sept mois.

Pour les animaux de la Mer Catalane, nous avons obtenu les résultats suivants :

Les femelles qui arrivent en juillet dans les eaux côtières mesurent 73 mm (66-80); en décembre elles auront atteint une longueur de 150 mm (140-159). Les mâles passent de 77 mm

(70-83) en juillet à 160 mm (152-168) en décembre. La croissance des femelles en cinq mois est donc de 77 mm, soit de 15,4 mm par mois; celle des mâles dans la même période est de 83 mm, soit de 16,6 mm par mois.

Les mâles que l'on trouve en février, mesurant alors 169 mm (159-177) sont sans doute les mêmes que ceux qui avaient 160 mm en décembre. Les femelles capturées en mars ont une longueur de 164 mm (155-180); elles mesuraient 150 mm en décembre. Pour les deux sexes, la vitesse de croissance est ralentie pendant les mois d'hiver.

Les animaux juvéniles qui se rapprochent de la côte en octobre, mesurant 57 mm (50-63), auront atteint 73 mm (78-89) en décembre, quand ils quittent les eaux littorales. On ne les retrouve qu'en mars, à une longueur de 130 mm (120-141). En cinq mois, leur taille aura donc augmenté de 73 mm, soit de 11,6 mm par mois. Ils croissent ensuite à un rythme quelque peu ralenti, puisque deux mois plus tard, en mai, les mâles mesurent 155 mm (145-165), les femelles 148 mm (139-157).

Nous ne pouvons pas suivre la croissance de ces animaux au-delà de mai, puisque les *Loligo* des différentes générations se mélangent au cours du printemps au fur et à mesure qu'ils pénètrent dans les eaux côtières.

Il a été plus facile aux auteurs hollandais d'étudier la croissance de *Loligo vulgaris* de l'Atlantique. La période de ponte étant limitée à quatre mois, il est possible de distinguer les deux générations qui participent à la migration et de suivre isolément la croissance de chacune.

Les animaux atlantiques éclosent en juin-juillet. En décembre, ils mesurent 121 mm et, au mois d'avril suivant, ils auront 130 à 140 mm. A la fin du mois d'août, les mâles ont atteint une longueur de 175 mm; en avril de l'année suivante, ils mesureront 210 mm et à la fin du deuxième été 250 mm.

La vitesse de croissance des femelles est nettement ralentie par rapport à celle des mâles. Elles ne mesurent que 170 mm quand elles viennent pour la deuxième fois vers la côte, en avril.

Chez les deux sexes, la vitesse de croissance, très rapide dans les premiers mois, diminue progressivement.

Cependant, si cette loi générale demeure, on peut constater un ralentissement, voire un arrêt, en hiver et une accélération en été.

## 6. AGE ET LONGÉVITÉ

La détermination de l'âge des *Loligo* hollandais ne pose aucun problème. Les éclosions ont lieu en juin-juillet. Les petits animaux qui viennent dans les eaux côtières en avril ont donc un âge compris entre dix et onze mois, les grands entre 22 et 23 mois.

Quel est l'âge de nos *Loligo vulgaris* qui mesurent 75 mm en juillet et 155 mm en décembre (moyenne des deux sexes)? Nous supposons qu'il s'agit d'animaux éclos des premières pontes de l'année qui avaient été déposées entre janvier et avril. Il est possible que les plus grands parmi eux appartiennent à une ponte tardive (octobre) de l'année précédente. En juillet, ces animaux auraient donc entre quatre et cinq mois en moyenne; ils auront neuf à dix mois en décembre. Les mâles de 169 mm de février auraient par conséquent entre onze et douze mois et les femelles mesurant en mars 164 mm, entre douze et treize mois. Ce serait à partir de l'âge de huit mois environ que la vitesse de croissance commence à différer chez les deux sexes.

Les jeunes *Loligo* qui mesurent 57 mm en octobre proviendraient des pontes de l'été (mai-août); leur âge moyen varie par conséquent entre trois et quatre mois et ils auront cinq à six mois en décembre, avec une longueur de 83 mm. En mars, à l'âge de huit ou neuf mois, mâles et femelles mesurent 130 mm. En mai, avec une longueur de 155 et 147 mm respectivement, mâles et femelles auront entre dix et onze mois.

Les femelles issues des premières pontes de l'année ont donc une longueur moyenne de 164 mm entre un an et treize mois. Les mâles mesurent 169 mm entre onze mois et un an.

Mâles et femelles éclos des pontes d'été ont une longueur de 155 et 148 mm entre dix et onze mois.

Les plus grandes femelles capturées en mars (320 mm) doivent avoir trois ans environ, les plus grands mâles (415 mm) ont probablement un an de plus. La majorité des *Loligo vulgaris* en Atlantique, comme en Méditerranée, doivent atteindre un âge variant entre deux ans et trente mois.

D'après L. TINBERGEN et J. VERWEY, le ralentissement de la croissance chez les femelles serait en rapport avec l'énergie utilisée lors de la production des œufs. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce problème.

## 7. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

La formation des spermatophores commence chez les mâles de 100 mm. Aucun mâle en-dessous de cette taille, quelle que soit la saison, ne montre de traces de spermatophores.

D'autre part, nous avons trouvé des mâles non mûrs jusqu'à une longueur de 160 mm. Il s'agit de quelques exemplaires de la population venue à la côte en juillet et qui, à la fin de l'année, au moment de se retirer, n'ont que des testicules faiblement développés.

Le tableau 47 indique le pourcentage des stades de maturation pour les classes de taille de 90 à 220 mm. Le tableau 49 donne le pourcentage des différents stades de maturation pour chaque mois.

TABLEAU 47

Classe	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
mm								
90	100,0			100,0				
100	83,3	16,7		100,0				
110	55,6	22,2	22,2	100,0				
120	50,0	25,0	25,0	100,0				
130	41,2	11,7	47,1	100,0				
140	20,0	5,0	75,0	70,6	11,8	5,8	11,8	
150	14,3	3,6	82,1	37,5	12,5	37,5	12,5	
160	3,1	6,3	90,6	20,0	10,0	10,0	20,0	40,0
170		5,3	94,7	20,0	6,7		6,7	66,6
180			100,0	15,8		5,2	5,2	73,8
190			100,0	6,2		6,3	6,2	81,3
200			100,0			5,6	11,1	83,3
210			100,0				6,7	93,3
220			100,0					100,0

La longueur des spermatophores dépend de la taille des mâles. Chez les très grands individus cependant, leur longueur n'augmente plus (tableau 48).

TABLEAU 48

Longueur du manteau	Longueur des spermatophores	Longueur du manteau	Longueur des spermatophores
mm	mm	mm	mm
138	10,0	285	15,7
166	11,0	300	16,5
180	12,1	350	16,5
200	12,5	350	17,9
215	13,5	380	18,0
250	14,8	415	18,0

Le nombre de spermatophores en réserve dépend à la fois de la taille du mâle et de l'activité de la reproduction. Dans une mer où les animaux se reproduisent avec plus ou moins d'intensité pendant dix mois, il est cependant difficile de prouver, par des chiffres, cette double relation. Les grands mâles capturés ont souvent épuisé une partie de leur réserve.

Cependant, la formation des spermatophores est continue; nous n'avons jamais trouvé de mâles ayant atteint la maturité sexuelle qui soient entièrement dépourvus de spermatophores.

815 spermatophores est le chiffre maximum constaté par nous (mâle de 138 mm, capturé en mai).

En Atlantique, les mâles de la première année ont moins de spermatophores que ceux qui se reproduisent pour la deuxième fois. Ceci est facile à mettre en évidence car les animaux, quand ils arrivent dans les eaux côtières, ne se sont pas encore reproduits. La différence entre la quantité de spermatophores des deux générations de mâles est significative (L. TINBERGEN et J. VERWEY).

b) Femelles.

Les plus petites femelles aptes à la reproduction appartiennent à la classe de 160 mm. Toutes les femelles capturées mesurant plus de 210 mm étaient mûres ou venaient de pondre (tableau 47).

Le développement du système reproducteur femelle est plus lent que celui des mâles. En décembre, 35 % environ des mâles venus à la côte en juillet sont mûrs, alors que 15 % seulement des femelles de cette partie de la population sont aptes à la reproduction.

TABLEAU 49

POURCENTAGE DES STADES DE MATURATION POUR LES DIFFÉRENTS MOIS  
(VALEURS MOYENNES POUR LES ANNÉES 1957-1960)

Mois	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
II		5,3	94,7			10,5	21,5	68,0
III		3,1	96,9	3,8	2,1	3,8	3,8	86,5
IV	18,1		81,9	14,9	4,2	2,2	6,4	72,3
V			100,0	2,1		8,3		89,6
VI			100,0					100,0
VII	55,0		45,0	66,7				33,3
VIII	95,2		4,8	84,6				15,4
IX	96,7		3,3	99,3				0,7
X	87,8	6,1	6,1	97,1				2,9
XI	66,7	6,7	26,6	66,7	3,3	10,0	10,0	10,0
XII	50,0	8,3	41,7	69,0		6,9	4,0	20,1

Les grandes femelles ont un nombre plus important d'œufs que les petites. Mais, de même que pour les mâles, il est difficile de mettre en évidence, par des chiffres, l'existence de cette relation chez les animaux méditerranéens. On trouve au printemps et en été des femelles mûres de longueur assez variable, dont la quantité d'œufs ne dépend pas uniquement de la taille, mais du moment de la capture; il s'agit de savoir, en effet, si elles ont été prises avant, pendant ou — ce qui est plus rare — après la ponte. L'ovaire d'une femelle de 295 mm, capturée en décembre, avant la ponte, pesait 71 g. Le poids de ses glandes nidamentaires était de 29 g. La taille de ces glandes dépend également de celle de la femelle et de l'état de maturation.

#### B) ACCOUPLEMENT

Deux modes d'accouplement ont été observés chez les espèces de la famille des Loliginidés. Dans le premier cas, le mâle saisit la femelle par la tête et dépose les spermatophores sur la membrane buccale de sa partenaire. Dans le deuxième cas, le mâle, s'approchant de la femelle du côté ventral, l'enlace autour du manteau, introduit l'héctocotyle dans la cavité palléale et y dépose les spermatophores.

Chez les *Loligo vulgaris* de la Mer Catalane, nous n'avons jamais trouvé de spermatophores dans la cavité palléale des femelles.

Les animaux s'accouplent donc exclusivement selon le premier mode. Les spermatophores éclatent sur la membrane buccale,

les spermatozoïdes libérés pénètrent dans la bourse copulatrice où ils sont immobilisés par un liquide secrété par des cellules spéciales de l'épithélium de cette bourse (G. J. VAN OORDT, 1938).

Les *Loligo vulgaris* de l'Atlantique s'accouplent de la même manière (L. TINBERGEN et J. VERWEY).

La deuxième position d'accouplement semble être la règle chez les *Loligo opalescens* lorsqu'ils sont parvenus à l'endroit de la ponte même. Mais pendant la migration, les animaux s'accouplent également dans la position « tête à tête » (J. A. GOWAN, 1954).

Les deux modes d'accouplement ont été observés chez l'autre espèce américaine, *Loligo pealii* (G. W. DREW, 1911).

#### C) PÉRIODE DE PONTE

La période de ponte dans la Mer Catalane dure, sinon toute l'année, du moins de janvier à octobre. Les femelles mûres sont très nombreuses à partir de mars et le demeurent jusqu'en juillet. En août, leur nombre diminue sensiblement; en septembre, une seule femelle mûre a été récoltée. Quelques grands individus ont été pris en octobre et novembre; leur grande taille (250 à 290 mm) suggère qu'il s'agit de femelles retardataires qui appartiennent à la population d'adultes apparus au printemps dans les eaux côtières.

Des pontes ont été récoltées de fin janvier à octobre. Elles sont plus fréquentes de mars à juillet et tout particulièrement en juin.

Les *Loligo* de Naples pondent de novembre à juillet (S. LO BIANCO, 1909), ceux de la côte néerlandaise, d'avril à juillet (L. TINBERGEN et J. VERWEY).

Les animaux qui ne meurent pas après la ponte se retirent peu à peu des eaux côtières. De toute façon, les groupes qu'ils formaient avant et pendant la principale période de reproduction se dissipent après la ponte.

#### D) LIEU DE PONTE

La ponte a lieu dans les eaux côtières, sur des fonds de 20 à 80 mètres (sable et vase côtière). Les œufs, réunis dans des cordons sont attachés à un substrat fixe : coquilles, Cnidaires, blocs isolés, débris de plantes terrestres, etc...

#### E) PONTE

Les animaux ont tendance à déposer leurs œufs sur d'autres pontes provenant de la même espèce. On récolte en effet de véritables amas de pontes, composés de centaines de cordons et contenant jusqu'à 40 000 œufs, alors qu'une grande femelle dépose au maximum 6 000 œufs et les petites entre 3 000 et 5 000 (fig. a, planche IV).

La longueur des cordons varie entre 60 et 160 mm. Il y a en moyenne 90 (de 50 à 130) œufs par cordon. Une femelle dépose donc de 30 à 60 cordons.

Les œufs mûrs prélevés dans l'oviducte ont des diamètres de  $2,0 \times 1,5$  mm. Les œufs déposés mesurent aux stades I et II de 2,3 à 2,7 mm de long et de 1,8 à 2,2 mm de large.

#### F) TEMPS D'INCUBATION

Les auteurs indiquent généralement une durée de trente jours comme temps nécessaire au développement des œufs.

D'après nos recherches, ce délai correspond à une température de  $17^{\circ}$  C environ. A  $22^{\circ}$  C, l'éclosion se produit au bout de vingt-six à vingt-sept jours, alors que quarante à quarante cinq jours sont nécessaires au développement embryonnaire à une température de  $12$  à  $14^{\circ}$  C.

D'après L. JECKLIN (1934), la durée du temps d'incubation à une même température est inférieure à celle que nous avons constatée.

#### G) LES LARVES

Dans les premières semaines qui suivent l'éclosion, les larves mènent une vie planctonique dont nous ignorons encore la durée exacte. Chez les animaux fraîchement éclos la longueur dorsale du manteau est de 2 à 3 mm. La plus grande larve récoltée par nous mesurait 6 mm et devait être âgée de une à deux semaines. Quand les jeunes animaux sont pris dans les chaluts, ils ont une longueur de 40 mm environ et sont âgés de deux à trois mois. Le passage de la vie planctonique à une vie plus ou moins benthique a donc lieu avant que les animaux n'aient atteint l'âge de deux à trois mois.

La longueur des cordons varie entre 60 et 120 mm. Il y a en moyenne 50 (de 50 à 150) œufs par cordon. Une femelle dépose donc de 30 à 60 cordons.

Les œufs mûrs prélevés dans l'oviducte ont des diamètres de 2,0 x 1,5 mm. Les œufs déposés mesurent aux stades I et II de 2,3 à 2,7 mm de long et de 1,8 à 2,2 mm de large.

#### B) TEMPS D'INCUBATION

Les auteurs indiquent généralement une durée de trente jours comme temps nécessaire au développement des œufs.

D'après nos recherches, ce délai correspond à une température de 17° C environ. A 22° C l'éclosion se produit au bout de vingt-six à vingt-sept jours, alors que quarante à quarante-cinq jours sont nécessaires au développement embryonnaire à une température de 12 à 14° C.

D'après J. JACKIN (1924), la durée du temps d'incubation à une même température est identique à celle que nous avons constatée.

#### C) LES LARVES

Dans les premières semaines qui suivent l'éclosion, les larves mènent une vie planctonique dont nous ignorons encore la durée exacte. Chez les animaux faiblement éclos la longueur dorsale du nauplius est de 2 à 3 mm. La plus grande larve récoltée par nous mesurant 5 mm et devant être âgée de une à deux semaines. Quand les jeunes animaux sont pris dans les chaînes, ils ont une longueur de 40 mm environ et sont âgés de deux à trois mois. Le passage de la vie planctonique à une vie plus ou moins benthique a donc lieu avant que les animaux n'aient atteint l'âge de deux à trois mois.

## XV. — ALLOTEUTHIS MEDIA

(LINNÉ)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Grande-Bretagne (A. M. NORMAN, 1890; Plymouth Marine Fauna, 1931; H. B. MOORE, 1937).

France (Inventaire de Roscoff, 1951).

Espagne et Portugal (A. GIRARD, 1890; A. NOBRE, 1932).

#### *Mer du Nord.*

Très rare (G. GRIMPE, 1925).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental et Adriatique.

Bassin oriental (B. DIGBY, 1949).

#### *Mer Catalane.*

Très commun (L. LOZANO Y REY, 1905; J. MAGAZ, 1934; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Alloteuthis media* est une espèce côtière. Elle habite les étages infra- et circalittoraux; elle descend en hiver jusqu'aux vases du large.

Les exemplaires de Mer du Nord ont été récoltés sur fonds sableux entre 20 et 42 mètres.

A Nice, J.-B. VERANY a trouvé des *Alloteuthis media* pendant toute l'année, mais surtout au printemps et en été, dans les eaux côtières. Selon G. JATTA, l'espèce qui est fréquente à Naples, vit sur fond vaseux entre 40 et 100 mètres. R. DIEUZEIDE l'a recueillie sur la côte algérienne entre 50 et 350 mètres.

Dans la région de pêche de Port-Vendres, nous avons récolté des *Alloteuthis media* entre 20 et 200 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les *Alloteuthis media* examinés, parmi lesquels les femelles étaient plus nombreuses que les mâles, proviennent exclusivement de la région de Port-Vendres. Le plus grand mâle mesurait 88 mm, la plus grande femelle 120 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

En février, les chalutiers ramènent des fonds de 150 à 200 mètres des animaux de grande taille à gonades assez développées. On ne récolte pas d'*Alloteuthis media* en deçà des fonds de 100 mètres pendant ce mois.

Au cours du mois de mars, les animaux s'approchent de la côte. En 1957, 1958 et 1959, ils ont été pêchés, jusqu'à la mi-mars, au-delà de 150 mètres. En 1960, ils se tenaient déjà, au début du mois, dans les eaux de 60 à 80 mètres.

En avril on ne récolte plus d'animaux au-delà de 100 à 150 mètres. Dès la fin mars et pendant le mois d'avril, des animaux de taille moyenne à gonades en cours de développement, rejoignent les grands *Alloteuthis* dans les eaux côtières. C'est sur les fonds sableux devant la côte basse entre Argelès et le Barcarès qu'en mai, les chalutiers prennent cette espèce en quantité importante. On la récolte également, mais en nombre moins élevé, dans les herbiers de Posidonies.

A partir de juin et jusqu'en septembre, des *Alloteuthis* de petite taille, à gonades non développées, apparaissent dans les mêmes eaux côtières où séjournent les adultes. Ces derniers, encore abondants en juillet, deviennent plus rares à partir d'août, mais on en récolte jusqu'en octobre et on prend également des femelles qui ont pondu et dont les glandes nidamentaires sont encore puissamment développées.

Pendant le mois d'octobre, un léger mouvement de descente s'amorce. En novembre les animaux se tiennent entre 50 et 100 mètres environ; en décembre ils gagnent les fonds au-delà de 100 mètres. Certaines années cependant, et notamment en 1958, les animaux étaient encore dans les eaux littorales à la fin novembre; ils ne se sont retirés qu'au cours du mois de décembre.

Mentionnons ici brièvement les observations de GRIMPE concernant la distribution annuelle d'*Alloteuthis subulata* dans la Mer du Nord.

Cette espèce arrive en mai sur la côte allemande de la Mer du Nord. Les animaux sont alors aptes à la reproduction. La période

de ponte ne dure que deux mois (juin-juillet). Les animaux qui se sont reproduits disparaissent. Dès fin juillet, on récolte en grande quantité dans les filets à plancton de jeunes animaux fraîchement éclos. Ces animaux adoptent la vie plus ou moins benthique des adultes après quinze jours ou au plus un mois. Ils quittent la Mer du Nord en octobre.

## 5. CROISSANCE

La période de ponte très restreinte et le fait que les groupes de jeunes animaux, nés simultanément, ne se mélangent pas entre eux dans les premières semaines de leur existence, ont permis à G. GRIMPE de suivre de près la croissance des jeunes *Alloteuthis subulata*.

Au moment de l'éclosion, les animaux mesurent 2,1 mm. Un mois plus tard, ils ont atteint la longueur de 11 mm et à l'âge de trois mois, en octobre, avant de quitter la Mer du Nord, ils ont une longueur de 30 mm. Quand les animaux reviennent en mars, ils mesurent 47 mm. A la fin de mai ils auront atteint 68 mm.

Chez *Alloteuthis media*, il est moins aisé de suivre la croissance, car la période de ponte est très étendue.

Les femelles de grande taille, en février 1959, mesuraient 98 mm. En mai, elles avaient 106 mm. Celles de taille moyenne ont grandi, entre avril et juillet de la même année, de 13 mm (avril 80 mm, juillet 93 mm); en octobre, elles avaient une longueur de 96 mm.

En 1957, les femelles de taille moyenne ont grandi de 20 mm entre mars et juillet (mars, 77 mm; avril, 79 mm; mai, 88 mm; juin, 93 mm; juillet, 97 mm).

Le taux de croissance des femelles de taille moyenne s'élève donc à 4,3-5 mm par mois, celui des grandes femelles ne dépasse pas 2 mm.

Les jeunes animaux qui apparaissent en juin ont une longueur moyenne de 30 mm. En août, ils ont 53 mm, 64 mm en octobre et en novembre, au moment où ils s'éloignent de la côte, ils mesurent 66 mm. En cinq mois, ils ont grandi de 36 mm, soit de 7,2 mm par mois.

D'autres jeunes *Alloteuthis* arrivant en août dans les eaux côtières, avec une longueur moyenne de 30 mm, mesureront 55 mm en novembre. Leur taux de croissance est de 8,3 mm par mois.

Il n'a pas été possible de suivre la croissance des mâles. On peut toutefois admettre que leur croissance est un peu moins rapide que celle des femelles, puisqu'ils n'atteignent pas la taille importante de ces dernières.

## 6. AGE ET LONGÉVITÉ

Parmi les jeunes animaux du mois de juin se trouvent probablement les premiers individus éclos la même année et ceux des pontes tardives de l'année précédente. Leur âge serait donc compris entre deux et huit mois. Les très jeunes animaux d'août et septembre proviennent des pontes du printemps et de l'été; ils auraient entre deux et cinq mois environ. Tous ces jeunes animaux reviennent vers la côte en mars et avril (animaux de taille moyenne) ils ont alors entre huit et onze mois. Les très grandes femelles de février et mars ont plus d'un an; elles proviennent des pontes tardives de l'avant-dernière année.

Les jeunes mâles qui séjournent dans les eaux côtières en été et en automne sont en partie mûrs quand ils se retirent en décembre. Quant aux femelles, les plus précoces ont des œufs moyens ou grands. Les mâles atteignent la maturité sexuelle dans la première année. Les femelles nées entre avril et août se reproduisent certainement l'été suivant, à l'âge d'un an environ. Celles issues des pontes tardives n'arrivent pas toutes à la maturité sexuelle au cours de l'été et de l'automne suivant. Elles ne pondront qu'au printemps; elles auraient alors entre 16 et 18 mois.

Les mâles vivent au moins un an, les femelles un an à dix-huit mois.

## 7. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) *Mâles.*

Jusqu'à la classe de 40 mm, tous les mâles ont des gonades non développées. A 50 mm, une partie d'entre eux possède déjà des spermatophores; la formation de ceux-ci se fait donc assez rapidement.

Le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille de 40 à 90 mm est indiqué dans le tableau 50.

La longueur des spermatophores varie entre 2,3 et 3,4 mm; leur nombre dépend de l'activité de la reproduction. Le plus grand nombre, jusqu'à 170, a été trouvé chez des mâles de grande taille en février et mars.

TABLEAU 50

POURCENTAGE DES STADES DE MATURATION  
POUR LES CLASSES DE 40 A 120 MM

Classe	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
mm								
40	100,0			100,0				
50	58,5	24,4	17,1	90,6	9,4			
60	11,2	20,6	68,2	73,8	23,8	2,4		
70	1,9	7,7	90,4	20,3	37,8	35,1	6,8	
80			100,0		4,2	37,3	50,0	8,5
90			100,0			8,5	48,6	42,9
100							8,3	91,7
110								100,0
120								100,0

b) Femelles.

Jusqu'à 40 mm, toutes les femelles ont des gonades non développées, contenant tout au plus de très petits œufs. Pour les œufs d'*Alloteuthis media*, les tailles que nous distinguons sont les suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 0,4 mm
petits œufs .....	0,5-0,7
œufs moyens .....	0,9-1,2
grands œufs .....	1,3-1,6

Les plus petites femelles mûres appartenait à la classe de 80 mm (tableau 50).

En février, les femelles les plus avancées ont de grands œufs; les premières femelles mûres sont récoltées en mars.

Elles sont particulièrement nombreuses de mai à juillet, bien qu'en juin, elles ne constituent que 2 % de la population entière en raison de la grande quantité d'animaux juvéniles qui apparaissent à cette époque.

Les œufs prêts à être déposés ont un diamètre de 1,4 à 1,6 mm.

Leur nombre semble dépendre de la taille des femelles (tableau 52).

TABLEAU 51

POURCENTAGE DES DIFFÉRENTS STADES DE MATURATION  
POUR LES MOIS DE FÉVRIER A DÉCEMBRE  
(VALEURS MOYENNES DES ANNÉES 1956-1960)

Mois	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
II			100,0		20,0	20,0	60,0	
III			100,0	7,7		38,5	38,5	15,3
IV	25,0	25,0	50,0	3,0	3,0	29,4	43,1	21,5
V	15,6	13,3	71,1	24,4	11,1	10,0	18,9	35,6
VI	78,7	6,4	14,9	82,9	6,4	4,3	4,3	2,1
VII	30,3	18,2	51,5	5,0	7,5	22,5	33,8	31,2
IX	20,0	15,0	65,0	34,8	21,7	13,0	13,0	17,5
X	8,7	17,4	73,9	32,1	23,2	17,9	16,1	10,7
XI	60,0	8,0	32,0	54,2	16,7	16,7	12,4	
XII	33,3	16,7	50,0	25,0	25,0	20,0	30,0	

TABLEAU 52

Mois	Longueur du manteau	Nombre d'œufs mûrs
III	100	I 050
V	110	I 200
	80	950
	100	I 000
	100	(ponte commencée) 630
VII	80	I 000
	100	I 200
	100	I 150
	120	I 400

B) ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION

L'accouplement, qui n'a jamais pu être observé en aquarium, doit se passer comme chez les *Loligo vulgaris* de la côte atlantique et de la Méditerranée.

Parmi les centaines de femelles mûres examinées, aucune n'avait de spermatophores dans la cavité palléale. Le mâle dépose donc les spermatophores sur la membrane buccale de la femelle.

Les spermatozoïdes sont gardés dans la bourse copulatrice et les œufs sont fécondés quand ils passent devant la bouche dans la cavité formée par les bras.

#### C) PÉRIODE DE PONTE

D'après S. LO BIANCO (1909) et A. NAEF (1923), *Alloteuthis* pond toute l'année dans le golfe de Naples; les pontes récoltées sont cependant rares. G. JATTA (1896) a trouvé des œufs de janvier à août. Dans la région de pêche de Port-Vendres, les pontes d'*Alloteuthis media* sont également très rarement recueillies. D'après l'état des gonades des femelles, la période de ponte s'étend certainement de mars à octobre. Quelques pontes ont été ramenées en mars, juin, juillet et août.

#### D) LIEU DE PONTE

D'après G. JATTA, les *Alloteuthis* attachent leurs œufs sur des objets solides (coquilles, Cnidaïres) se trouvant sur les fonds vaseux ou sur le coralligène.

La ponte récoltée par nous en mars a été arrachée à son support. Elle nous a été fournie par un chalutage effectué par 80 à 150 mètres, sur les sables du large. Les pontes de juin et juillet ont été trouvées dans l'herbier de Posidonies de Peyrefitte, et de Saint-Cyprien, entre 10 et 30 mètres. Deux autres pontes, recueillies le même mois, étaient fixées sur des coquilles ramenées des fonds de 40 à 70 mètres. En août, nous en avons trouvé une déposée sur un Microcosme.

#### E) PONTE

Les œufs d'*Alloteuthis media* comme d'ailleurs ceux d'*Alloteuthis subulata* (G. GRIMPE) sont enfermés dans des cordons gélatineux qui ont à peu près la même structure que ceux de *Loligo vulgaris* (L. JECKLIN, 1934). Les cordons d'*Alloteuthis* sont plus fragiles, transparents et courts.

La partie du cordon qui porte les œufs a la forme d'une massue. Les tiges par lesquelles les cordons sont attachés, sont relativement longues.

Les pontes, ou plus précisément les morceaux de pontes, récoltées par nous dans la Mer Catalane, étaient constituées au maximum de 12 cordons, de 30 à 40 mm de longueur. Le nombre d'œufs par cordon variait entre 8 et 30.

Contrairement à ce qui se passe chez *Loligo vulgaris*, les femelles d'*Alloteuthis media*, qui contiennent entre 1.000 et 1.400 œufs mûrs, ne déposent pas leurs œufs en une seule ponte sinon en un seul endroit.

Les apertures sont gardées dans la forme copulatoire et les  
seuls sont fermés quand ils passent devant la bouche dans la  
forme fermée par les bras.

C) PÉRIODE DE ROUTE

D'après S. J. O. BIANCO (1909) et A. MARX (1925), il semblerait  
quand l'animal est dans le stade de l'adulte, les formes récentes  
sont représentées par G. JATA (1909) et surtout des crues de l'adulte  
à cette époque dans la région de l'est de l'Europe. Les formes d'adulte  
sont également très rarement rencontrées. D'après  
l'opinion de certains auteurs, la période de route a deux caractères  
distincts de mai à octobre. Quelques points ont été trouvés en  
mai, juin, juillet et août.

D) LIEU DE ROUTE

D'après G. JATA, les Allemands attachent leurs yeux sur  
des objets ronds (copulatoires, Cnidaires) se trouvant sur les fonds  
sableux ou sur le corail.

Les points récents par nous en mai a été attachés à son sup-  
port. Il se trouve à cet endroit par un changement effectué par 80 à  
100 mètres, sur les sables de la mer. Les points de juin et juillet ont  
été trouvés dans l'herbier de l'océan de l'Atlantique et de  
Saint-Pierre, dans un espace de 20 mètres. Deux autres points, rencontrés  
le même mois, étaient fixés sur des copulatoires récemment des fonds  
de 40 à 70 mètres. Ils sont, nous en avons trouvé une dizaine sur  
un récif corallien.

E) FORME

Les crues d'adulte sont comme d'habitude ceux d'adulte.  
Les crues d'adulte (G. JATA) sont rencontrées dans des cordons cor-  
alliens qui ont à peu près la même structure que ceux de l'adulte.  
Les crues d'adulte (G. JATA) sont rencontrées dans des cordons cor-  
alliens, transparents et courts.

La partie du cordon qui porte les crues a la forme d'une masse  
et les crues par lesquelles les cordons sont attachés, sont très  
difficilement trouvées.

Les points, ou plus précisément les morceaux de points,  
trouvés par nous dans la Mer Caraïbe, étaient constitués au  
maximum de 12 cordons, de 20 à 40 mm de longueur. Le nom-  
bre d'adultes par cordon variait entre 2 et 30.

Contrairement à ce qui se passe chez les autres espèces, les  
crues d'adulte, qui contiennent entre 1.000 et 1.400  
crues mûres, ne se trouvent pas dans une seule pointe mais  
en un seul cordon.

## XVI. — ILLEX ILLECEBROSUS COINDETII

(VERANY)

### I. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

France (A. LAFONT, 1867; P. FISCHER, 1874; L. JOUBIN, 1920; J. BOUXIN et R. LEGENDRE, 1936).

Portugal (A. GIRARD, 1890).

Maroc et îles Canaries (C. CHUN, 1913; G. C. ROBSON, 1926; A. NOBRE, 1932).

Sénégal, Guinée (P. DESBROSSES, 1938; W. ADAM, 1960).

#### *Atlantique Sud.*

Côte africaine jusqu'à 14°S (W. ADAM, 1952).

#### *Mer du Nord.*

Helgoland (G. GRIMPE, 1925).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental et Adriatique.

#### *Mer Catalane.*

Très commun (L. LOZANO Y REY, 1905; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Illex illecebrosus coindetii* habite l'étage inférieur du système littoral; il descend dans le bathyal jusqu'à 500 mètres environ.

Dans l'Atlantique Nord, *Illex illecebrosus coindetii* a été récolté par la « Princesse Alice » entre 135 et 385 mètres.

Les exemplaires d'Afrique du Sud proviennent de fonds vaseux et sableux de 48 à 500 mètres.

Selon G. JATTA, l'espèce, peu fréquente dans le golfe de Naples, se trouve sur les fonds vaseux et le détritique du large jusqu'à 250 mètres. R. ISSEL (1931) a capturé *Illex illecebrosus coindetii* dans la Mer Ligure sur les fonds à Langoustines, en compagnie de *Todaropsis eblanae*.

Sur la côte algérienne, R. DIEUZEIDE a récolté cette espèce entre 50 et 550 mètres, avec un maximum entre 200 et 250 mètres. Elle semble affectionner de préférence la vase à *Funiculina*.

D'après E. MORALES, *Illex illecebrosus coindetii*, espèce fréquente dans la région de Blanes, est pêchée toute l'année entre 110 et 400 mètres et en particulier entre 160 et 320 mètres, sur fonds vaseux.

Les *coindetii* de la région de pêche de Port-Vendres et de Rosas proviennent de fonds de 40 à 500 mètres. Ils sont capturés en très grande partie par les chalutiers. On les pêche également à la lumière, à l'aide de turlutttes, quand ils montent la nuit dans les couches superficielles.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Les animaux examinés, parmi lesquels les deux sexes sont représentés en nombre égal, proviennent en majeure partie de Port-Vendres et de Rosas. Quelques spécimens ont été récoltés par nous à Naples et en Sicile.

Le plus grand mâle mesurait 200 mm, la plus grande femelle avait une longueur de 263 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

En janvier et février, aucun *Illex* n'est pêché en deçà des fonds de 70 à 80 mètres. Des animaux de grande taille sont rapportés de fonds allant de 90 à 150 mètres. Les mâles ont des spermatophores, les femelles sont mûres ou ont des œufs d'un stade très avancé. Entre 150 et 400 mètres, on récolte des femelles à gonades peu développées et des mâles avec des spermatophores en formation. Ces mâles et ces femelles sont de taille moyenne et petite.

Pendant les mois de mars et avril, les animaux mûrs des deux sexes s'approchent davantage de la côte; les mâles semblent précéder les femelles, ils sont, en mars; plus nombreux que ces dernières.

Les femelles de taille moyenne récoltées au-delà de 150 mètres n'ont que de très petits ou de petits œufs.

Pour les œufs d'*Illex illecebrosus coindetii*, nous distinguons les tailles suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 0,25 mm
petits œufs .....	0,25-0,5
œufs moyens .....	0,5 -0,75
grands œufs .....	0,75-1,0

En mai et juin, mâles et femelles mûrs se prennent dans les eaux peu profondes, entre 60 et 100 mètres environ. Les animaux de taille moyenne se rapprochent davantage de la côte, on les pêche entre 100 et 200 mètres.

En juillet, on récolte d'une part des animaux mûrs ou en état de maturation avancée dans les eaux côtières. D'autre part apparaissent au-delà de 100 mètres de très jeunes *Illex* à gonades non développées.

Les animaux mûrs, les femelles surtout, disparaissent en août de la zone littorale. On les pêche alors, mais jamais en grand nombre, dans des eaux plus profondes au-delà de 200 mètres.

Les jeunes pénètrent dans des eaux moins profondes; les chalutiers en rapportent de grandes quantités des fonds de 80 à 120 mètres.

C'est généralement en septembre que l'invasion des eaux côtières par les jeunes *Illex* atteint son maximum. Le nombre des animaux participant à cette migration est d'ailleurs assez variable d'une année à l'autre. Les animaux sont pêchés entre 40 et 120 mètres; ils semblent être particulièrement fréquents sur les fonds à *Ophiotrix quinquemaculata*.

En octobre, d'autres très jeunes animaux pénètrent dans les mêmes eaux côtières.

A partir de novembre et surtout en décembre, les animaux venus à la côte en juillet, se retirent peu à peu en profondeur; en décembre, ils se trouvent au-delà de 200 mètres.

Les *I. illecebrosus coindetii* de la Mer Catalane effectuent donc des déplacements verticaux assez importants, que nous pouvons résumer de la façon suivante : en février, des animaux de grande taille mûrs ou en état de maturation avancée se dirigent vers la côte. Ils sont suivis à quelques semaines d'intervalle par des animaux plus petits à gonades faiblement développées. Ces animaux passent le printemps et une partie de l'été dans les eaux littorales qu'ils quittent pour aller pondre loin de la côte.

Des animaux juvéniles arrivent dans les eaux côtières peu à peu délaissées par les adultes. Ils y séjournent jusqu'au début de l'hiver et se retirent ensuite sur les fonds au-delà de 200 mètres.

Le comportement migrateur d'*Illex illecebrosus coindetii* de l'Atlantique Nord est inconnu. Les animaux de l'Atlantique Sud semblent affectionner une zone plus ou moins côtière pendant toute l'année (W. ADAM).

Par contre, grâce à un travail très documenté de H. J. SQUIRES (1957) nous sommes bien renseignée sur les migrations de la race américaine, *Illex illecebrosus illecebrosus*, dans les eaux canadiennes.

Les jeunes animaux quittent au printemps la région du Grand-Banc en direction de Terre-Neuve, où ils arrivent en juin. En juillet et août les animaux avancent dans des eaux plus septentrionales. Ils passent l'automne dans la zone littorale et se retirent en novembre, avant d'avoir atteint la maturité sexuelle.

Les migrations des jeunes *coindetii* et des jeunes *illecebrosus* présentent le même caractère. Des animaux à gonades

non développées pénètrent en été dans des eaux côtières où ils séjournent en automne. Ils quittent la zone littorale au début de l'hiver.

Le déplacement vers la côte des animaux qui, au printemps sont en état de maturation avancée, revêt moins le caractère d'une migration par « bancs », comme c'est le cas pour les jeunes individus en été; il s'agit d'un mouvement propre aux animaux méditerranéens que l'on ne retrouve pas chez l'espèce américaine de Terre-Neuve.

## 5. CROISSANCE

La croissance peut être assez facilement suivie chez les jeunes *Illex* pendant leur séjour dans les eaux côtières.

Les femelles qui apparaissent au mois de juillet ont une longueur moyenne de 72 à 78 mm, les mâles de 75 à 85 mm.

En décembre, les femelles mesurent de 150 à 162 mm, les mâles de 138 à 148 mm. Nous manquons de données en janvier, mais il est permis de voir dans les animaux de 160 à 170 mm et de 152 à 164 mm, trouvés en février, ceux qui ont séjourné sur la côte l'automne précédent.

On ne peut pas suivre isolément ces animaux pendant le printemps et l'été, puisqu'ils se joignent aux *Illex* de très grande taille qui se rapprochent peu à peu de la côte dès mars.

En octobre, il y a un nouvel apport de très jeunes animaux dans les eaux côtières. La longueur moyenne des femelles est de 60 à 64 mm, celle des mâles de 57 à 63 mm. Les premières mesurent 86 à 90 mm en novembre, les secondes 75 à 79 mm. Ces jeunes animaux disparaissent ensuite de la zone côtière; les chalutiers travaillant en-deçà de 200 mètres n'en ramènent pas en décembre. Il s'agit sans doute des mêmes *Illex* que l'on récolte sur des fonds assez importants en février et mars et qui, ce dernier mois, ont atteint, chez les deux sexes, une longueur de 118-130 mm. La croissance de ces jeunes animaux peut être suivie pendant le printemps et l'été, puisqu'ils se tiennent plus éloignés de la côte que les animaux plus âgés.

Les femelles mesurent de 142 à 154 mm en juin, les mâles de 138 à 146 mm dans ce même mois.

Les femelles passent donc de 72 à 78 mm au mois de juillet à 150 à 162 mm en décembre et à 160 à 170 mm en février. Le taux de croissance pour les cinq premiers mois est de 78-84 mm, soit de 15,6-16,7 mm par mois. Il est de 11,7-13,1 mm par mois si on inclut la période décembre-février.

Dans les mois d'octobre à juin, les femelles croissent de 82 à 90 mm, soit de 10,3 à 11,3 mm par mois. La vitesse de croissance n'est pas égale pendant cette période. Encore assez rapide en automne et hiver (les animaux grandissent de 12 à 12,6 mm par mois entre octobre et mars), elle est ralentie au printemps où les femelles passent de 125 mm en mars à 148 mm en juin.

Les mâles mesurent de 85 à 75 mm en juillet et de 138-148 mm en décembre. Leur taux de croissance s'élève donc à 63 mm pour une durée de cinq mois, soit à 12,6 mm par mois.

En incluant la période décembre-février, ce taux passe à 11,3 mm (11 mm) par mois.

Les jeunes mâles qui mesurent 57 à 63 mm en octobre ont atteint 117 à 130 mm en mars et 138 à 146 mm en juin. En huit mois, ils grandissent donc de 81 à 83 mm, soit de 10,1 à 10,4 mm par mois. Comme pour les femelles, la vitesse de croissance est plus rapide en automne et en hiver qu'au printemps.

Les femelles croissent un peu plus vite que les mâles. Chez les deux sexes, la vitesse de croissance est plus rapide de la fin de l'été à la fin de l'hiver qu'au printemps. La diminution de la vitesse de croissance au printemps est plus accusée chez les mâles que chez les femelles.

Les jeunes *Illex illecebrosus illecebrosus* de la côte de Terre-Neuve mesurent 140 mm en mai. En octobre, les mâles ont atteint une longueur de 240 mm, les femelles de 260 mm. Le taux de croissance s'élève pour les premiers à 16 mm par mois, pour les secondes à 20 mm par mois. La vitesse de croissance est supérieure à celle des animaux de la Mer Catalane pour la même période.

Chez les deux races, les femelles croissent plus vite que les mâles.

## 6. AGE ET LONGÉVITÉ

La détermination de l'âge est rendue particulièrement malaisée en raison du fait que la ponte est inconnue et que nous devons nous contenter de fixer approximativement la période de reproduction d'après l'état des ovaires. Cette période s'étend probablement de février à octobre. Les éclosions auront lieu de mars à novembre, avec toutefois un maximum en juillet-août.

La question de l'âge se pose de la façon suivante : les animaux qui mesurent entre 72 et 85 mm en juillet, ont-ils trois à quatre mois ou huit à neuf mois, c'est-à-dire, sont-ils issus des pontes très précoces de la même année ou au contraire des pontes tardives de l'année précédente ?

Ceux qui ont une longueur moyenne de 60 mm en octobre, sont-ils âgés de trois (quatre) ou de six (sept) mois, et proviennent-ils par conséquent des pontes d'été ou des pontes précoces du printemps ?

Cette question ne peut, à l'heure actuelle, être résolue de manière définitive; l'exposé qui va suivre doit être considéré comme une hypothèse.

Si nous admettons, ce qui nous paraît probable, que la vitesse de croissance d'*Illex illecebrosus coindetii* ne diffère pas sensiblement de celle de *Loligo vulgaris*, les animaux de juillet seraient les premiers éclos de la même année, ceux d'octobre proviendraient des pontes d'été.

Les femelles nées en mars-avril auraient donc entre trois et quatre mois, à une longueur de 75 mm. En décembre, entre huit et neuf mois, elles mesureraient 156 mm et en février, leur âge varie entre dix et onze mois, leur longueur étant alors de 165 mm. Les mâles mesurent 80 mm à l'âge de trois (quatre) mois, 143 mm entre huit et neuf mois et 158 mm entre dix et onze mois.

Les animaux nés en été, mesurent en octobre, à l'âge de trois mois, 60 mm. En mars, entre sept et huit mois, les deux sexes ont une longueur de 125 mm. En juin, à l'âge de 10 ou 11 mois les femelles auront une longueur de 148 mm, les mâles de 143 mm.

Les femelles nées au printemps se reproduisent au cours du printemps et de l'été suivant, à un âge variant entre un an et quinze mois. Celles issues des pontes d'été se reproduiront à la fin de l'été suivant. Il est probable qu'une partie d'entre elles n'arrive pas à la maturité au cours de l'été et que celles-ci ne pondront qu'au printemps prochain, dès février-mars; elles auront alors entre dix-huit et vingt mois et mesureront de 215 à 230 mm.

Les très grandes femelles que l'on récolte pendant ces deux mois, (250-260 mm) pondent probablement pour la deuxième fois, à un âge de vingt-trois mois environ.

Les mâles qui viennent à la côte en juillet sont tous aptes à la reproduction quand ils se retirent en novembre-décembre, alors âgés de neuf mois. Ceux issus des pontes de l'été mûriront au cours de l'hiver et du printemps et se reproduiront quand ils auront entre six et huit mois environ.

Les très grands mâles récoltés au printemps (200 mm) sont probablement âgés de dix-neuf mois.

Les mâles atteignent au moins l'âge de douze et probablement vingt mois, les femelles de vingt-quatre mois.

## 7. REPRODUCTION

### A) MATURATION SEXUELLE

#### a) Mâles.

La formation des spermatophores commence chez des individus de 90 mm. A 100 mm, les plus précoces sont aptes à se reproduire. A partir de 140 mm, tous les mâles sont mûrs. Le tableau 53 indique le pourcentage des différents stades de maturation pour les classes de taille 90 à 220 mm (valeurs moyennes des années 1953, 1955 et 1957).

TABLEAU 53

Classe mm	mâles n.m.	Sp.f.	Sp.	femelles n.m.	p.o.	o.m.	gr.o.	mûres
90	76,4	23,6		100,0				
100	44,5	18,5	37,0	100,0				
110	21,8	15,6	62,6	93,7	6,3			
120	4,0	9,3	86,7	81,1	18,9			
130		2,0	98,0	55,9	18,9	25,2		
100			100,0	3,1	21,7	72,1	3,1	
150			100,0	5,1	17,9	23,0	54,0	
160				2,8	14,3	20,0	60,1	2,8
170				11,1	11,1	11,1	55,6	11,1
180				10,0	10,0	10,0	50,0	20,0
190						12,5	12,5	75,0
200						12,5	12,5	75,0
210							25,0	75,0
220								100,0

Les mâles qui arrivent en juillet dans les eaux côtières ne sont pas mûrs. La formation des spermatophores commence en août; à la fin de ce mois, 20 % environ des mâles de cette partie de la population ont déjà des spermatophores dans la poche de Needham. Le pourcentage des différents stades de maturation pour les mois de février à décembre est indiqué dans le tableau 55.

La longueur des spermatophores varie chez nos animaux entre 25 et 35 mm; elle dépend de la taille du mâle (tableau 54).

TABLEAU 54

Longueur du manteau	Longueur des spermatophores	Longueur du manteau	Longueur des spermatophores
mm	mm	mm	mm
104	25,0	164	31,5
118	27,0	175	32,0
125	26,5	192	34,5
140	28,0	200	35,0
150	29,5		

b) Femelles.

Les plus petites femelles en état de se reproduire appartiennent à la classe de 160 mm. A partir de 220 mm, toutes les femelles sont mûres (tableau 53).

Les petites femelles qui passent l'été et l'automne dans les eaux côtières n'ont, au moment où elles quittent cette zone, que des œufs petits ou moyens. Le pourcentage des stades de maturation pour les mois de février à décembre est indiqué dans le tableau 55.

TABLEAU 55

Mois	mâles n. m.	Sp. f.	Sp.	femelles n. m.	p. o.	o. m.	gr. o.	mûres
II		25,0	75,0		20,5	34,0	35,0	10,5
III	35,7	10,7	53,6	46,2	9,4	8,0	16,2	20,2
IV		23,0	77,0	22,2	22,2	11,1	18,9	25,6
V		22,1	77,9		18,3	8,0	42,6	31,1
VI			100,0		9,0	20,4	20,1	50,5
VII	42,9		57,1	42,1			7,9	50,0
VIII	30,1	27,8	42,1	80,0	16,0	4,0		
IX	24,2	20,2	55,6	47,0	47,0	6,0		
X	32,3		67,7	30,8	50,8	18,4		
XI	34,4	6,2	59,4	40,0	40,0	20,0		
XII	10,0	10,0	80,0	25,0	35,0	40,0		

Le nombre d'œufs produits par une femelle varie entre 50 00 et 12 000; il est sous la dépendance de la taille de la femelle. Cette relation, c'est-à-dire le fait que les grandes femelles ont davantage d'œufs que les petites, peut facilement être mise en évidence par des chiffres.

En effet, contrairement à ce qui se passe souvent chez *Loligo vulgaris*, les femelles mûres, capturées dans les eaux côtières, n'ont pas encore commencé à pondre. La quantité d'œufs trouvés dans les ovaires correspond donc à la totalité des œufs produits.

Le tableau 56 indique la longueur du manteau, le poids total, le poids de l'ovaire et celui des glandes nidamentaires pour quelques femelles mûres.

TABLEAU 56

Longueur du manteau	Poids total	Poids de l'ovaire	Poids des glandes nid.
mm	g	g	g
262	400	53	34,0
238	326	46	24,0
235	310	42	24,0
215	293	41	17,5
198	200	31	14,6
176	141	26	13,0

#### B) ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION

L'accouplement d'*Illex illecebrosus coindetii* n'a encore jamais été observé. Chez les femelles mûres et en état de maturation assez avancé, des paquets de spermatophores sont attachés dans la cavité palléale, près du ganglion stellaire (planche IV, d). Le mode d'accouplement est donc le même que celui qui a lieu chez une partie des *Loligo opalescens* (c'est-à-dire ceux qui sont arrivés à l'endroit de la ponte) et chez quelques *Loligo pealii*. Le mâle s'approche de la femelle du côté ventral, la saisit autour du manteau, introduit l'hectocotyle dans la cavité palléale et y dépose les spermatophores.

#### C) PÉRIODE DE PONTE

La période de ponte ne peut être déterminée qu'approximativement, d'après l'état des ovaires.

Selon S. LO BIANCO (1909), les femelles récoltées à Naples ont des œufs mûrs d'octobre à mai. On trouve des spermatophores fixés dans leur cavité palléale de mars à mai. Les femelles pondraient donc à partir du mois de mars.

Dans la Mer Catalane, les femelles les plus précoces sont mûres dès janvier; elles ont des spermatophores attachés dans la cavité palléale à partir de décembre. Les premières pontes dans la Mer Catalane doivent avoir lieu en février-mars. D'après le nombre des femelles mûres, la plus grande activité reproductrice doit se situer de mai à juillet. La période de ponte se prolonge jusqu'en septembre et octobre puisque l'on trouve des femelles mûres, toujours en nombre restreint, sur les fonds de 200 à 400 mètres pendant ces deux mois. L'endroit de la ponte est inconnu. Elle n'a pas lieu dans les eaux côtières puisque les animaux mûrs, après un bref séjour dans ces eaux, retournent en profondeur.

#### D) LES LARVES

Nous avons récolté quelques larves « *Rhynchoteuthion* », de 2 mm de longueur, lors de la croisière du « Professeur Lacaze-Duthiers » en 1954 au large de la côte espagnole. Ces larves ont été pêchées la nuit, en surface, au-dessus de fonds de 1 000 mètres environ. Cependant, comme tous les Ommatostrephidés ont des larves du type « *Rhynchoteuthion* », la détermination de nos larves comme appartenant à la forme *Illex illecebrosus coindetii* demeure incertaine.

## XVII. — TODAROPSIS EBLANAE

(BALL)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Grande-Bretagne (A. MASSY, 1928; G. C. ROBSON, 1931; A. C. STEPHEN, 1944).

France (L. JOUBIN, 1920; J. BOUXIN et R. LEGENDRE, 1936).

Espagne et Portugal (A. GIRARD, 1890, 1892; E. DEGNER, 1925).

Maroc (C. CHUN, 1913; G. C. ROBSON, 1926).

Sénégal et Guinée (P. DESBROSSES, 1938; W. ADAM, 1951, 1960).

#### *Atlantique Sud.*

Cape Town (G. C. ROBSON, 1924). Cape Point (S. THORE, 1949).

De l'Équateur à 36°36' S (W. ADAM, 1952).

#### *Mer du Nord.*

Toute la mer jusqu'au Skagerrak (G. GRIMPE, 1925; H. HERTLING, 1936; S. JAECKEL, 1958).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental.

Adriatique (G. KOLOMBATOVIC, 1890, 1900).

#### *Mer Catalane.*

Assez rare (L. LOZANO Y REY, 1905; J. G. HIDALGO, 1916; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

*Todaropsis* habite l'étage inférieur du système littoral et surtout la partie supérieure du système bathyal.

En Atlantique, *Todaropsis* affectionne en outre des fonds nettement moins importants. Ceci est notamment le cas pour les animaux de la Mer du Nord et en partie pour ceux des côtes de la Grande-Bretagne. Il s'agit, d'après G. GRIMPE, d'une espèce à faible répartition verticale; elle ne descendrait pas au-delà de 200 mètres.

Citons parmi les animaux récoltés à faible profondeur, ceux décrits par G. C. ROBSON, capturés sur la côte marocaine, à une vingtaine de mètres.

Les animaux du Sénégal ont été pêchés entre 85 et 660 mètres (W. ADAM). Ceux de l'Atlantique Sud ont été pris sur fond vaseux et sablo-vaseux, entre 100 et 430 mètres.

Dans la Mer Ligure, *Todaropsis eblanae* est une forme indicatrice des fonds à *Nephrops norvegicus* (R. ISSEL, 1931). Elle y est récoltée pendant toute l'année et souvent en quantité assez importante.

En novembre et décembre 1958, le « Président Théodore-Tissier », lors de sa campagne dans le golfe du Lion et la Mer Catalane, a recueilli des *Todaropsis eblanae* dans plusieurs stations, entre 335 et 460 mètres.

Selon E. MORALES, cette espèce est l'Ommatostrephidé le plus rare des fonds de pêche de Blanes. On le rencontre toute l'année sur fonds vaseux, entre 160 et 400 mètres, mais toujours en très petit nombre.

Les chalutiers de Port-Vendres ne ramènent que rarement des *Todaropsis*. Par contre, l'espèce est toujours présente, en nombre très variable, dans les filets des chalutiers pêchant au-delà de 200 à 250 mètres. La limite supérieure de son aire de répartition se situe, dans la Mer Catalane, à 140 mètres, à 110 mètres exceptionnellement; la limite inférieure se situe à environ 500 mètres.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Notre matériel provient en majeure partie de Rosas. Quelques spécimens ont été récoltés par les chalutiers de Port-Vendres.

Le plus grand mâle mesurait 156 mm, la plus grande femelle 204 mm.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE, CROISSANCE ET AGE

Nos récoltes de cette espèce ne sont pas suffisamment nombreuses et régulières pour que nous puissions nous faire une idée de sa distribution annuelle. Il est fréquent à certaines époques, alors qu'il compte à d'autres périodes parmi les plus rares Céphalopodes de la Mer Catalane.

Au printemps et en été, *Todaropsis eblanae* n'a jamais été recueilli en grand nombre. En automne et en hiver, par contre, l'espèce a été abondante à la criée de Rosas. En octobre et novembre 1958, elle a été prise en quantité importante dans la Mer Catalane par le « Président Théodore-Tissier ».

Les données relatives à la croissance sont très limitées.

En octobre 1959, les mâles mesuraient 112 mm, en novembre, ils avaient 120 mm et en mars 1960, leur longueur moyenne était de 135 mm. En cinq mois, ils avaient donc grandi de 23 mm, soit de 4,6 mm par mois.

D'octobre 1958 à mars 1959, leur croissance était de 25 mm, soit de 5 mm par mois.

Les femelles mesuraient 125 mm en octobre, 131 mm en novembre et 155 mm en mars. Leur taux de croissance était donc de 6 mm par mois. Pour la période envisagée (octobre-mars) la



La longueur des spermatothores varie entre 20 et 27 mm; elle dépend de la taille du mâle (tableau 58).

TABLEAU 58

Longueur du manteau	Longueur des spermatothores	Longueur du manteau	Longueur des spermatothores
mm	mm	mm	mm
116	20	146	26
121	21	150	26,5
127	22	155	27
134	25	156	27
140	25		

Le nombre des spermatothores est très variable. En mars, nous en avons compté jusqu'à 100. En mai et juin, des mâles avec 150 à 200 spermatothores ne sont pas rares. En automne, les grands mâles ont souvent épuisé leurs réserves.

b) Femelles.

Les tailles d'œufs distinguées chez *Todaropsis eblanae* sont les suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 0,3 mm
petits œufs .....	0,4-0,6
œufs moyens .....	0,6-0,9
grands œufs .....	0,9-1,2

Les œufs prêts à être déposés sont de couleur orange foncé, alors que ceux qui ont déjà la même taille, mais qui ne sont pas encore mûrs, sont jaune pâle.

Jusqu'à la classe de 100 mm, les gonades ne sont pas développées. A 140 mm, les femelles les plus précoces ont de grands œufs. Les premières femelles mûres appartiennent à la classe de 160 mm. Le processus de la maturation est très lent (tableau 57).

Le nombre d'œufs contenus dans l'ovaire dépend, dans une certaine mesure, de la taille des femelles. Il varie entre 5 000 et 10 000 environ.

Les glandes nidamentaires des femelles prêtes à pondre sont puissamment développées. Elles peuvent atteindre jusqu'aux 4/5 de la longueur dorsale du manteau.

La ponte est inconnue.

## XVIII. — OMMATOSTREPES SAGITTATUS

(LAMARCK)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

#### *Atlantique Nord oriental.*

Limite septentrionale : Mer de Barents et Mer de Kara.

Islande (J. STEENSTRUP, 1880; E. LÖNNBERG, 1891; E. NIELSEN, 1930).

Norvège (S. LOVEN, 1845; G. O. SARS; O. NORDGAARD, 1923).

Grande-Bretagne (E. FORBES et S. HANLEY, 1853; J. G. JEFFREYS, 1869; A. R. NICHOLS, 1900; W. E. HOYLE, 1902; A. MASSY, 1909; A. C. STEPHEN, 1944).

France (P. FISCHER, 1867; L. JOUBIN, 1894; J. BOUXIN et R. LEGENDRE, 1936).

Portugal, Espagne et Açores (A. GIRARD, 1890; A. MASSY, 1909; J. G. HIDALGO, 1916; L. JOUBIN, 1920; J. MAGAZ, 1934).

Iles Madère (A. GIRARD, 1890; W. J. REES et G. E. MAUL, 1956).

Mauritanie et Sénégal (W. ADAM, 1960).

#### *Mer du Nord.*

Toute la mer et la partie occidentale de la Baltique (G. PFEFFER, 1908; G. GRIMPE, 1925; S. JAECKEL, 1948, 1958).

#### *Méditerranée.*

Bassin occidental et Adriatique.

#### *Mer Catalane.*

Pas très commun (L. LOZANO Y REY, 1905; E. MORALES, 1958; K. WIRZ, 1958).

### 2. HABITAT

Les données concernant l'habitat et la fréquence d'*Ommatostrepes sagittatus* sont très contradictoires. L'espèce semble tantôt vivre en petits groupes ou même en exemplaires isolés, tantôt se déplacer en bancs de plusieurs milliers d'individus. Selon certains auteurs, il faudrait voir dans cette espèce un habitant de la haute mer, ne pénétrant dans les eaux côtières que lors de la poursuite de bancs de poissons. C'est ainsi qu'on constate fréquemment des échouages sur les plages. D'autres auteurs, au contraire, sont d'avis que notre Céphalopode mène une vie plus ou moins benthique.

En faveur d'une vie pélagique de haute mer, il faut mentionner la présence de nombreux animaux recueillis dans les estomacs de Germons (J. BOUXIN et R. LEGENDRE), de même que les pêches nocturnes extrêmement fructueuses en surface dans le golfe de Naples (G. JATTA, 1896 ; S. LO BIANCO, 1909).

Mais l'espèce se trouve également en quantité considérable dans les chaluts. Ainsi, le « Président Théodore-Tissier » a récolté jusqu'à 164 exemplaires dans un trait de chalut de deux heures et demie, lors de sa croisière sur la côte algérienne en janvier 1960, sur des fonds de 400 à 580 mètres.

En Méditerranée, l'espèce semble vivre près du fond le jour, alors que la nuit, une partie de la population (les jeunes de préférence) monte dans les couches superficielles.

R. DIEUZEIDE a recueilli des *Ommatostrephes sagittatus* sur les fonds de 300 à 650 mètres. D'après E. MORALES, les animaux descendent jusqu'à 640 mètres.

Nos propres récoltes proviennent de fonds de 200 à 800 mètres; elles consistent le plus souvent en quelques exemplaires, rarement plus d'une douzaine par trait de chalut de 2 heures. Les animaux semblent marquer une certaine préférence pour les fonds de 400 à 700 mètres environ.

### 3. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Le matériel examiné provient en majeure partie des chalutiers de Rosas. Quelques exemplaires ont été ramenés par ceux de Port-Vendres. Les femelles étaient plus nombreuses que les mâles. La plus grande femelle de notre matériel mesurait 370 mm, le plus grand mâle 320 mm. L'espèce peut atteindre une taille bien supérieure.

### 4. DISTRIBUTION ANNUELLE

Ainsi, *Ommatostrephes sagittatus* est pêché toute l'année sur des fonds de 200 à 800 mètres, mais toujours en petite quantité et les animaux récoltés offrent le plus souvent une taille très différente.

En mars, nous avons recueilli des mâles de taille petite et moyenne, à gonades non développées et d'autres, plus grands, avec des spermatophores dans la poche de Needham. Les femelles, de taille assez variée, avaient au plus de petits œufs.

Les tailles d'œufs distinguées chez *Ommatostrephes sagittatus* sont les suivantes :

femelles non mûres et très petits œufs .	jusqu'à 0,6 mm
petits œufs .....	0,7 -1,2
œufs moyens .....	1,3 -1,8
grands œufs .....	1,9 -2,4

En avril et mai, aucun mâle n'a été capturé. Les femelles les plus avancées, de grande taille, avaient des œufs moyens, mais la majorité, de plus petite taille, avait des gonades non développées ou de petits œufs.

En juin et juillet, des mâles de taille diverse et de tous les stades de maturation ont été recueillis. En août, les grands mâles avaient disparu. Une partie des mâles pris en septembre était apte à la reproduction; ils étaient de taille relativement petite.

Les femelles récoltées pendant les mois d'été offrent également des tailles et des stades de maturation très différents. En juillet, les plus avancées avaient des œufs moyens. C'est en septembre que nous avons trouvé deux femelles vraiment mûres, les seules en cinq ans.

D'octobre à décembre, les animaux de taille petite et moyenne dominant chez les deux sexes. Il y avait en octobre encore un certain nombre de femelles à grands œufs. Celles recueillies en novembre et décembre avaient des gonades non développées. Parmi les mâles capturés pendant ces mêmes mois, très peu avaient des spermatophores dans la poche de Needham.

## 5. REPRODUCTION

### MATURATION SEXUELLE

#### a) *Mâles.*

Jusqu'à la classe de 200 mm, les mâles ont des gonades non développées. A 220 mm, plus de la moitié ont des spermatophores en réserve. A 260 mm, tous sont aptes à la reproduction. Les très grands exemplaires, fort rares d'ailleurs, avaient épuisé leur réserve.

Des mâles mûrs se trouvent pendant toute l'année, mais ils sont plus nombreux de juin à septembre que pendant les autres mois.

La longueur des spermatophores varie entre 48 et 54 mm.

#### b) *Femelles.*

Les femelles les plus précoces avec de petits œufs appartiennent à la classe de 240 mm. Ce n'est que chez les femelles de 320 mm que l'on trouve quelques exemplaires avec des œufs moyens. Les seules femelles mûres mesuraient 365 et 370 mm. Elles contenaient 12 000 à 15 000 œufs.

D'après l'état des gonades des femelles, la période de ponte semble se situer en automne (septembre-novembre). La ponte elle-même est inconnue.

En avril et mai, aucun mâle n'a été capturé. Les femelles les plus avancées, de grande taille, avaient des ovules moyens, mais la majorité, de plus petite taille, avait des gonades non développées ou de petits ovules.

En juin et juillet, des mâles de taille diverse et de tous les stades de maturation ont été recueillis. En août, les grands mâles avaient disparu. Une partie des mâles pris au printemps dans cette région de reproduction, ils étaient de taille relativement petite.

Les femelles recueillies pendant les mois d'été ont été égales- ment des tailles et des stades de maturation très différents. En juillet, les plus avancées avaient des ovules moyens. C'est au printemps que nous avons trouvé deux femelles vraiment mûres, les seules en cinq ans.

D'octobre à décembre, les animaux de taille petite et moyenne dominaient chez les deux sexes. Il y avait en octobre encore un certain nombre de femelles à grands ovules. Ces femelles recueillies en novembre et décembre avaient des gonades non développées. Parmi les mâles capturés pendant ces mêmes mois, très peu avaient des spermatozoaires dans la poche de Nesselmann.

### 4. REPRODUCTION

#### MATURATION SEXUELLE

27. Alaska

Jusqu'à la classe de 200 mm, les mâles ont des gonades non développées. A 220 mm, plus de la moitié ont des spermatozoaires en réserve. A 240 mm, tous sont aptes à la reproduction. Les très grands exemplaires, fort rares d'ailleurs, avaient éclosés pour la réserve.

Des mâles mûres se trouvent pendant toute l'année, mais ils sont plus nombreux de juin à septembre que pendant les autres mois.

La longueur des spermatozoaires varie entre 42 et 24 mm.

b) Femelles

Les femelles les plus précoces avec de petits ovules appartenant à la classe de 240 mm. Ce n'est que chez les femelles de 220 mm que l'on trouve quelques exemplaires avec des ovules moyens. Les seules femelles mûres mesuraient 265 et 270 mm. Elles contenaient 12 000 à 15 000 ovules.

D'après l'état des gonades des femelles, le période de ponte semble se situer en automne (septembre-novembre). La ponte elle-même est incertaine.

## XIX. — LISTE DES ESPÈCES N'AYANT PAS FAIT L'OBJET DE MONOGRAPHIES

Nous donnons dans le présent chapitre la liste des espèces dont nous n'avons pu recueillir que quelques exemplaires isolés. Il s'agit de deux Octopodidés, cinq Sépiolidés, deux Loliginidés et deux Architeuthacés.

Leur nombre limité n'implique par forcément que ces espèces soient effectivement peu abondantes. Pour certaines, la rareté est plus apparente que réelle : elle est due à la nature des moyens de capture. Quoi qu'il en soit, le nombre des spécimens actuellement en notre possession ne nous permet point d'établir, comme nous l'avons fait précédemment, un essai de monographies. Nous ne retiendrons, en vue des derniers chapitres de notre travail, que leur distribution géographique et leur habitat qui sont indiqués ci-dessous.

### *OCTOPUS MACROPUS* Risso

#### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Indo-Pacifique, Atlantique Nord oriental et occidental, Mer Rouge, Méditerranée occidentale et orientale, Adriatique.  
Mer Catalane : rare.

#### 2. HABITAT

Roches littorales.

#### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Août 1953, deux mâles sans spermatophores dans l'ancien vivier du Laboratoire Arago.

Février 1959, une femelle non mûre au même endroit.

### *OCTOPUS DEFILIPPI* VÉRANY

#### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Océan Indien, Atlantique Nord oriental, Méditerranée occidentale.  
Mer Catalane : rare.

## 2. HABITAT

Les indications relatives à l'habitat d'*Octopus defilippi* sont assez contradictoires. Certains auteurs le considèrent comme une espèce strictement littorale; d'autres lui attribuent comme biotope des fonds détritiques ou vaseux à une profondeur de 100 à 200 mètres.

Le « Président Théodore-Tissier » (1958) a récolté un exemplaire dans les eaux de Corse, entre 60 et 130 mètres, sur fonds détritiques, deux individus près des Saintes-Maries, sur du détritique côtier, entre 23 et 29 mètres et un échantillon près d'Agde, par 35 mètres.

## 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Mai 1954, deux femelles non mûres, Canet, 40 mètres, vase sableuse.

Juillet 1956, un mâle sans spermatophores, Banyuls, 80 mètres, vase côtière.

Août 1955, un mâle non mûr. Canet, 35 mètres, vase sableuse.

## ROSSIA CAROLI JOUBIN

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique Nord oriental, Méditerranée occidentale.

Mer Catalane : probablement assez commun.

### 2. HABITAT

Vase du large, à partir de 400 mètres (exceptionnellement de 300 mètres), jusqu'au-delà de 1 000 mètres.

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Seize mâles et vingt-cinq femelles provenant de la région de pêche de Rosas entre 400 et 850 mètres.

Les animaux ont été récoltés en majorité (32 exemplaires) en octobre et novembre 1959.

Les mâles sont mûrs à partir d'une longueur de 35 mm; la taille des spermatophores varie entre 16 et 21,5 mm pour des mâles de 35 à 55 mm.

Les femelles sont aptes à la reproduction à partir de 50 mm environ.

Le nombre et la taille des œufs sont comparables à ceux trouvés chez *Rossia macrosoma*.

## SEPIOLA AFFINIS NAEF

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Méditerranée occidentale.

Mer Catalane : probablement assez commun.

### 2. HABITAT

Étage infra-littoral (sables terrigènes) et partie supérieure de l'étage circalittoral (sables côtiers).

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Quinze mâles et dix-huit femelles provenant en majeure partie de la plage du Fontaulé (Banyuls); trois échantillons récoltés près de Saint-Cyprien, à 15 mètres.

Dates des récoltes : avril à août.

Les mâles sont mûrs à partir de 12 mm; leurs spermatophores mesurent environ 6 mm.

Les femelles ont des œufs mûrs à partir de 18 mm; ces œufs ont un diamètre de 3,0 mm. Une femelle possède entre 25 et 30 œufs lisses. Le temps d'incubation s'élève à 30-35 jours à une température moyenne de 17 à 18° C.

## SEPIOLA ROBUSTA NAEF

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Méditerranée occidentale, Adriatique.

Mer Catalane : assez rare.

### 2. HABITAT

Vase côtière et détritique du large.

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Sept mâles et huit femelles récoltés en mars et avril 1957 dans la région de pêche de Port-Vendres, entre 30 et 90 mètres.

Tous les mâles recueillis (longueur 22 à 25 mm) avaient des spermatophores dont la taille est de 5,5 mm environ.

Les femelles (longueur 24 à 28 mm) étaient mûres.

Le diamètre des œufs est de 2,8 mm.

La ponte a été récoltée sur *Microcosmus sabatieri*.

## SEPIETTA OBSCURA NAEF

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Méditerranée occidentale, Adriatique.

Mer Catalane : assez rare.

### 2. HABITAT

Sables littoraux, herbiers de Posidonies, entre 3 et 30 mètres environ.

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Huit mâles et six femelles provenant de la plage de Saint-Cyprien et des herbiers de la baie de Banyuls.

Tous les mâles (longueur 12 à 18 mm) étaient aptes à la reproduction.

La longueur des spermatophores est de 6 mm.

Les femelles avaient des œufs à des stades divers; aucune n'était mûre.

### *RONDELETIOLA MINOR* NAEF

#### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique oriental Nord et Sud, Méditerranée occidentale.

Mer Catalane : probablement très rare.

#### 2. HABITAT

A Naples, l'espèce, extrêmement commune (A. NAEF, 1923), a été pêchée entre 150 et 250 mètres sur fond vaseux ou sur du sable fin.

#### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Un mâle sans spermatophores récolté en avril 1959 entre 400 et 600 mètres, une femelle non mûre recueillie en novembre 1958 entre 550 et 640 mètres (région de pêche de Port-Vendres).

### *LOLIGO FORBESI* STEENSTRUP

#### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique Nord oriental, Mer du Nord, Méditerranée occidentale et orientale, Adriatique, Mer Rouge.

Mer Catalane : rare.

#### 2. HABITAT

Récoltes dans l'Atlantique et la Mer du Nord entre 15 et 150 mètres, en Méditerranée entre 150 et 400 mètres environ.

#### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Trois mâles et trois femelles non mûrs recueillis en mai et juin 1957 entre 200 et 450 mètres; quatre femelles mûres pêchées en octobre et décembre 1958 entre 265 et 430 mètres (région de pêche de Port-Vendres).

### *ALLOTEUTHIS SUBULATA* (LAMARCK)

#### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique oriental Nord et Sud, Mer du Nord, Méditerranée occidentale et orientale, Adriatique.

Mer Catalane : rare.

#### 2. HABITAT

Fonds sableux, sablo-vaseux et vaseux de 20 à 120 mètres environ.

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Cinq mâles et sept femelles récoltés en mars, mai, juillet et septembre entre 20 et 80 mètres, sur sable et vase côtiers (baie de Banyuls). Les femelles n'étaient pas mûres, les mâles les plus avancés avaient des spermatophores en formation.

## *CALLITEUTHIS MENEGHINII* (VÉRANY)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique Nord oriental et occidental, Océan Indien, Méditerranée occidentale, Adriatique.

Mer Catalane : rare.

### 2. HABITAT

Vase du large, fonds à *Isidella elongata* (300 à 700 mètres environ).

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Cinq individus provenant de la campagne du « Président Théodore-Tissier » dans le golfe du Lion et la Mer Catalane en octobre-décembre 1958.

## *HISTIOTEUTHIS BONELLIANA* (FÉRUSSAC)

### 1. DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE

Atlantique Nord oriental et occidental, Océan Indien, Méditerranée occidentale.

Mer Catalane : rare.

### 2. HABITAT

Vase du large, fonds à *Isidella elongata*.

### 3. EXEMPLAIRES EXAMINÉS

Une femelle avec des œufs en état de maturation avancée en mai 1954 à la criée de Rosas.

Un mâle sans spermatophores en juillet 1957 et une femelle non mûre en novembre 1958 (les deux échantillons provenant de la campagne du « Président Théodore-Tissier »).



DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES



## XX. — REPRODUCTION

### I. INTRODUCTION

De tous les problèmes que pose la biologie des Céphalopodes, ceux qui concernent la reproduction, et plus particulièrement les phases embryonnaire et postembryonnaire, sont les plus difficiles à élucider en raison du caractère irrégulier et hasardeux des récoltes.

Néanmoins, en dépit des lacunes qu'il n'a pas encore été possible de combler, nos recherches ont contribué à résoudre quelques-uns de ces problèmes et elles nous permettent de discuter de l'ensemble du processus de la reproduction.

A l'exception de quelques formes très spécialisées comme *Vampyroteuthis infernalis*, seul représentant de l'ordre des *Vampyromorpha*, le mode de reproduction — le « sex-pattern » des auteurs anglais — est le même chez tous les Céphalopodes : les spermatozoïdes sont mis en réserve dans des spermatophores et ceux-ci sont transférés du mâle à la femelle à l'aide d'un bras spécialisé à cet effet, l'hectocotyle.

Si les organes génitaux, les produits sexuels et le comportement sont relativement simples et assez uniformes chez les Décapodes, il n'en est pas de même chez les Octopodes. Il est incontestable que ce dernier groupe est en pleine évolution et que celle-ci se manifeste tout particulièrement dans la différenciation des organes génitaux, et celle des produits sexuels, ainsi que dans le comportement reproducteur lui-même.

### 2. PROPORTION DES SEXES

Les indications concernant la proportion des sexes (*sex-ratio*) sont assez contradictoires et se basent le plus souvent sur un nombre trop restreint d'individus.

Il est admis, de façon générale, que chez la majorité des Céphalopodes, les femelles sont plus nombreuses que les mâles.

Certains auteurs cependant ont pu disposer d'un matériel très valable et les proportions avancées par eux ne sont certainement pas dues au hasard. Ainsi L. TINBERGEN et J. VERWEY ont récolté 7 484 mâles et 5 657 femelles de *Loligo vulgaris*, soit 132 mâles pour 100 femelles.

Chez *Alloteuthis subulata*, les femelles sont plus nombreuses que les mâles (83 mâles pour 100 femelles, G. GRIMPE).

Chez *Ommatostrephes sagittatus*, et pour cette espèce, il y a accord total de tous les auteurs; les mâles sont infiniment plus rares que les femelles.

Une question se pose alors : est-ce que la disproportion des sexes, la déviation souvent très sensible de la relation 50 : 50, correspond à la prépondérance réelle de l'un des sexes, ce qui serait alors la manifestation de facteurs héréditaires, ou bien cette disproportion n'est-elle qu'apparente?

Seul l'examen d'animaux fraîchement éclos peut donner la réponse.

G. MONTALENTI et G. VITAGLIANO (1946) ont trouvé 64 mâles sur 133 *Sepia officinalis* naissantes. Ici, l'écart de la proportion 50 : 50 n'est pas significatif. Nous avons examiné de jeunes Seiches provenant de plusieurs pontes; la proportion des sexes ne s'écartait pas de façon significative de la relation attendue.

Chez les jeunes *Eledone cirrosa*, il y a égalité rigoureuse des deux sexes. Or il s'agit là justement d'une espèce pour laquelle les auteurs, pour la plupart, ont admis un nombre beaucoup plus élevé de femelles.

Nous sommes assez favorable à l'hypothèse d'une égalité des sexes chez les Céphalopodes. Les compositions très variables des populations pourraient s'expliquer alors par un habitat différent des mâles et des femelles, comme c'est le cas chez *Eledone cirrosa*, ou encore par le fait que l'un des sexes est nettement plus petit que l'autre et passe plus facilement à travers les filets.

Le tableau 59 indique le nombre de mâles pour 100 femelles chez les espèces dont le matériel actuellement à notre disposition peut être considéré comme représentatif. Chez les Céphalopodes désignés par un astérisque, la proportion des sexes trouvée dévie de façon significative de la proportion attendue — celle de 50 : 50.

TABLEAU 59  
NOMBRE DE MALES POUR 100 FEMELLES

<i>Octopus vulgaris</i>	143*
<i>Octopus salutii</i>	96
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	125
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	73*
<i>Eledone cirrosa</i>	81*
<i>Eledone moschata</i>	120*
<i>Sepia officinalis</i>	104
<i>Sepia orbignyana</i>	90
<i>Sepia elegans</i>	61*
<i>Rossia macrosoma</i>	89
<i>Sepietta oweniana</i>	88
<i>Loligo vulgaris</i>	106
<i>Alloteuthis media</i>	58*
<i>Illex coindetii</i>	103
<i>Todaropsis eblanae</i>	116
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	39*

L'excès de mâles constaté chez *Octopus vulgaris* et *Eledone moschata* s'explique probablement par le fait qu'à l'approche de la période de reproduction, les femelles se retirent avant les mâles des fonds accessibles à la pêche.

Chez *Eledone cirrosa*, les femelles sont plus nombreuses en raison du fait que la plus grande partie de notre matériel provient, nous l'avons vu, de fonds peu importants.

Chez *Ommatostrephes sagittatus*, comme d'ailleurs chez *Bathypolypus sponsalis* où les femelles sont également plus nombreuses, nos connaissances sur la répartition sont encore très limitées; il n'est cependant pas exclu que les mâles aient une préférence pour les fonds plus importants.

La prédominance des femelles est très accusée chez *Alloteuthis media* et *Sepia elegans*. On peut admettre que chez ces deux espèces, les mâles, nettement plus petits que les femelles, échappent plus facilement aux filets.

Chez les autres espèces mentionnées dans la liste ci-dessus, la proportion des sexes correspond à la relation attendue de 50 : 50.

Il paraît donc, dans l'ensemble, assez probable que la disproportion des sexes chez certaines espèces soit due à des raisons d'ordre écologique ou morphologique (habitats différents, tailles différentes) plutôt qu'à des raisons d'hérédité.

### 3. MATURATION SEXUELLE

Chez les Céphalopodes, la maturité sexuelle est atteinte tardivement. Le moment se situe, par rapport à la durée de la vie entière,

TABLEAU 60

LONGUEUR ET AGE AU MOMENT DE LA MATURITÉ SEXUELLE. LONGUEUR ET AGE MAXIMUM

	Longueur				Age			
	Maturité		Max.		Maturité		Maximum	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
	mm	mm	mm	mm	mois	mois		
<i>Octopus vulgaris</i>	(65) 80-90	(130) 140-150	215	185	(7) 8-10	(15-17) 18-24	2 (3-4) ans	2 (3) ans
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	(70) 80-90	130?	107	132	env. 18	18-24?	?	?
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	(30) 40-70	(60) 80-90	78	95	(4) 5-6	(8-9) 14-17	15 mois	16-18 mois
<i>Eledone cirrosa</i>	(50) 70-90	(70) à part. 100	110	150	18-19	21-23	2 (3) ans	2 (4) ans
<i>Eledone moschata</i>	(60) 80-100	(110) 120-140	140	140	15-16	21-22	24 mois	24 mois
<i>Sepia officinalis</i>	(75) 90-110	à partir 110	300	255	(7) 10-12	10-12	2 (4) ans	2 (3) ans
<i>Sepia orbignyana</i>	(40) 50	(70) 80	96	120	6-7?	9-10?	12-15 mois	15-18 mois
<i>Sepia elegans</i>	(30) 35	(50) 60	62	76	9-10?	12-15?	12-15 mois	15-18 mois
<i>Rossia macrosoma</i>	à part. 35	(50) 55	57	84	7-8	8-11	12? mois	15? mois
<i>Sepiolla rondeleti</i>	10-15?	(20) 30	25	35	5-6?	9-10?	12? mois	12? mois
<i>Sepietta oweniana</i>	à part. 15	(30) 35	35	41	6-7?	10-12?	12? mois	12-15? mois
<i>Loligo vulgaris</i>	(110) 130	160	415	320	9-10	12	3 (4) ans	2 (3) ans
<i>Alloteuthis media</i>	(50) 60	(80) 90	88	120	8-12	12-18	12? mois	18? mois
<i>Illex coindetii</i>	à part. 100	(160) 170	200	263	6-8	12-15	18-20 (24) mois	24 mois
<i>Todaropsis eblanae</i>	120	(160) 170	156	204	10-12	18-22	24 mois	24 (36) mois
<i>Ommatostrephes sag.</i>	220	360	320	370				

vers la fin de sa première moitié et plus souvent, surtout chez les femelles, dans sa deuxième moitié seulement.

Le tableau 60 indique la longueur minimum et la longueur moyenne à laquelle les mâles et les femelles deviennent aptes à la reproduction, ainsi que l'âge qui correspond à ces tailles. Dans le même tableau figurent également la taille et l'âge maximum des deux sexes.

Les mâles mûrissent plus vite que les femelles. Ils peuvent donc se reproduire à une taille inférieure à celle des femelles. Ceci est valable pour tous les Céphalopodes, y compris les espèces chez lesquelles les mâles atteignent une taille plus importante que les femelles.

Les jeunes mâles qui ont passé l'été dans les eaux côtières, les quittent au début de l'hiver, la poche de Needham garnie de spermatophores, alors que les femelles n'ont encore que des œufs peu avancés.

Parmi les Octopodidés, *Octopus vulgaris*, et en particulier les mâles, arrivent relativement tôt à maturité, vu la taille importante qu'ils atteignent. Les deux espèces d'*Eledone*, ainsi que les formes de profondeur, *Pteroctopus tetracirrhus* et *Bathypolypus sponsalis*, mûrissent plus tardivement.

Parmi les Sépiidés, la plus grande espèce, *Sepia officinalis*, mûrit relativement plus tôt que les petites espèces telles que *Sepia orbignyana* et *Sepia elegans*.

Il en est de même chez *Loligo vulgaris* par rapport à *Alloteuthis media*.

Chez *Illex coindetii* et *Todaropsis eblanae*, les mâles sont mûrs vers la fin de la première moitié de leur vie, les femelles au milieu de la seconde moitié.

La durée du processus de maturation, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre la production des spermatozoïdes et la mise en réserve des spermatophores chez les mâles et la période qui correspond à l'agrandissement des œufs chez les femelles, varie selon l'espèce.

Dans le tableau 61, nous avons indiqué pour chaque espèce les tailles des plus petits mâles avec des spermatophores en formation d'une part et avec des spermatophores en réserve d'autre part. Nous avons noté la taille de la plus petite femelle avec de petits œufs ainsi que celle de la plus petite femelle mûre. Le temps nécessaire à la maturation des produits sexuels est indiqué pour les deux sexes.

TABLEAU 61

DURÉE DU PROCESSUS DE LA MATURATION SEXUELLE  
(VOIR TEXTE, p. 187)

	S. pf.	Sp.	Mois	p.o.	mûre	Mois
	mm	mm		mm	mm	
<i>Octopus vulgaris</i>	60	80	2	90]	130-140	3
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	60	80-90	3-5	70	130	6-8
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	n.m. 20	30-40	2	40	60-70	2-3
<i>Eledone cirrosa</i>	50	60-70	2-3	60	70-100	4-5
<i>Eledone moschata</i>	50	60-70	1-2	70	110	6-7
<i>Sepia officinalis</i>	55	75-90	2-3	75	110	3-(4)
<i>Sepia orbignyana</i>	40	40-50	1	60	70-80	2
<i>Sepia elegans</i>	30	30-35	1	35	50-55	3
<i>Rossia macrosoma</i>	30	30	1	40	50-55	2-3
<i>Sepietta oweniana</i>				20	30	2-3
<i>Loligo vulgaris</i>	100	110-130	1	140	160	1-2
<i>Alloteuthis media</i>	50	50]	1-2	50	80	3-5
<i>Illex coindetii</i>	90	100	1	110	160	3-5
<i>Todaropsis eblanae</i>	110	120	1	110	160	4-6
<i>Ommatostrephes sag.</i>	210	220	1 ?	240	360	6 ?

D'une façon générale, la maturation des œufs est plus longue que celle des spermatophores. Chez certaines espèces, la différence entre les deux sexes est très accusée, comme par exemple chez *Eledone moschata* où la maturation des mâles dure un à deux mois et celle des femelles six à sept mois. Chez d'autres, comme *Sepia officinalis*, le processus de la maturation est à peine plus long chez les femelles

La maturité plus tardive des femelles est donc également due à un processus plus long et pas seulement au fait que la maturation des produits sexuels commence plus tard chez elles que chez les mâles.

Existe-t-il des raisons d'ordre biologique capables d'expliquer la maturité tardive des Céphalopodes? Nous n'en voyons qu'une seule : une longue phase postembryonnaire, c'est-à-dire une maturation retardée, apparaît indispensable à la réussite d'un groupe d'animaux dont les réactions vis-à-vis des situations externes et de l'état interne ne sont pas seulement innées, mais en grande partie acquises. J.-M. WELLS et J. WELLS (1959) dans leur travail sur le contrôle hormonal de la maturation sexuelle chez *Octopus vulgaris* ont exprimé le même point de vue.

De nombreuses recherches effectuées chez les animaux les plus divers ont démontré que la maturation des gonades, comme d'autres processus biologiques cycliques, tel par exemple la migration, est réalisée grâce à un rythme endogène, rythme qui est réglé par des facteurs externes. Nous reviendrons dans un chapitre ultérieur sur ce problème. Pour le moment, seuls les facteurs externes nous préoccupent; les plus importants parmi eux sont la température et la luminosité et, avant tout, leur action combinée (voir à ce sujet les travaux récents de B. BAGGERMAN, 1957, etc.).

En ce qui concerne les Céphalopodes, J.-M. WELLS et J. WELLS (1959) viennent de mettre en évidence l'action de la lumière dans le processus de la maturation sexuelle chez *Octopus vulgaris*.

Des facteurs externes étant responsables de la mise en route du processus de maturation, on peut s'attendre à ce que le moment où une espèce se reproduit pour la première fois ne corresponde ni au même âge ni à la même taille dans les différentes mers ou dans les différentes régions d'une même mer. Les indications relatives à ce sujet sont malheureusement très rares pour les Céphalopodes des divers océans.

Les *Loligo vulgaris* des côtes hollandaises se reproduisent pour la première fois à un âge variant entre neuf et douze mois. C'est au même âge — les mâles à neuf mois et les femelles à douze mois — que les plus jeunes *Loligo* de la Mer Catalane sont aptes à la reproduction.

Par contre, les *Octopus vulgaris* des eaux de Floride semblent être bien plus précoces que ceux de la Méditerranée. G. E. PICKFORD (1945) signale un mâle mûr de 45 mm de longueur dorsale du manteau et une femelle, mesurant 75 mm, prête à pondre.

W. ADAM (1952) figure un spermatophore d'un *Octopus vulgaris* provenant de la côte du Sénégal dont la longueur palléale n'est que de 28 mm. Rappelons que le plus petit *Octopus* mûr récolté par nous mesurait 65 mm.

Nous avons constaté que les Sépiidés pêchés dans le golfe de Tarente et dans les eaux siciliennes, peuvent se reproduire à une taille inférieure à celle des animaux de la Mer Catalane. La différence avec ces derniers est de 10 à 15 mm pour *Sepia officinalis* et de 5 à 10 mm pour *Sepia orbignyana* et *Sepia elegans*.

Les *Illex illecebrosus* de Terre-Neuve, vivant dans des eaux de 7 à 15° C environ, ne mûrissent que très tardivement. A une longueur de 230 à 240 mm, 75 % des mâles sont mûrs. Les femelles aptes à la reproduction mesurent 280 mm. En Méditerranée, les *Illex* se reproduisent à une taille bien inférieure.

Les *Ommastrephes sloani pacificus* mûrissent plus tôt dans les eaux méridionales du Japon, plus chaudes, que dans les eaux septentrionales (M. SASAKI, 1921). Au Nord, les premiers mâles pourvus de spermatophores mesurent 195 mm, au sud 178 mm.

#### 4. TAILLE ET NOMBRE DES SPERMATOPHORES

A l'intérieur de chaque espèce, la longueur des spermatophores dépend, d'une façon plus ou moins rigoureuse, de la taille du mâle. La taille des spermatophores augmente continuellement chez toutes les espèces où les mâles n'atteignent pas une longueur très importante. Par contre, chez celles où les mâles deviennent très grands (*Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*), la longueur des spermatophores n'augmente plus à partir d'une certaine taille.

Dans le tableau 62, nous avons réuni pour chaque espèce la longueur des plus petits et des plus grands spermatophores, ainsi que la longueur dorsale du manteau des mâles qui en sont porteurs.

Les indices des spermatophores sont plus faibles chez les grands animaux que chez les petits; la longueur relative des spermatophores diminue donc au cours de la croissance. L'ampleur de cette diminution est très variable d'une espèce à l'autre.

Il semble que la longueur des spermatophores ne soit pas identique chez les animaux d'une même espèce répandue dans plusieurs océans. Ainsi, les *Octopus vulgaris* de la côte orientale américaine ont des spermatophores nettement plus courts que les Poulpes méditerranéens.

Toutes les espèces du genre *Octopus* ont de très grands spermatophores (M. SASAKI, G. C. ROBSON, G. E. PICKFORD, G. L. VOSS et nous-même). Les indices des *Octopus* de la Mer du Japon (environ une trentaine, M. SASAKI) vont de 60 à 300. La longueur des spermatophores peut donc dépasser trois fois celle du manteau. Les plus grands spermatophores connus, ceux d'*Octopus dofleini*, mesurent 1 100 mm.

Les spermatophores des genres *Pteroctopus*, *Scaevurgus* et *Bathypolypus* ainsi que ceux d'*Eledone cirrosa* sont également très grands.

Seule, *Eledone moschata* est caractérisée par des spermatophores courts, comparables, quant à leur taille, à ceux des Ommatostéphidés. Il semble cependant, d'après les figures données par W. ADAM (1952), que ceux d'*Eledone carpati*, espèce d'Afrique du Sud, sont également assez courts.

Les espèces du genre *Pareledone* ont des spermatophores qui dépassent la longueur du manteau.

Les trois espèces de profondeur de Méditerranée n'ont qu'un nombre très restreint de spermatophores. Par contre, les *Octopus vulgaris* et les Élédones en ont plus d'une centaine.

Tous les Sépiidés ont des spermatophores de petite taille; leur nombre est assez élevé.

TABLEAU 62

	Longueur des spermatophores		Longueur du manteau		Indices	Nombre de spermatophores
	Min.	Max.	Min.	Max.		
	mm	mm	mm	mm		
<i>Octopus vulgaris</i>	38	65	65	175	58,5-30,2	125
<i>Octopus salutii</i>	39	74	58	110	67,3-67,3	45
<i>Pteroctopus tetrac.</i>	64	83	75	107	85,2-77,6	5
<i>Scaevurgus unicolorrhus</i>	48	51	48	56	100,0-91,1	12
<i>Bathypolypus spons.</i>	26	34	33	70	78,8-48,6	8
<i>Eledone cirrosa</i>	43	54	65	110	66,2-49,1	150
<i>Eledone moschata</i>	15	20	70	130	21,4-15,4	106
<i>Sepia officinalis</i>	8	16	105	270	7,6- 5,9	1400 env.
<i>Sepia orbignyana</i>	5	11	43	96	11,6-11,5	105
<i>Sepia elegans</i>	3,5	5,5	32	60	10,9- 9,2	95
<i>Rossia macrosoma</i>	23	26,5	36	57	63,8-46,5	85
<i>Rossia caroli</i>	17	22	35	55	48,6-40,0	50
<i>Sepioloa rondeleti</i>	6,5	8,5	15	25	43,3-34,0	50
<i>Sepietta oweniana</i>	8	10	18	27	44,4-37,0	55
<i>Loligo vulgaris</i>	10	18	138	300	7,2- 4,3	815
<i>Alloteuthis media</i>	2,3	3,4	48	88	4,8- 3,9	200 env.
<i>Illex coindetii</i>	25	32	100	200	25,0-16,0	250
<i>Todaropsis eblanae</i>	20	27	116	156	17,2-17,3	200
<i>Ommatostrephes sag.</i>	45	53	220	320	20,5-16,6	

Chez les Sépiolidés, ils sont assez longs. Pour certaines espèces, et notamment celles du genre *Rossia*, les indices sont aussi élevés que ceux des Octopodidés. Les spermatophores des Sépiolidés sont moins nombreux que ceux des Sépiidés.

Les spermatophores les plus courts se trouvent chez les Loliginidés et aussi bien chez les espèces européennes que chez les espèces américaines. Les indices de *Loligo pealii* s'élèvent à 6,1-7,4 (L. W. WILLIAMS, 1909). Ce caractère semble s'étendre à la tribu des Loliginacés, comme le démontrent certaines espèces japonaises (par exemple *Sepioteuthis lessoniana*, indice 4,3-4,7). Les Loliginidés ont de très nombreux spermatophores.

Il est probable que les Ommatostréphidés ont des spermatophores un peu plus longs que les autres Architeuthacés. Leurs indices sont plus hauts (16-25) que ceux fournis par les grands *Architeuthis japonica* (10,9) et *physeteri* (15,2) et d'autres représentants du groupe habitant le Pacifique et l'Atlantique occidental.

La longueur relative des spermatophores peut donc être considérée comme un indice caractéristique de la famille. Toutefois une exception nous est fournie par *Eledone moschata*. Considéré isolément, ce fait pourrait venir à l'appui de l'hypothèse que les deux espèces européennes d'*Eledone* ne sont pas aussi voisines que leur morphologie le suggère (G. FORT). Ce problème a déjà été envisagé lorsque nous avons décrit la structure particulière des spermatophores d'*Eledone cirrosa*. Les deux espèces se distinguent des autres Octopodidés, l'une par la taille des spermatophores (*Eledone moschata*), l'autre par leur structure (*Eledone cirrosa*). Le processus évolutif qui, nous l'avons vu, se manifeste chez les Octopodes dans le système reproducteur, a porté, dans le cas des *Eledone cirrosa* et *moschata*, sur les spermatophores.

## 5. TAILLE DES OEUFS

Chez les Décapodes, à l'intérieur d'un genre ou d'une famille, la taille des œufs est peu variable. Les Sépiidés et la majorité des Sépiolidés ont de grands œufs. Chez quelques genres de la famille des Loliginidés, comme *Loligo* et *Alloteuthis*, les œufs sont plutôt petits; chez d'autres, par exemple *Sepioteuthis* et *Pickfordiateuthis* (W. ADAM 1960, G. L. VOSS 1953), ils sont de très grande taille. Les Ommatostréphidés, comme d'ailleurs les Architeuthacés en général, ont de petits œufs.

Dans le tableau 63 sont indiqués la longueur des œufs mûrs prélevés dans l'oviducte et les indices.

Chez les Sépiidés et les Sépiolidés, les grandes femelles ont des œufs plus volumineux que les petites. Chez les Loliginidés (méditerranéens) et les Ommatostréphidés, où la taille des œufs ne varie que faiblement, il n'y a pas de relation entre la longueur des femelles et le diamètre des œufs.

Chez les Octopodes, la taille des œufs est un caractère extrêmement variable; il est utilisable dans certains cas pour la diagnose au niveau de l'espèce, mais pas à un niveau systématique plus élevé.

La valeur systématique attribuée à la taille des œufs chez les Octopodes a soulevé une discussion qui a duré de 1923 à 1949. En 1923, A. NAEF a créé le genre *Paroctopus* pour y placer *Octopus diguetii* Perrier et Rochebrune qui, à la connaissance de l'auteur, était le seul *Octopus* ayant des œufs de très grande taille.

Dans sa monographie, G. C. ROBSON (1929) a repris avec quelques hésitations le genre *Paroctopus* proposé par A. NAEF; il avait, en effet, de sérieux doutes sur l'importance de la taille des œufs comme caractère systématique. Il a cherché d'autres critères justifiant le maintien du genre et il y a inclus par la suite plusieurs autres espèces de l'océan Pacifique, toutes évidemment caractérisées par de grands œufs.

TABLEAU 63

	Taille des œufs de l'oviducte	Indices
	mm	
<i>Octopus vulgaris</i>	2,2-2,6	1,2-2,0
<i>Octopus salutii</i>	6,0?	5,0-6,6
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	8,0	6,2
<i>Scaergus unicolorrhus</i>	2,0?	1,7-2,0
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	14,5-15,2	16,0-24,2
<i>Eledone cirrosa</i>	7,0-7,5	4,7-10,0
<i>Eledone moschata</i>	15,0-15,5	10,7-14,1
<i>Sepia officinalis</i>	7,0-9,0	3,9-6,4
<i>Sepia orbignyana</i>	7,0-9,0	7,5-10,0
<i>Sepia elegans</i>	3,7-4,2	5,5-7,4
<i>Rossia macrosoma</i>	7,0-8,0	9,5-14,0
<i>Sepioloa rondeleti</i>	3,0	10,0
<i>Sepietta oweniana</i>	2,5	6,8
<i>Loligo vulgaris</i>	1,9-2,1	0,7-1,3
<i>Alloteuthis media</i>	1,4-1,6	1,4-1,8
<i>Illex coindetii</i>	1,0-1,2	0,5-0,6
<i>Todaropsis eblanae</i>	1,2	0,6-0,8
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	2,2-2,4	0,6

En 1945, G. E. PICKFORD plaçait deux espèces à grands œufs de la Mer des Caraïbes dans le genre *Paroctopus* (*P. briareus* Robson et *P. joubini* Robson). En 1946, le même auteur a essayé de définir ce qu'il faut entendre par « grands œufs », en ayant recours à la méthode des indices. L'indice des œufs devait permettre de séparer sans équivoque possible les espèces du genre *Octopus* (petits œufs) de celles du genre *Paroctopus* (grands œufs). Mais une étude ultérieure de PICKFORD (1949) a totalement changé l'aspect du problème.

Son travail sur les espèces jumelles *Octopus bimaculatus* et *Octopus bimaculoides* a clairement démontré que la taille des œufs n'est pas un caractère générique. Les deux espèces sont très voisines (G. E. PICKFORD dit « the similarity is fundamental, not

superficial »), mais l'une a de petits œufs (1,8-4,0 mm) et l'autre de grands œufs (9,5-17,5). Il fallait donc définitivement abandonner le genre *Paroctopus*.

Indépendamment du point de vue systématique, se pose d'autre part le problème de la signification écologique des grands et des petits œufs. G. THORSON (1946, 1948 et 1950) a attiré l'attention sur l'existence chez les Invertébrés marins sédentaires, d'une relation entre la taille des œufs et, en conséquence, le mode de développement et les conditions qui règnent dans les différentes mers. En premier lieu il place la température. Les formes à grands œufs, riches en vitellus, avec une phase planctonique courte ou nulle, sont surtout répandues dans les mers polaires et dans les grandes profondeurs. Les espèces à petits œufs et à longue vie planctonique sont plutôt confinées dans les eaux chaudes.

Sans discuter ici les travaux de G. THORSON, nous voudrions cependant attirer l'attention sur le fait que ses théories ne sont qu'en partie valables pour les Céphalopodes et ne s'appliquent plus du tout aux Octopodes. Car, si les Octopodes arctiques et ceux des grands fonds sont effectivement caractérisés par de grands œufs, la majorité des espèces que l'on avait faussement réunies dans le genre *Paroctopus* vivent précisément dans les eaux tropicales et subtropicales.

La taille des œufs pose donc un premier problème d'ordre génétique et un second d'ordre écologique. Nous y reviendrons lorsque nous traiterons des larves.

## 6. NOMBRE D'OEUFS

Il est évident que les œufs sont plus nombreux chez les espèces à petits œufs que chez celles à grands œufs.

A taille égale, leur nombre est d'autant plus important que l'espèce est plus grande.

Dans le tableau 64, sont indiqués le nombre d'œufs ovariens ayant dépassé 1 mm de longueur ou de diamètre, le nombre d'œufs mûrs et celui des œufs déposés chez les espèces dont la ponte est connue.

A l'intérieur de chaque espèce, le nombre d'œufs est plus important chez les grandes femelles que chez les petites. Ceci est valable aussi bien pour les femelles qui arrivent tard à maturité (certaines Seiches) que pour celles qui pondent pour la deuxième fois dans leur vie. La relation paraît être plus rigoureuse chez les Décapodes que chez les Octopodes.

Chez les Céphalopodes à petits œufs, le nombre d'œufs produits par l'ovaire correspond à peu près à celui des œufs qui arrivent à la maturité et qui peuvent, par conséquent, être déposés. Les ovaires d'*Octopus vulgaris* examinés par nous après la ponte contenaient encore 500 œufs environ, chiffre évidemment négligeable. Chez les *Loligo* et les *Illex* prêts à pondre, les œufs sont mûrs en presque totalité.

Chez les Céphalopodes qui sont caractérisés par des œufs de grande taille, seule une partie d'entre eux arrive à maturité.

TABLEAU 64

	Taille des œufs mm	Nombre d'œufs		Nombre d'œufs composant la ponte
		ovariens (plus de 1 mm)	mûrs	
<i>Octopus vulgaris</i>	2,4	env. 500 de plus que la ponte		127 500-402 000
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	8,0	4 000-4 500		
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	15,0	90- 150	72- 135	
<i>Eledone cirrosa</i>	7,2	7 000-8 000	500- 1 500	500-1 500 ?
<i>Eledone moschata</i>	15,2	500- 600	300- 370	300 ?
<i>Sepia officinalis</i>	8,0	800-1 000	200- 550	150- 4 000
<i>Sepia orbignyana</i>	8,0	300- 400	100- 150	30- 40
<i>Sepia elegans</i>	4,0	150- 250	50- 60	12- 25
<i>Rossia macrosoma</i>	7,5	120- 150	30- 50	30- 40
<i>Sepioloa rondeleti</i>	3,0	80- 120	40	
<i>Sepietta oweniana</i>	2,5	150- 200	30- 60	30- 60
<i>Loligo vulgaris</i>	2,0	3 000-6 000	3 000- 5 900	10 000- 20 000
<i>Alloteuthis media</i>	1,5	1 400-1 500	env. 1 400	200- 300
<i>Illex coindetii</i>	1,0		5 000-12 000	
<i>Todaropsis eblanae</i>	1,2		5 000-10 000	
<i>Ommatostrephes sag.</i>	2,3		12 000-15 000	

## 7. LA GLANDE DE L'OVIDUCTE DES OCTOPODES

G. C. ROBSON (1929) avait introduit l'indice de la glande de l'oviducte comme caractère systématique, tout en conservant des doutes sur la valeur réelle de ce critère. En vérité, l'auteur ne pouvait se prononcer sur le fait que la taille de cette glande est sous la dépendance de l'activité physiologique de l'animal, autrement dit, de son état de maturation.

Il lui était apparu cependant que la glande est particulièrement volumineuse chez les espèces du genre *Bathypolypus*.

Il n'est pas inutile de rappeler ici la double fonction de la glande de l'oviducte. La première est celle d'une véritable glande qui fournit la tige des œufs et le liquide qui attache les tiges les uns aux autres. Chez certaines espèces, la glande n'a que cette fonction. Chez d'autres cependant, elle sert en outre de réservoir à spermatozoïdes. Sa structure dès lors se complique, puisqu'une partie de la glande se transforme en ampoules plus ou moins amples, destinées à recevoir les produits sexuels mâles.

Nous avons vu, dans la première partie de ce travail, que la taille de la glande de l'oviducte dépend en premier lieu du degré de maturation. La taille de la femelle n'intervient que comme élément secondaire.

Parmi les Octopodidés de la Méditerranée, la glande acquiert un volume maximum chez *Eledone cirrosa*. Les indices d'*Eledone moschata* et de *Bathypolypus sponsalis* restent nettement en-dessous. La glande semble être le plus faiblement développée chez *Octopus salutii* et *Pteroctopus tetracirrhus*, alors que les indices d'*Octopus vulgaris* atteignent presque ceux de *Bathypolypus*.

D'autre part, la taille de la glande de l'oviducte n'est pas en corrélation avec la taille des œufs.

Le tableau 65 donne les indices des plus petites femelles mûres de quelques Octopodidés méditerranéens.

TABLEAU 65

	Indice de la glande de l'oviducte	Taille des œufs
		mm
<i>Octopus vulgaris</i>	9,3	2,4
<i>Octopus salutii</i>	6,6	6,0
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	6,5	8,0
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	12,0	15,0
<i>Eledone cirrosa</i>	20,6	7,2
<i>Eledone moschata</i>	13,1	15,2

La taille de la glande ne dépend pas du fait qu'elle exerce une ou deux fonctions. Chez les deux espèces d'*Eledone*, elle ne sert pas de réservoir, alors que par exemple chez *Octopus vulgaris*, les spermatozoïdes y sont conservés.

Quoi qu'il en soit, il serait nécessaire d'examiner un plus grand nombre d'Octopodidés avant d'estimer s'il est opportun de considérer la taille de la glande de l'oviducte comme un caractère ayant une valeur systématique.

## 8. LES GLANDES NIDAMENTAIRES DES DÉCAPODES

Il nous a paru intéressant de comparer les glandes nidamentaires de quelques femelles mûres d'un Loliginidé, *Loligo vulgaris* et de deux Ommatostréphidés, *Illex illecebrosus coindetii* et *Todaropsis eblanae* (planche IV, c, d, e). Les différentes enveloppes sont fournies par la glande de l'oviducte et surtout par les glandes nidamentaires. Les cordons formant la ponte de *Loligo vulgaris* sont bien connus; la ponte des Ommatostréphidés est supposée être un ruban gélatineux flottant librement ou peut-être, au contraire, attaché à quelque objet solide. Toujours est-il que les glandes nidamentaires des Ommatostréphidés, et en particulier celles de *Todaropsis eblanae*, sont plus puissamment développées que celles de *Loligo*. Il est vrai que le nombre d'œufs est plus important chez les premiers.

Dans le tableau 66, nous avons indiqué, pour quelques femelles des espèces mentionnées ci-dessus, la longueur dorsale du manteau, le poids total, le poids de l'ovaire y compris celui de l'oviducte simple ou double avec ses glandes et le poids des glandes nidamentaires.

TABLEAU 66

Longueur du manteau en mm			Poids total en g			Poids de l'ovaire en g			Poids des glandes nidamentaires en g		
L.	I.	T.	L.	I.	T.	L.	I.	T.	L.	I.	T.
178	176	176	140	141	160	19	26	22	7,5	13	35,6
198	198	195	187	200	222	27	31	30	10,5	14,5	42,5
215	215	204	230	283	270	34	41	38	11,5	17,5	50
232	235		290	310		31	42		13	24	
240	238		310	325		44	64		11,5	24	
258	262		370	400		34	53		18	34	

L, *Loligo vulgaris*; I, *Illex coindetii*; T, *Todaropsis eblanae*.

## 9. ACCOUPLEMENT ET FÉCONDATION

Chez les Décapodes, trois différents modes d'accouplement sont connus. Dans le premier cas, le mâle saisit la femelle par la tête et dépose les spermatophores sur la membrane buccale (position « tête-tête »); dans le deuxième cas, le mâle s'approche de la femelle du côté ventral et l'enlace autour du manteau pour fixer les spermatophores dans la cavité palléale (position « tête-manteau »); enfin, troisième mode, le mâle retourne la femelle sur le dos et dépose les spermatophores dans la cavité palléale.

Ces accouplements ont en commun un caractère plus ou moins agressif, tournant souvent à la violence.

Les Sépiolidés s'accouplent selon le troisième mode (fig. 4). D'après la structure de la cavité palléale de la femelle et la position de l'hectocotyle (bras dorsal), il est peu probable que la transmission des spermatophores puisse s'effectuer d'une autre manière. L'accouplement des Sépiolidés est le plus violent et la femelle cherche à se débarrasser le plus rapidement possible du mâle.

Le deuxième mode, celui où la femelle est saisie par le mâle autour du manteau se trouve chez les *Loligo* américains, *Loligo opalescens* et *Loligo pealii*. Mais les deux espèces s'accouplent également dans la position « tête-tête ». J. A. MAC GOWAN (1954) avait observé en plongée que les *Loligo opalescens* arrivés à l'endroit de la ponte s'accouplent exclusivement dans la position « tête-manteau ». Mais le fait que chez de nombreuses femelles, la bourse copulatrice de la membrane buccale est remplie de spermatozoïdes, prouve que l'accouplement « tête-tête » a également lieu. L'auteur pense que les animaux utilisent cette dernière position lors de la migration vers la zone de ponte.

De tous les Céphalopodes benthiques et nectoniques de Méditerranée, seul *Illex coindetii* adopte avec certitude le deuxième mode (fig. 4). Les spermatophores sont déposés dans la cavité palléale et fixés en faisceaux près du ganglion stellaire (planche IV, d). Chez les autres Ommatostréphidés, *Todaropsis eblanae* et *Ommatostrephes sagittatus*, nous n'avons jamais trouvé de spermatophores dans la cavité palléale des femelles.

M. SASAKI (1921) remarque que chez *Ommastrephes sloani pacificus*, les spermatophores sont déposés sur la membrane buccale et il est fort probable, d'après la structure de cette membrane chez *Todaropsis eblanae*, que ces derniers s'accouplent également dans la position « tête-tête ».

Chez les Sépiidés (fig. 4) et les Loliginidés méditerranéens, comme d'ailleurs chez les *Loligo vulgaris* atlantiques, l'accouplement se fait exclusivement selon le premier mode.

Comme chez les Sépiolidés, l'accouplement chez les Teuthacés et les Sépiidés est de courte durée.

Dans le cas où les spermatofores sont déposés sur la membrane buccale, les spermatozoïdes sont conservés dans la bourse copulatrice de cette membrane. Les œufs sont fécondés au fur

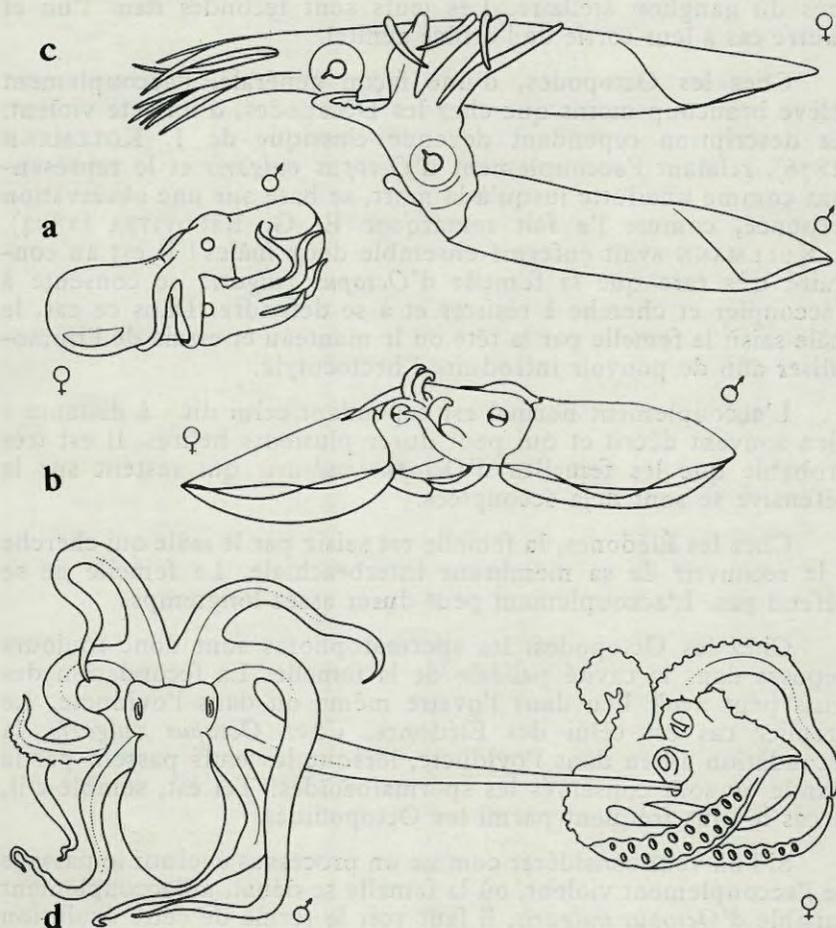


Fig. 4. — Accouplement chez les Céphalopodes (schéma): a, accouplement chez les espèces des genres *Rossia*, *Sepiola* et *Sepietta*; b, accouplement chez les *Sepia* et certaines espèces du genre *Loligo*, dont *Loligo vulgaris*; c, accouplement chez *Illex illecebrosus coindetii*; d, accouplement chez *Octopus vulgaris*.

et à mesure qu'ils passent par le canal que forment les huit bras, avant d'être attachés isolément sur un substrat dur ou enveloppés dans un cordon.

Si les spermatophores sont déposés dans la cavité palléale, il se forme, dans le cas des Sépiolidés, des réservoirs de second ordre sous le pli de la peau de la bourse copulatrice. Chez *Illex*, les spermatophores éclatent probablement au moment de la sortie des œufs, puisque nous les avons toujours trouvés intacts, attachés près du ganglion stellaire. Les œufs sont fécondés dans l'un et l'autre cas à leur sortie de l'orifice génital.

Chez les Octopodes, d'une façon générale, l'accouplement relève beaucoup moins que chez les Décapodes, d'un acte violent. La description cependant devenue classique de J. KOLLMANN (1876), relatant l'accouplement d'*Octopus vulgaris* et le représentant comme une lutte jusqu'à la mort, se base sur une observation erronée, comme l'a fait remarquer E. G. RACOVITZA (1894). J. KOLLMANN avait enfermé ensemble deux mâles ! Il est au contraire très rare que la femelle d'*Octopus vulgaris* ne consente à s'accoupler et cherche à résister et à se défendre. Dans ce cas, le mâle saisit la femelle par la tête ou le manteau et essaie de l'immobiliser afin de pouvoir introduire l'hectocotyle.

L'accouplement normal est cependant celui dit « à distance » bien souvent décrit et qui peut durer plusieurs heures. Il est très probable que les femelles d'*Octopus vulgaris* qui restent sur la défensive se sont déjà accouplées.

Chez les Élédones, la femelle est saisie par le mâle qui cherche à la recouvrir de sa membrane interbranchiale. La femelle ne se défend pas. L'accouplement peut durer assez longtemps.

Chez les Octopodes, les spermatophores sont donc toujours déposés dans la cavité palléale de la femelle. La fécondation des œufs peut avoir lieu dans l'ovaire même ou dans l'oviducte. Le premier cas est celui des Élédones. Chez *Octopus vulgaris*, la fécondation a lieu dans l'oviducte, lorsque les œufs passent par la glande où sont conservés les spermatozoïdes. Tel est, semble-t-il, le cas le plus fréquent parmi les Octopodidés.

Si l'on veut considérer comme un processus évolutif le passage de l'accouplement violent, où la femelle se débat, à l'accouplement paisible d'*Octopus vulgaris*, il faut voir le terme de cette évolution dans le mode d'accouplement des Argonautidés; ici, l'hectocotyle, chargé de spermatophores, se détache du mâle et s'introduit seul dans la cavité palléale de la femelle.

## 10. PÉRIODE DE REPRODUCTION ET DE PONTE

### A) DURÉE DE LA PÉRIODE DE PONTE DANS LA MER CATALANE

La période de ponte pour une espèce habitant à la fois l'Atlantique et la Méditerranée est, d'une façon générale, plus longue dans cette dernière mer.

Dans le tableau 67, nous avons indiqué la période pendant laquelle les femelles ont des œufs mûrs, celle où des pontes sont récoltées en mer ou déposées en aquarium et l'époque où les mâles sont pourvus de spermatophores.

#### Mâles.

Chez la majorité des Décapodes, les mâles ont des spermatophores pendant toute l'année. Deux possibilités sont à considérer : les plus précoces parmi les jeunes sont déjà mûrs au moment où les mâles d'un ou de deux ans plus âgés disparaissent de la zone de ponte ou meurent (*Loligo vulgaris*, *Illex coindetii*); ou bien, il y a des mâles mûrs de taille assez diverse pendant toute l'année (*Sepia orbignyana*, *Sepia elegans*, *Alloteuthis media*, *Sepietta oweniana*, etc.).

Chez les Octopodes, la période pendant laquelle les mâles sont aptes à la reproduction semble être plus limitée que chez les Décapodes. Ceci est surtout le cas pour les espèces littorales où cette période est à peine plus étendue que celle pendant laquelle on trouve des femelles mûres (*Octopus vulgaris*, *Eledone cirrosa*).

Chez *Bathypolypus sponsalis*, cependant, il y a des spermatophores en toute saison et c'est peut-être également le cas pour les autres espèces de profondeur, *Pteroctopus tetracirrhus* et *Scaeurigus unicolor*.

#### Femelles.

Chez plusieurs Décapodes, les femelles ont des œufs mûrs pendant toute l'année, chez d'autres, du printemps à l'automne, pendant six à huit mois. Cependant, à l'intérieur de cette vaste période où la reproduction pourrait avoir lieu, la période principale de la ponte est nettement plus limitée. Chez toutes les espèces, la plus grande activité reproductrice se situe au printemps et en été. Les pontes d'hiver sont infiniment plus rares.

Chez quelques Octopodidés, et en particulier chez les deux espèces d'*Eledone*, la période de ponte est assez restreinte. *Octopus vulgaris* se reproduit tout l'été, mais la plus grande activité règne également de mai à juillet. Chez les Octopodidés de profondeur, par contre, la période de ponte semble être plus étendue.

TABLEAU 67

PÉRIODE DE REPRODUCTION

	œufs ovariens mûrs	pontes	spermatophores
<i>Octopus vulgaris</i>	mars-sept.	mars-sept.	février-octobre
<i>Octopus salutii</i>	juin-octobre ?		février-octobre
<i>Pteroctopus tetracir.</i>	juin-octobre		avril-novembre
<i>Bathypolypus spons.</i>	avril-oct. (nov.)		toute l'année
<i>Eledone cirrosa</i>	avril-juillet	mai-juillet	février-juillet
<i>Eledone moschata</i>	mars-juillet		septembre-avril
<i>Sepia officinalis</i>	janvier-nov.	février-sept.	toute l'année
<i>Sepia orbignyana</i>	toute l'année	mai-octobre	toute l'année
<i>Sepia elegans</i>	toute l'année	mars-octobre	toute l'année
<i>Rossia macrosoma</i>	mars-octobre	mars-octobre	mars-novembre
<i>Sepiola rondeleti</i>	mars-novembre		toute l'année
<i>Sepietta oweniana</i>	mars-octobre	mars-octobre	toute l'année
<i>Loligo vulgaris</i>	toute l'année	mars-octobre	septembre-juil.
<i>Alloteuthis media</i>	toute l'année	janvier-oct.	toute l'année
<i>Illex coindetii</i>	(fév.) mars-oct.	mars-octobre	toute l'année
<i>Todaropsis eblanae</i>	mars-novembre		février-octobre
<i>Ommatostrephes sag.</i>	sept.-octobre ?		toute l'année ?

B) FACTEURS DÉTERMINANT LA DURÉE DE LA PÉRIODE DE PONTE

Au cours des dernières années, il est apparu de plus en plus clairement que le déroulement des processus biologiques cycliques est assuré par un rythme endogène des animaux. Ceux-ci sont en effet capables de mesurer le temps, qu'il s'agisse d'un intervalle de temps de 24 heures ou d'un an. Ce rythme, inné, est réglé à son tour par des facteurs externes (voir à ce sujet E. BUENNING, 1958, « Die physiologische Uhr »).

On peut concevoir que chez les animaux évolués, tels les Vertébrés, et parmi les Invertébrés, les Crustacés, les Insectes, les Céphalopodes, ces processus sont assurés par le jeu du système neuro-endocrinien (facteurs hormonaux ou facteurs internes) et des facteurs externes; les premiers provoquent tout d'abord un déséquilibre hormonal, sensibilisant ainsi l'organisme au moindre changement des conditions du milieu. Ce jeu de facteurs internes et externes a été mis en évidence avec netteté dans un autre processus cyclique, celui de la migration dont nous parlerons plus tard.

La durée de la période de ponte, tout comme la maturité sexuelle et, par conséquent, le début de cette période elle-même, est réglée par des facteurs hormonaux et externes. B. BAGGERMAN (1957) a démontré que la période de reproduction du Téléostéen *Gasterosteus aculeatus* — pour ne citer qu'un animal vivant dans le milieu aquatique et en majeure partie marin — maintenu dans les conditions externes optimales, ne se prolonge point au-delà de sa durée normale. C'est un changement de l'équilibre hormonal qui y met fin. D'autre part, des conditions externes défavorables ont pour effet un raccourcissement très sensible de la période de reproduction.

Les facteurs externes les plus importants sont, comme nous le disions plus haut, la température et la luminosité. En ce qui concerne les Céphalopodes méditerranéens, il est très probable que la température minima de cette mer ne constitue pas un facteur critique pour le développement des gonades qui, chez la majorité des espèces, a lieu en hiver, à une température de 12°5 à 13° C environ.

Au moment de la ponte, à l'endroit où celle-ci a lieu, l'eau est à peine plus chaude. En effet, la température en mai, à une profondeur de 30 mètres, n'excède pas 14° C; en juin, elle varie, à cette même profondeur, entre 14 et 16° C.

Les eaux tempérées de la Méditerranée permettraient à la presque totalité des espèces de se reproduire toute l'année. Or, la période de ponte est limitée. Ainsi, d'autres facteurs que la température doivent intervenir.

C'est la lumière et la durée quotidienne de l'éclairement qui jouent le rôle prépondérant à la fois dans le déclenchement de la période de ponte et dans sa limitation. Chez les Céphalopodes méditerranéens à courte période de ponte, celle-ci se situe dans la saison des plus longues journées, qui ne correspond pas à celle des plus hautes températures. Chez les espèces à période de ponte étendue, la plus grande activité reproductrice règne également dans la saison où les journées sont les plus longues.

L'importance de la lumière dans le processus de la maturation vient d'être prouvée récemment par J.-M. WELLS et J. WELLS (1959) pour *Octopus vulgaris*. Les auteurs anglais ont démontré que la maturation des gonades est déterminée par la sécrétion d'une glande, la glande optique (facteur hormonal) qui est contrôlée par un centre du lobe basal du cerveau, lui-même sous l'influence directe des lobes optiques et par là de la lumière.

B. BAGGERMAN a mis en évidence, que l'activité reproductrice est immédiatement interrompue par un raccourcissement de la durée d'illumination de 16 à 8 heures par jour en pleine période de ponte.

La maturation plus tardive des Céphalopodes atlantiques (côtes européennes) est probablement causée par les températures hivernales très basses. Chez beaucoup d'espèces, la période de ponte débute plus tard qu'en Méditerranée (*Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*, etc.).

Il existe cependant des Céphalopodes chez lesquels la période de ponte est plus étendue en Atlantique. Tel est le cas de *Rossia macrosoma*, espèce boréale, qui se reproduit toute l'année en Atlantique, tandis qu'en Méditerranée, la période de ponte est limitée de mars à octobre. *Eledone cirrosa* ne pond en Méditerranée que pendant trois à quatre mois (mai-août). En Atlantique de très jeunes stades sont trouvés pendant toute l'année.

Nous ignorons encore le mécanisme exact qui détermine la durée de la période de ponte. Il est évident que toute limitation de cette période peut faciliter la séparation de groupes et contribuer ainsi à l'isolement de races. Notons qu'en Méditerranée, la période de ponte est plus courte chez les Octopodes que chez les Décapodes.

## II. LA PONTE

La façon de déposer les œufs et de composer les pontes présente une certaine variabilité chez les Céphalopodes. Le mode le plus primitif se trouve sans doute chez *Vampyroteuthis infernalis* qui éjecte des œufs isolément; ceux-ci flottent librement.

La ponte des Architeuthacés est supposée être un ruban gélatineux libre, contenant des œufs minuscules. Certains indices cependant (mode d'accouplement, poids des œufs, formes des glandes nidamentaires), nous incitent à penser qu'au moins chez quelques Ommatostrophidés, les rubans sont attachés à un substrat fixe.

*Loligo* et *Alloteuthis* produisent des cordons gélatineux dans lesquels les œufs sont enfermés. Si les *Loligo* ont tendance à déposer leurs cordons là où d'autres femelles ont déjà pondu, constituant ainsi d'immenses amas de cordons, les pontes d'*Alloteuthis* semblent être fournies par une seule femelle.

*Sepia officinalis* attache ses œufs, munis de toutes les enveloppes, sur des supports qu'elle choisit de préférence filiformes. Les pontes forment ainsi de véritables grappes (raisins de mer) et sont le plus souvent composées des œufs de plusieurs femelles.

Les œufs de *Sepia orbignyana* et de *Sepia elegans* sont déposés isolément, à une certaine distance les uns des autres.

Les œufs de *Rossia macrosoma*, fixés sur un substrat dur, offrant une surface plus ou moins lisse, sont accolés les uns aux autres.

Les pontes de *Sepietta oweniana* et celles des Sépioles se présentent en œufs isolés ou en petits amas.

Les œufs des Octopodidés, munis du seul chorion, sont réunis par leurs tiges dans des cordons. Ces cordons présentent des aspects fort différents d'après la taille des œufs et la façon dont ils sont attachés les uns aux autres.

Chez *Octopus vulgaris*, les œufs, de petite taille, sont fixés par leurs tiges autour d'un filament central et forment des cordons plus ou moins denses dont la longueur dépend en premier lieu de la place disponible (pl. I, a et b). Les pontes des autres Octopodidés à petits œufs sont construites, semble-t-il, de la même façon.

*Eledone cirrosa* et *Eledone moschata*, espèces à grands œufs, attachent plusieurs œufs ensemble en tordant leurs tiges dans une sorte de filament central. Chez *Eledone moschata*, le nombre d'œufs réunis en cordon ne dépasse pas 10; chez *cirrosa*, une vingtaine environ sont attachés les uns aux autres dans des cordons très lâches (pl. II, g).

Les pontes des autres Octopodidés méditerranéens sont inconnues, comme d'ailleurs celles de la très grande majorité des Octopodes de toutes les mers, qui ne vivent pas dans la zone littorale.

## 12. LIEU DE PONTE

Le tableau 68 indique la nature des principaux supports qui accueillent la ponte pour les différentes espèces. Il sera plus longuement question des lieux mêmes où sont déposés les œufs, lorsque nous aurons à discuter du problème de la migration.

TABLEAU 68

	Zone de la ponte
<i>Octopus vulgaris</i> <i>Eledone cirrosa</i>	Roche littorale, coralligène. Roches situées à la limite de la vase côtière et du détritique du large (La Ruine, les Cannalots, etc.)?
<i>Eledone moschata</i>	Roches isolées dans le sable côtier, (Roches Saint-Laurent, etc.)?
<i>Sepia officinalis</i> <i>Sepia orbignyana</i>	Sable côtier. Zone de contact de la vase côtière et du détritique du large, sur Éponges.
<i>Sepia elegans</i> <i>Rossia macrosoma</i> <i>Sepietta oweniana</i>	Vase côtière, sur <i>Alcyonium palmatum</i> , etc. Détritique du large, sur <i>Pinna</i> .
<i>Loligo vulgaris</i> <i>Alloteuthis media</i>	Fonds à Microcosmes. Sable côtier et vase côtière. Posidonies, (fonds à Microcosmes).

### 13. TEMPS D'INCUBATION

Bien que les observations ne portent que sur quelques espèces qui pondent en aquarium et s'y développent normalement, trois faits peuvent être dégagés.

1° La durée du temps d'incubation dépend de la température.

2° Chez les Décapodes et les Octopodes, à température égale, le développement est plus long chez les espèces dont les œufs sont grands et riches en vitellus que chez celles à petits œufs.

3° A une température égale et pour une taille d'œufs comparable, le temps d'incubation est plus long chez les Octopodes que chez les Décapodes.

Dans le tableau 69, nous indiquons la durée du temps d'incubation à différentes températures pour les espèces dont nous avons pu conduire les pontes à éclosion et, à titre de comparaison, pour quelques Octopodidés non méditerranéens.

TABLEAU 69

TEMPS D'INCUBATION

	Taille des œufs mm	Tempé- rature moyenne	Temps d'incuba- tion	Auteur
<i>Octopus vulgaris</i>	2,4	24-25° C	25 jours	PORTMANN
		18,4	46	ORELLI
		15,8	65	et MANGOLD
<i>Octopus apollyon</i>	petits		6 semaines	MAC GINITIE
<i>Octopus maorum</i>	4-6	13-17	80 jours	BATHAM
<i>Octopus bimacu- loides</i>	9,5-17,5		4 mois	MAC GINITIE
<i>Sepia officinalis</i>	7-9	21,4	31 jours	MANGOLD
		18,4	47	—
		15,9	69	—
<i>Rossia macrosoma</i>	7-8	16,0	45	—
<i>Sepietta oweniana</i>	2,5	20,8	32-33	—
		16,5	38-40	—
<i>Sepiola affinis</i>	3,0	18,2	30	—
		17,0	35	—
<i>Loligo vulgaris</i>	2,0	23,5	18	JECKLIN
		22,5	20	—
		21,0	26-27	MANGOLD
		17,0	30	—
		12-14	40-45	—

Chez les Octopodes à grands œufs, le développement peut durer jusqu'à quatre mois (*Octopus bimaculoides*). Il s'agit là d'une espèce littorale dont le développement a lieu dans des températures relativement élevées. Il est donc probable que chez les Octopodes de profondeur, par exemple chez les *Bathypolypus* et les *Benthoctopus*, le temps d'incubation soit plus long encore. Même chez les Octopodes à petits œufs, comme *Octopus vulgaris*, le développement embryonnaire peut durer plus de soixante jours, si la température est relativement basse.

Chez les Décapodes à petits œufs, et dans le cas particulier de *Loligo vulgaris*, le temps qui s'écoule entre la ponte et l'éclosion à une température pourtant plus basse encore (12-14° C) est nettement plus court.

Chez les Sépiidés et les Sépiolidés, Décapodes à grands œufs, le temps d'incubation, bien que plus long que chez *Loligo vulgaris*, n'atteint cependant pas celui des Octopodes, dont les œufs sont de taille comparable.

#### 14. SOINS MATERNELS

Les femelles de Décapodes que l'on a eu l'occasion d'observer lors de la ponte, ne semblent pas se soucier du sort de leurs œufs : il n'existe pas la moindre indication de soins maternels.

On peut donc voir dans la manière dont certains Octopodes s'occupent de leurs œufs, un autre signe d'évolution dans le domaine du comportement sexuel.

Les quelques *Eledone cirrosa* observées en aquarium ne prêtent pas, semble-t-il, beaucoup d'attention à leurs pontes.

L'absence totale de femelles mûres d'*Eledone moschata* au printemps a été remarquée par S. LO BIANCO. L'auteur supposait que les femelles s'enterrent pour couvrir leurs œufs. Ceci paraît peu probable. Par contre, une des pontes récoltées en Adriatique dans un vase, était gardée par la mère.

Les espèces du genre *Octopus* surveillent leurs pontes jusqu'à l'éclosion. Les soins maternels que prodiguent à leurs œufs les femelles des différentes espèces ne varient point.

Chez les Argonautidés, ces soins ont atteint un haut degré de spécialisation. *Argonauta* porte sa ponte dans la coquille jusqu'à l'éclosion. Chez *Tremoctopus*, les œufs sont attachés à la base des bras dorsaux et maintenus par les ventouses basales de l'un de ces deux bras. Chez *Ocythoë*, les œufs se développent entièrement à l'intérieur du corps maternel (oviducte). Ces trois genres sont caractérisés par des œufs de très petite taille.

Chez *Vitreledonella*, espèce de profondeur, le développement des œufs a lieu dans la cavité palléale de la mère.

## 15. PHASE POSTEMBRYONNAIRE

Les jeunes Céphalopodes fraîchement éclos peuvent-ils être qualifiés de larves ?

Le terme « larve » implique que les stades postembryonnaires soient pourvus d'organes transitoires ou que certaines parties du corps présentent, durant la phase postembryonnaire, une croissance excessive par rapport à la croissance générale.

Tout stade larvaire se termine par la métamorphose : disparition des organes transitoires ou ralentissement de la croissance excessive. Il y a donc dans le développement des jeunes animaux une période bien définie qui prend fin à la métamorphose. Leur développement n'est pas direct.

De nombreux jeunes Céphalopodes correspondent à cette définition et doivent être considérés comme de véritables larves. Nous en citerons quelques uns.

*Vampyroteuthis infernalis* (G. E. PICKFORD, 1946, 1949) est caractérisé dans la période larvaire par une paire de nageoires transitoires, remplacées chez les adultes par une autre paire. Chez les Architeuthacés, les larves sont nombreuses et présentent une extraordinaire richesse de formes. Les stades dits « *Rhynchoteuthion* » des Ommatostéphidés, se distinguent par les tentacules soudés. Chez plusieurs espèces, les larves sont si différentes des adultes que l'on avait créé des espèces distinctes. C'est notamment le cas pour *Chiroteuthis veranyi*, dont la larve était connue sous le nom de *Doratopsis vermicumaris* (E. FICALBI, 1902). D'autres espèces, comme *Octopodoteuthis sicula*, sont caractérisées par des proportions particulières de certains organes. C'est également le cas pour *Scaevurgus unicirrhus*, où les bras ventro-latéraux sont excessivement développés, d'où le nom de *Macrotritopus*.

Les jeunes *Octopus vulgaris* peuvent être également qualifiés de larves puisqu'ils portent des organes cutanés transitoires, les faisceaux de Kölliker.

Toutes ces larves sans exception appartiennent à des espèces qui ont de petits œufs.

Elles mènent une vie planctonique plus ou moins longue qui se termine par la métamorphose et l'adaptation au mode de vie des adultes qui peut être benthique ou pélagique.

Si chez certaines espèces, il n'y a plus d'organes transitoires pendant la période larvaire, ceux-ci jouent cependant un rôle très

important pendant la période embryonnaire. Ils sont en relation avec une plus grande richesse de vitellus qui nécessite des mécanismes de résorption particuliers (A. PORTMANN, 1926, A. PORTMANN et A. M. BIDDER, 1928).

Chez ces formes, il n'y a pas de métamorphose. Le développement postembryonnaire est continu. Mais les jeunes animaux fraîchement éclos mènent, tout comme les vraies larves, une vie planctonique plus ou moins étendue.

Chez les espèces à grands œufs, les Sépiidés, les Sépiolidés et de nombreux Octopodes, les jeunes animaux qui quittent les œufs ressemblent aux adultes dont ils ne se distinguent que par certaines dimensions relatives (longueur des bras, largeur de la tête et du manteau, etc.). Leur développement est direct. On ne peut donc pas parler de stade larvaire chez de telles espèces.

Cependant, pour des raisons d'ordre pratique et de convention générale, nous avons conservé pour tous les jeunes Céphalopodes le terme de « larve », comme nous l'avons indiqué au début de notre travail.

La taille des œufs, nous venons de le voir, pose, par sa grande variabilité, un problème qui a été soulevé pour d'autres Invertébrés marins par G. THORSON. L'auteur a constaté une relation entre la taille des œufs et les conditions du milieu qui se trouveraient réalisées, d'une part dans les mers polaires et en profondeur (grands œufs), d'autre part dans les eaux chaudes (petits œufs).

G.-E. PICKFORD (1949), dans son travail sur les espèces jumelles d'*Octopus bimaculatus* et d'*Octopus bimaculoides*, a constaté que la première espèce, à petits œufs, paraît préférer les fonds rocheux des eaux un peu plus profondes, tandis que la seconde, à grands œufs, se tiendrait plutôt sur des fonds vaseux. Mais l'auteur n'a pas pu préciser davantage les facteurs écologiques qui induisent chez ces deux espèces la formation de grands œufs ou de petits œufs.

Nous avons démontré, en traitant de la taille des œufs, que les espèces à grands œufs ne sont pas confinées dans les eaux froides des mers polaires ou des grandes profondeurs. Le problème de la taille des œufs et par là du mode de développement se pose encore, chez les Céphalopodes, sous un autre aspect.

Les espèces ou familles de Décapodes dont les adultes ont un mode de vie plus ou moins benthique, ont des œufs de grande taille, riches en vitellus et leurs larves ressemblent aux adultes. Chez celles, où les adultes mènent une vie pélagique, comme les Architeuthacés et certains Loliginidés, les œufs sont petits et les jeunes animaux passent de la phase planctonique passive à la

phase pélagique active. La situation chez les Décapodes semble donc claire. Les espèces benthiques ont de grands œufs, les pélagiques (ou nectoniques) ont de petits œufs. Dans les deux cas, les jeunes animaux adoptent tout de suite après l'éclosion le mode de vie des adultes. Ces deux catégories sont répandues dans les eaux boréales et tropicales et se trouvent aussi bien dans les eaux profondes que dans les eaux littorales.

Chez les Octopodes, la situation est plus compliquée. Il n'existe pas de relation entre la taille des œufs et le mode de vie des adultes.

Les Octopodes mènent en très grande majorité une vie plus ou moins benthique, parfois presque sédentaire. Le mode de vie des adultes est donc relativement uniforme; mais c'est précisément dans cet ordre que les espèces ont des œufs de taille très variée. L'exemple le plus frappant est sans conteste celui des espèces jumelles américaines de G. E. PICKFORD, qui habitent toutes deux la même région et le même biotope, menant la même vie benthique, mais dont l'une a de grands œufs et l'autre de petits œufs.

Chez les Octopodes, le problème de la taille des œufs est donc en premier lieu un fait d'ordre évolutif. Et il est légitime de penser que les facteurs déterminant cette ségrégation dans le mode reproducteur, sont des facteurs internes.

Nous allons tenter de démontrer, en prenant des exemples parmi les Octopodidés méditerranéens, qu'il n'existe pas de relation entre la taille des œufs et la profondeur à laquelle vit l'espèce ou la nature du fond (tableau 70).

Nous avons vu que chez les Décapodes, les espèces dont la vie des adultes est benthique ont de grands œufs; le développement des jeunes animaux est direct, sans phase planctonique. Celles dont les adultes mènent une vie pélagique, ont des œufs de petite taille avec une phase larvaire planctonique.

Chez les Octopodes, en majorité benthiques, il y a des espèces à grands et à petits œufs. Les jeunes animaux qui sont éclos à partir de grands œufs adoptent, sans phase planctonique, la vie benthique des adultes; ceux qui naissent de petits œufs passent par une phase transitoire planctonique.

Il est évident que le mode de vie des larves est d'une très grande importance pour la répartition d'une espèce. La fixation des jeunes, dès l'éclosion, dans le biotope de la ponte, limite la répartition ou en ralentit l'extension et aide ainsi à l'isolement de

TABLEAU 70

	Taille des œufs	Profondeur	Fonds
	mm	m	
<i>Scaevurgus unicolorrhus</i>	2,0	100-350	Vase du large, détritique du large.
<i>Octopus vulgaris</i>	2,4	0-100	Roche littorale, sable et vase côtiers.
<i>Octopus salutii</i>	6,0	100-300	Détritique du large, vase du large.
<i>Eledone cirrosa</i>	7,5	50-250	Vase côtière, détritique et vase du large.
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	8,0	250-500	Vase du large.
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	15,0	250-900	Vase du large.
<i>Eledone moschata</i>	15,5	15- 90	Sable côtier, vase côtière.

racés. Les larves planctoniques par contre, ont un pouvoir de dispersion très grand; elles peuvent garantir à l'espèce une répartition vaste et contribuer à la stabilité des formes cosmopolites.

Le pouvoir de dispersion des larves est particulièrement important chez une espèce dont les adultes sont benthiques, tels les Octopodes. Chez les Décapodes, les espèces qui ont des larves planctoniques sont elles-mêmes pélagiques; le pouvoir de dispersion n'est donc pas réservé aux seules larves.

Parmi les vraies larves d'Octopodidés, celle de *Scaevurgus unicolorrhus* mérite une place particulière, non seulement par ses caractères morphologiques, mais surtout parce qu'elle démontre d'une façon très nette qu'une phase larvaire prolongée conserve la spécificité d'une espèce aussi cosmopolite. On ne connaît, en effet, aucune race géographique de *Scaevurgus unicolorrhus*.

Une phase larvaire qui peut être prolongée, une métamorphose lente, donnent à la larve des espèces benthiques la possibilité d'adopter cette vie quand elle a trouvé le fond ou le substrat qui lui convient, à une profondeur voulue. Elle peut, au besoin, étendre la phase planctonique jusqu'au moment où les conditions nécessaires à la survie sont réunies. On conçoit très bien que cette possibilité contribue à conserver une espèce dont les adultes vivent sur un plateau continental très étroit ou sur la partie supérieure de sa pente et dont les larves planctoniques risquent d'être entraînées au large, loin des fonds qui leur conviennent. Ceci est notamment le cas de *Scaevurgus unicolorrhus* (W. J. REES, 1954).

Nous voudrions enfin attirer l'attention sur une question importante.

Toutes les déductions d'ordre écologique ou évolutif qui concernent le rôle d'une phase planctonique reposent sur la supposition souvent admise sans discussion, que ce stade planctonique existe effectivement. Or, cette condition première est, dans certains cas, sujette à controverses. Nous avons vu, à propos des jeunes *Octopus vulgaris*, combien les opinions quant à la durée de cette phase sont partagées.

F. RULLIER et A. PORTMANN pensent que la période larvaire d'*Octopus vulgaris* est extrêmement courte, sinon nulle, alors que W. J. REES et G. L. VOSS (pour ne nommer que ces auteurs) estiment que cette phase s'étend sur plusieurs semaines et peut-être sur des mois.

Toujours est-il que les larves de cette espèce n'ont pas été rencontrées dans le plancton méditerranéen et en particulier dans celui de Villefranche, Marseille et Banyuls, où les récoltes ont été régulières et faites durant de longues années. Il nous paraît douteux que cette absence se laisse uniquement expliquer par une mauvaise technique de pêche. Il est possible qu'en Méditerranée, l'espèce puisse se maintenir facilement sans longue phase planctonique, tandis que dans la Manche, à la limite septentrionale de l'aire de ponte de l'espèce, elle ne peut survivre que grâce à une vie planctonique plus longue. Mais tout cela reste pour le moment dans le domaine des hypothèses.

Nous nous en tiendrons aux faits certains : comme tous les phénomènes de la reproduction, le mode de vie larvaire, étroitement lié à la taille des œufs, est chez les Octopodes un des domaines et non le moindre, où l'évolution peut se manifester. Rien de comparable n'est connu chez les Décapodes.

## XXI. — CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

### I. INTRODUCTION

Nous avons vu dans la première partie de notre travail que les recherches sur la croissance des Céphalopodes se heurtent à de grandes difficultés : notons d'une part l'impossibilité d'élever ces animaux en aquarium, d'autre part l'impossibilité de déterminer directement leur âge.

Certaines espèces, comme les Seiches, ont des organes squelettiques. Les sépions sont effectivement marqués par des stries d'accroissement. Ces stries ne sont cependant pas déposées régulièrement et il est, par conséquent, impossible d'évaluer le nombre de celles qui s'ajoutent par an ou par mois.

Les pièces buccales qui sont les seuls organes solides chez les Octopodes, s'agrandissent sans laisser de traces susceptibles de renseigner sur l'âge de l'animal.

Le nombre des dents de la radula ne se trouve point modifié au cours de la croissance.

La détermination de l'âge doit donc se faire de manière indirecte, par la méthode des diagrammes de fréquence de taille qui permet de séparer les animaux des différentes années ou des différentes pontes. On peut ainsi arriver à établir les classes annuelles (year-classes), à condition, toutefois, que la période de ponte soit limitée, c'est-à-dire que les animaux des différentes années se distinguent nettement entre eux par la taille.

En effet, si cette période est longue, les animaux des différentes pontes risquent de se mélanger et ne peuvent être séparés qu'avec difficulté, puisque les premiers éclos d'une année peuvent avoir sensiblement la même longueur que les derniers nés de l'année précédente.

La détermination de l'âge absolu — et pas seulement celle de la classe d'année — demande en plus la connaissance de la durée exacte de la période de ponte et de celle du temps d'incubation. Cette dernière n'est connue que pour quelques espèces parmi celles dont les œufs sont déposés en aquarium et y arrivent à l'éclosion. Quant à la période de ponte, elle est très étendue pour la plupart des Céphalopodes méditerranéens. La détermination de l'âge en est rendue singulièrement difficile.

Enfin, la croissance peut être suivie pour un temps donné et son taux pour cette période peut être calculé sans connaissance de l'âge des animaux. Mais là encore, cette étude de la croissance pour une période limitée n'est possible qu'à la condition que les animaux des différentes générations se laissent séparer.

Le matériel, sur lequel se base une étude de croissance, doit évidemment répondre à une condition : il doit être représentatif d'une population. Les animaux doivent être abondants, régulièrement pêchés, avec des engins identiques, dans des conditions égales et en des lieux déterminés. Si l'espèce en question effectue des migrations, il faut donc la suivre dans ses déplacements.

Or, même si ces conditions sont remplies, les pêches ne sont jamais entièrement représentatives d'une population. Une sélection inévitable intervient toujours, celle faite par l'engin de pêche, notamment le diamètre des mailles. Les très jeunes animaux peuvent ne pas être capturés.

Si nos valeurs moyennes (mensuelles) sont assurées, nous pouvons dresser des courbes de croissance. En abscisse nous inscrivons tout d'abord, non pas l'âge absolu, mais une unité de temps qui, dans notre cas, a été fixée à un mois.

Avant d'exposer nos résultats et d'en tirer les conclusions, nous passerons en revue les quelques travaux traitant de la croissance chez les Céphalopodes.

Le plus ancien travail, consacré à *Loligo pealii*, est dû à E. A. VERRIL (1881). L'auteur a pu suivre la croissance des jeunes *Loligo*, éclos en juin, pendant la durée de leur séjour dans les eaux côtières, c'est-à-dire jusqu'en novembre. En outre, il a mis en évidence l'existence simultanée en été de trois à quatre générations dans ces eaux.

G. GRIMPE (1925) a observé la croissance des jeunes *Allo-teuthis subulata* pendant qu'ils séjournent dans la Mer du Nord, c'est-à-dire à partir des éclosions, qui ont lieu en juin-juillet, jusqu'en octobre. La croissance initiale est très rapide. A la fin du premier mois de leur existence, les jeunes animaux ont atteint à peu près cinq fois la longueur qu'ils avaient au moment de l'éclosion. La vitesse de croissance, tout en diminuant progressivement,

reste cependant assez élevée jusqu'au moment où les animaux, âgés de trois et quatre mois, quittent la Mer du Nord. Quand les *Allo-teuthis* reviennent en mars, ils sont à peine plus développés qu'à l'automne précédent et leur croissance pendant l'hiver s'est trouvée très ralentie. A partir de mars, la vitesse de croissance augmente légèrement jusqu'au moment où les animaux sont aptes à la reproduction. G. GRIMPE considérait comme peu vraisemblable qu'une fois la maturité sexuelle atteinte, ces animaux puissent encore grandir.

S. LO BIANCO (1909) et plus tard M. RAJA (1935) ont également insisté sur la croissance initiale très rapide chez un autre Céphalopode, *Loligo vulgaris* (p. 140).

Dans le chapitre consacré à *Loligo vulgaris*, nous avons discuté le travail de L. TINBERGEN et J. VERWEY qui contient une importante étude sur la croissance de cette espèce en Atlantique. La période de ponte étant de courte durée, les auteurs ont pu déterminer l'âge avec précision. Ils ont en outre mis en évidence une première phase de croissance rapide, suivie d'un arrêt presque total en hiver. Les animaux, mûrs en mai, à l'âge de dix à onze mois, grandissent de nouveau plus rapidement en été, surtout les mâles. Cette deuxième phase de croissance rapide est suivie d'un autre ralentissement, plus accusé chez les femelles que chez les mâles.

En 1954, K. VIRABHADRA RAO, dans une monographie sur *Sepioteuthis arctipinnis*, Céphalopode de l'Océan Indien offrant une grande valeur économique, s'est également occupé de la question de la croissance et de l'âge. La période de ponte de cette espèce s'étend de janvier à juin. En admettant l'existence de deux pontes principales, l'une précoce et l'autre tardive, l'auteur est arrivé à la conclusion suivante : dans la première année, les animaux grandissent de 95 mm, dans la deuxième, le taux de croissance s'élève à 71 mm et dans la troisième à 53,5 mm. A l'âge de deux ans, les animaux ont donc une longueur de 166 mm, à trois ans, ils mesurent 219,5 mm. L'auteur n'indique pas si la vitesse de croissance diminue régulièrement ou si l'on constate alternativement des phases de croissance accélérée et ralentie.

Deux conclusions générales se dégagent des travaux examinés ici et de quelques indications dispersées reprises par nous.

1. La croissance des Céphalopodes, très rapide au début, devient progressivement plus lente. D'après l'existence d'individus de très grande taille (par rapport à la longueur moyenne de la population), on peut déduire que la vitesse de croissance, tout en étant réduite, ne devient jamais nulle.

2. Si la loi générale de la diminution progressive de la vitesse de croissance demeure, on constate néanmoins, chez un bon nombre de Céphalopodes, que des périodes de croissance accélérée alternent avec des phases de croissance ralentie, chaque phase d'accélération étant cependant moins accusée que la précédente.

## 2. CROISSANCE DES CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

Revenons maintenant aux Céphalopodes de la Mer Catalane. Si ces animaux offrent l'avantage d'une présence permanente et de ce fait la possibilité, du moins théorique, de les suivre pendant toute l'année, ils ont par contre, l'inconvénient d'avoir une très longue période de ponte.

Nous l'avons dit : une seule espèce, *Eledone cirrosa*, se prête à une étude détaillée de la croissance.

Chez d'autres espèces, il a également été possible de déterminer l'allure de la croissance sans que les longueurs moyennes obtenues aient cependant une valeur aussi certaine que chez *Eledone cirrosa*. Parmi ces espèces, nous comptons : *Octopus vulgaris*, *Bathypolypus sponsalis*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris* et *Illex illecebrosus coindetii*.

Des observations directes concernant la phase initiale de croissance, celle des premières semaines après l'éclosion, nous font complètement défaut. Les larves de Céphalopodes qui passent par un stade planctonique plus ou moins étendu, ne sont qu'exceptionnellement recueillies. Il en est de même pour les jeunes animaux qui adoptent, immédiatement après l'éclosion, la vie benthique des adultes.

Le taux de croissance de cette première période, comprise entre l'éclosion et l'apparition des animaux dans les chaluts, peut être évalué avec d'autant plus de précision qu'il est possible de déterminer avec exactitude le moment principal de l'éclosion.

Ainsi, ce n'est qu'à partir du moment où les animaux sont ramenés par les chalutiers que nous pouvons suivre directement leur croissance.

## 3. L'ALLURE DE CROISSANCE CHEZ *ELEDONE CIRROSA*

La courbe dressée d'après les longueurs moyennes mensuelles, entre l'apparition des animaux dans les filets (mars) jusqu'au moment où ils disparaissent pour pondre, c'est-à-dire pour une

période de quinze à dix-sept mois, suggère très nettement que la croissance est du type asymptotique. Elle correspondrait alors à la formule :

$$l_t = l_\infty (1 - e^{-Kt})$$

où  $l_t$  est la longueur après croissance dans le temps  $t$ ,  $l_\infty$  la longueur asymptotique ou maxima et  $K$  le coefficient de croissance.

On pouvait donc admettre que quelques Céphalopodes devaient suivre ce mode de croissance et que la théorie de croissance par étape avait été édiflée en réalité sur un matériel trop limité, ou même totalement absent pendant de longues périodes; ce qui est effectivement le cas pour les Céphalopodes atlantiques qui passent l'hiver loin de la côte.

Si la croissance des Céphalopodes était du mode asymptotique, il serait possible de connaître non seulement la taille maxima qu'une espèce peut atteindre, mais encore de déterminer, par l'extrapolation de la courbe vers l'ordonnée, le moment précis de l'éclosion.

C'est précisément le résultat de cette extrapolation en vue de la détermination du moment principal de l'éclosion qui a ébranlé la théorie de la croissance asymptotique. En effet, la longueur moyenne des *Éledones* capturées en mars est de 25 mm. Au moment de l'éclosion, elles mesurent 3 mm. En suivant la courbe de croissance vers l'ordonnée, le moment des éclosions massives devrait se situer en janvier, ce qui impliquerait une période embryonnaire de six à sept mois. Or, toutes nos connaissances sur l'embryologie des Céphalopodes nous incitent à rejeter avec conviction une telle hypothèse.

Nous ignorons d'ailleurs si la croissance entre l'éclosion et le moment où les animaux sont récoltés par les chalutiers (de 3 mm à 25 mm) est continue et relativement lente, ou s'il existe au contraire une première phase rapide suivie d'un sensible ralentissement. Nous accordons beaucoup plus de vraisemblance à cette dernière interprétation, sachant que chez d'autres Céphalopodes, la croissance est particulièrement rapide dans les premières semaines de leur existence.

Un deuxième fait est venu s'inscrire en faux contre la théorie de croissance asymptotique chez *Eledone cirrosa*. On récolte entre août et novembre quelques femelles de grande taille, à gonades non développées. Si l'on inscrit la valeur de la longueur de ces animaux sur la courbe asymptotique telle qu'elle se dégage des longueurs moyennes de mars à juillet de l'année suivante, on

en vient à constater que ces animaux seraient âgés de huit à quatorze ans. Or, il n'est pas admissible que cette interprétation soit juste.

La courbe de croissance schématisée d'*Eledone cirrosa* est représentée dans la figure 5. Nous ne tenons compte que du moment principal des éclosions qui est le mois de septembre, en admettant que les éclosions soient également réparties d'août à octobre.

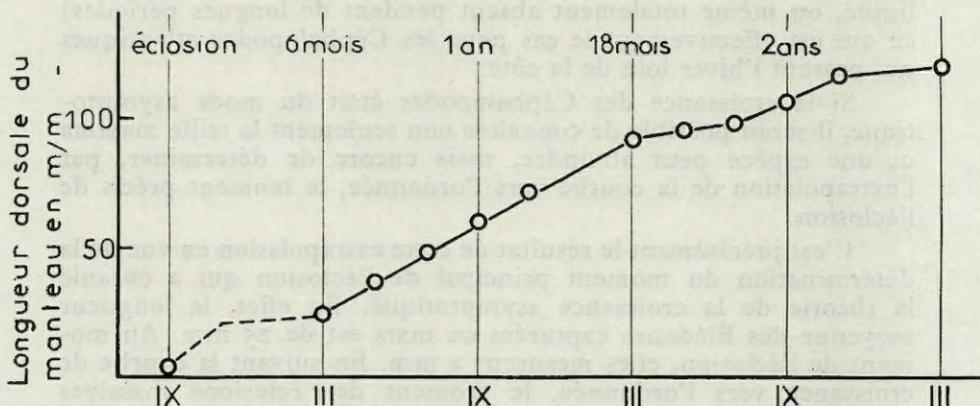


Fig. 5. — Courbe de croissance schématisée d'*Eledone cirrosa*.

En réalité, les grands animaux de l'automne qui ne se sont pas reproduits en été et qui avaient grandi à un rythme un peu plus rapide que les *Élédones* qui ont pondu, traversent une phase de croissance accélérée entre août et novembre. Cette phase est suivie, comme nous l'avons vu en 1958-1959, d'une période de croissance ralentie.

Il faut donc définitivement abandonner l'idée d'une croissance asymptotique chez *Eledone cirrosa*. Fort probablement, la même conclusion s'impose pour tous les Céphalopodes; leur croissance doit se faire par étapes.

#### 4. FACTEURS RÉGISSANT LA CROISSANCE

Quels sont les facteurs qui déterminent le changement de vitesse de croissance? C'est dans la différence de la température entre l'été et l'hiver que les auteurs voient, en majorité, le facteur

responsable. On parle d'accélération estivale et de ralentissement hivernal, termes que nous avons également employés dans la première partie de notre travail.

Chez un grand nombre de Céphalopodes atlantiques et de la Mer du Nord (*Loligo vulgaris*, *Alloteuthis subulata*), les éclosions ont lieu en été. Les jeunes animaux grandissent très rapidement jusqu'au début de l'hiver. Ensuite, la vitesse de croissance diminue sensiblement. A la fin du printemps et en été, les animaux grandissent à nouveau à un rythme accéléré. Cette phase est à son tour suivie d'un autre ralentissement hivernal.

Seule la connaissance du développement complet de formes qui évoluent dans des eaux à températures peu variables (eaux polaires ou tropicales) permettrait de juger de l'importance attribuée à tort ou à raison à la température. Si les Céphalopodes vivant dans ces eaux sont également caractérisés par des changements de vitesse de croissance, on pourra exclure la température des facteurs responsables, du moins des plus importants de ces facteurs.

Mais précisément, la Méditerranée constitue, à partir d'une certaine profondeur, un milieu relativement constant. Notre espèce, *Eledone cirrosa*, vit dans des eaux où les variations de température n'excèdent pas 3° C.

Nous avons ainsi été amenée à chercher le principal facteur régissant la croissance dans les conditions internes des animaux. La discussion engagée dans le chapitre consacré à *Eledone cirrosa* (p. 64) sera reprise ici.

Nous ignorons encore quel phénomène est à la base du premier changement (en admettant qu'il y en ait un, voir ligne pointillée du schéma), qui survient dans la période comprise entre l'éclosion et le moment où les animaux sont pris dans les chaluts. Ajoutons qu'il semble par ailleurs, que chez d'autres espèces, la croissance initiale rapide diminue continuellement et régulièrement.

La période de croissance assez rapide durant environ un an (mars à mars) coïncide avec la période de la formation des produits sexuels; la phase ralentie qui la suit, correspond à la période de croissance des œufs chez les femelles et à celle de la formation des spermatophores chez les mâles.

Les femelles qui ne meurent pas après la ponte ainsi que celles qui n'ont pas pondu mais dont la croissance a un peu différé de celles qui ont déposé leurs œufs, grandissent assez rapidement pendant l'automne. Chez *Eledone cirrosa*, le ralentissement n'a pas lieu en hiver, mais au printemps et en été; la deuxième période de croissance accélérée se situe en automne.

Dès lors, se pose la question de savoir si, chez les autres Céphalopodes, le ralentissement hivernal et l'accélération estivale

ne seraient pas dûs principalement aux mêmes facteurs internes qui déterminent, chez *Eledone cirrosa*, le changement de croissance.

Chez cette dernière espèce, la ponte commence tard dans l'année, en mai-juin. Chez toutes les autres espèces où il a été possible de suivre la croissance, la période de reproduction débute bien plus tôt (en février pour *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis* et *Illex illecebrosus coindetii*, en mars pour *Octopus vulgaris* et *Bathypolypus sponsalis*, fin mars-début avril pour *Eledone moschata*, etc.).

Nous avons vu que les jeunes mâles qui viennent passer l'été et l'automne dans les eaux littorales, sont en partie aptes à la reproduction quand ils s'éloignent de la côte, alors que les femelles ne mûrissent que pendant l'hiver. Le ralentissement hivernal de leur croissance serait donc en réalité celui de la phase de maturation des produits sexuels.

Les femelles d'*Eledone moschata* croissent très rapidement jusqu'en août. Elles ont alors une longueur de 100 mm en moyenne; leurs gonades ne montrent pas encore le moindre signe de développement.

Elles mûrissent pendant l'automne et l'hiver; la vitesse de croissance est alors sensiblement ralentie.

Les femelles d'*Illex illecebrosus coindetii* et de *Loligo vulgaris* (celles de la première génération) grandissent rapidement pendant l'automne, elles mûrissent en hiver, où la vitesse de croissance est diminuée, et pondent dès février-mars.

Chez les espèces qui se reproduisent plusieurs fois, la vitesse de croissance augmente après la première saison de ponte. Il est probable que le deuxième ralentissement hivernal qui fait suite à cette période de croissance accélérée, est également provoqué par la maturation des produits sexuels.

Il existe donc des arguments sérieux qui permettent de voir dans l'élaboration de la première maturation la cause principale du ralentissement; c'est d'un facteur d'ordre interne qu'il s'agit. A l'action de ce facteur peut s'ajouter celle d'un autre cette fois externe, la température. Ainsi, le ralentissement dit hivernal est plus accusé chez les *Loligo vulgaris* de l'Atlantique que chez les animaux méditerranéens.

La phase de croissance accélérée après la ponte coïncide pour la plupart des espèces avec la période des plus hautes températures. Mais là encore, la température n'est pas le principal facteur responsable. L'énergie employée pour la maturation des produits sexuels étant libérée, elle peut de nouveau se traduire dans la croissance de l'animal.

Pendant les premiers mois de leur existence, mâles et femelles de toutes les espèces examinées croissent à peu près à la même

vitesse. La différence entre les deux sexes commence à se manifester vers la fin de la période de croissance rapide. A partir de ce moment, le sexe qui atteint une taille plus importante, grandit un peu plus rapidement que l'autre. L. TINBERGEN et J. VERWEY supposaient que la croissance plus lente des femelles est en relation avec le processus de la maturation qui réclame une dépense énergétique plus grande que pour les mâles. C'est là une idée que les faits ne confirment pas. Car chez les espèces où les femelles ont une taille supérieure à celle des mâles, on constate qu'elles croissent un peu plus vite qu'eux, en dépit du plus grand effort à fournir.

Ainsi, chez *Illex illecebrosus coindetii*, comme d'ailleurs chez *Illex illecebrosus illecebrosus* (H. J. SQUIRES, 1957), *Sepia orbignyana*, *Sepia elegans*, *Eledone cirrosa* etc., les femelles grandissent plus vite que les mâles, alors que chez *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris*, la croissance des mâles est plus rapide que celle des femelles.

## 5. CONCLUSIONS

La croissance des Céphalopodes se fait par étapes. A une première période de croissance rapide, pendant laquelle se forment les produits sexuels, suit une phase de croissance ralentie correspondant à la période de maturation. Cette période se termine par la ponte et, pour un bon nombre d'espèces, par la mort.

L'ensemble des deux périodes (croissance rapide, croissance ralentie) peut durer en tout environ un an (Sépioles) ou près de deux ans (*Eledone cirrosa*, *Eledone moschata*).

Chez les espèces qui se reproduisent une seconde fois, une deuxième phase de croissance accélérée débute après la ponte, mais la vitesse de cette deuxième phase est en tout cas nettement inférieure à celle de la première période. Chez les animaux dont la durée de vie est de trois ans et plus, la croissance, après la deuxième période de reproduction, devient de nouveau un peu plus rapide, mais sa vitesse n'atteint pas celle de la deuxième phase de croissance accélérée. Le taux de croissance, élevé dans la première année, est sensiblement plus bas dans la deuxième, devient minime à partir de la troisième année.

visage. La différence entre les deux sexes commence à se manifester vers la fin de la période de croissance rapide. A partir de ce moment, le sexe qui atteint une taille plus importante, grandit un peu plus rapidement que l'autre. J. Tinsbergen et J. Verwey supposent que la croissance plus lente des femelles est en relation avec le processus de la maturation qui réclame une dépense énergétique plus grande que pour les mâles. C'est là une idée que les faits ne confirment pas. Car chez les capotes, les femelles ont une taille supérieure à celle des mâles, on constate qu'elles croissent un peu plus vite qu'eux, en dépit du plus grand effort à fournir.

Ainsi, chez *Illex illecebrosus* considérés comme d'ailleurs chez *Illex illecebrosus illecebrosus* (H. J. Squires, 1957). Selon ces auteurs, dans certains cas, les femelles grandissent plus vite que les mâles, alors que chez *Illex illecebrosus illecebrosus*, les mâles croissent plus vite que les femelles.

### 3. CONCLUSIONS

La croissance des Céphalopodes se fait par étapes. A une première période de croissance rapide, pendant laquelle se forment les produits sexuels, suit une phase de croissance ralentie correspondant à la période de maturation. Cette période se termine par la ponte et pour un bon nombre d'espèces, par la mort.

L'existence de deux périodes (croissance rapide, croissance ralentie) peut être en tout cas (Squires) ou peut être (dans certains cas) (Illex illecebrosus, Illex illecebrosus).

Chez les capotes qui se reproduisent une seconde fois, une deuxième phase de croissance accélérée débute après la ponte, mais la vitesse de cette deuxième phase est en tout cas nettement inférieure à celle de la première période. Chez les animaux dont la durée de vie est de trois ans et plus, la croissance après la deuxième période de reproduction, devient de nouveau un peu plus rapide, mais sa vitesse n'est pas celle de la deuxième phase de croissance accélérée. Le taux de croissance, élevé dans la première année, est sensiblement plus bas dans la deuxième, devient même à partir de la troisième année.

## XXII. — MIGRATION

### 1. INTRODUCTION

Les migrations des Céphalopodes de la Mer Catalane ont été exposées dans les chapitres que nous avons consacrés, dans la première partie de ce travail, à la distribution annuelle. Nous avons utilisé de préférence le terme général de « distribution annuelle », car certains Céphalopodes de cette mer mènent une vie franchement sédentaire, cependant que d'autres effectuent des déplacements de si faible ampleur, qu'ils ne méritent pas le terme de migration.

Dans le présent chapitre, nous tenterons une analyse des mouvements des Céphalopodes méditerranéens et atlantiques et nous adopterons ici le mot de « migration ».

La migration comme phénomène biologique et physiologique a fait l'objet de très nombreuses recherches, notamment chez les Oiseaux et les Poissons parmi les Vertébrés, et les Crustacés chez les Invertébrés. De telles recherches ont depuis longtemps dépassé le stade de l'étude des routes suivies par les différentes espèces. Elles ont trait aux causes et à l'orientation de la migration. Chez les Céphalopodes, par contre on en est encore à l'étude des déplacements proprement dits. A quelques exceptions près, les indications que nous possédons sont des généralisations; ou bien elles ne concernent, dans le cas d'une espèce déterminée, qu'une partie de la migration, et le plus souvent le séjour des animaux dans les eaux côtières.

### 2. LES DIFFÉRENTES CATÉGORIES DE MIGRATION

Plusieurs tentatives d'établir une classification des types de migrations ont été faites. Comme critères on a utilisé, tantôt la direction et l'amplitude des mouvements migratoires, tantôt leurs buts; et il faut dire, à ce point de vue, qu'on s'est basé le plus souvent sur des suppositions et des interprétations plutôt que sur des observations réelles.

Au fur et à mesure que progressent les connaissances des facteurs déclenchant les migrations, ces facteurs mêmes se substitueront aux anciens critères (voir M. FONTAINE, 1954).

Dans une récente étude, J. VERWEY (1960) distingue quatre types de migrations, d'après la direction et l'amplitude des mouvements.

1° Chez un premier groupe, la direction principale de la migration (il s'agit de migration horizontale) est sud-nord et nord-sud.

Au printemps, les animaux se déplacent le long des côtes pour passer l'été dans des eaux plus septentrionales. En automne, ils retournent dans la région où ils ont séjourné pendant l'hiver. Cette direction est adoptée par de nombreux Oiseaux et Poissons et dans l'Atlantique Nord oriental par les Céphalopodes *Sepia officinalis* et *Loligo vulgaris*.

2° Parmi les animaux migrants suivant cette direction, il y en a un certain nombre qui ne passeront pas l'été dans les eaux côtières; les animaux montent dans les fleuves et rivières, tels le Saumon et l'Anguille. Ce second groupe, celui des amphidromes ou amphibiotiques ne concerne pas les Céphalopodes.

3° Le troisième type distingué par J. VERWEY est celui où les migrations, tout en étant horizontales, n'adoptent pas la direction nord-sud. Cette migration est réalisée par un bon nombre de Céphalopodes franchement pélagiques, donc avant tout par les Architeuthacés, venant de la haute mer dans les eaux côtières. Parmi les Poissons, rappelons que le Hareng et la Morue sont dans ce cas.

4° Le quatrième type est le plus fréquent en Méditerranée : c'est la migration verticale. Les animaux viennent dans les eaux côtières au printemps et se retirent en profondeur en automne. Il existe également des Céphalopodes atlantiques dont les migrations sont exclusivement verticales ou bathiques comme par exemple *Sepiolo atlantica* (J. KRISTENSEN, 1959; J. VERWEY, 1960). Les déplacements de nombreux Crustacés (Crabes, Crevettes) doivent également être classés dans cette catégorie.

Les migrations semblent avoir deux buts : celui de gagner les fonds où aura lieu la ponte et celui de suivre dans leurs déplacements les animaux qui constituent la nourriture, ou plus simplement celui de trouver leur habitat.

Les Céphalopodes migrants par excellence sont ceux qui mènent une vie pélagique, les espèces de haute mer, appartenant en majeure partie à la tribu des Architeuthacés. Les migrations pendant lesquelles les animaux peuvent parcourir des distances

très importantes, sont des migrations horizontales, soit parallèles aux côtes, soit allant le plus souvent de la haute mer vers les eaux littorales. Ces animaux vivent d'habitude en bancs.

Les espèces nectoniques peuvent également entreprendre des migrations plus ou moins longues. Dans les mers européennes, c'est notamment le cas de *Loligo vulgaris* et *Sepia officinalis*.

Les migrations des formes benthiques constituent des déplacements assez limités, mais qui peuvent exceptionnellement prendre une amplitude considérable, comme nous le verrons plus loin.

### 3. LES MOUVEMENTS DE LA MIGRATION

#### A) MIGRATIONS DES CÉPHALOPODES BENTHIQUES ET NECTONIQUES DE LA MÉDITERRANÉE

Nous avons vu dans la première partie de notre travail que les espèces nectoniques et plusieurs formes benthiques effectuent des déplacements. Nous distinguons d'une part les migrations des animaux mûrs ou en état de maturation avancée et, d'autre part, celle des animaux juvéniles.

Les animaux mûrs se rapprochent de la côte à la fin de l'hiver et au printemps. Cette migration dans les eaux côtières est liée, pour la majorité des espèces, à la recherche des lieux de ponte. Tel est le cas, dans la Mer Catalane, d'*Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Sepia elegans*, *Rossia macrosoma*, *Sepietta oweniana*, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media* et très probablement aussi d'*Eledone moschata*. Le déplacement, d'une ampleur variable selon l'espèce, constitue une remontée vers les fonds moins importants.

D'autres espèces comme *Illex illecebrosus coindetii*, pénètrent également dans les eaux littorales au printemps; elles y mûrissent et retournent en profondeur pour pondre.

Les animaux venus dans les eaux littorales pour déposer les œufs s'éloignent de la côte après la ponte. La période de reproduction étant pour la majorité des Céphalopodes méditerranéens très étendue, les mouvements migratoires, c'est-à-dire, les arrivées à la côte et les départs ne revêtent pas le même caractère de déplacement massif et concentré que représentent les migrations dans les régions de l'Atlantique Nord.

Les animaux juvéniles d'un certain nombre de Céphalopodes passent l'été et l'automne dans les eaux côtières, y remplaçant souvent les adultes qui viennent de pondre. Dans la région de pêche de Port-Vendres, c'est notamment le cas pour *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Eledone cirrosa*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media*, et *Illex illecebrosus coindetii*.

Certains Céphalopodes benthiques de la Méditerranée n'effectuent pas de déplacements. En effet, les différentes espèces du genre *Sepiolo*, peuplant tous les étages du système littoral, semblent se trouver toute l'année dans le même biotope, caractéristique pour chacune d'elles.

Quant aux Octopodidés de profondeur, leurs migrations, si toutefois ils en entreprennent, sont inconnues.

## B) MIGRATIONS DES CÉPHALOPODES DANS LES OCÉANS

Quel est le comportement migratoire des Céphalopodes méditerranéens qui vivent également dans d'autres mers?

Les *Octopus vulgaris* de l'Atlantique viennent pondre dans les eaux côtières et se retirent en hiver en profondeur; leurs mouvements sont très semblables à ceux effectués par les Poulpes méditerranéens.

Certaines années, cependant, les *Octopus* envahissent la Mer du Nord et la côte anglaise de la Manche, régions qu'ils ne fréquentent pas régulièrement. Ces invasions, les « plague-years » des auteurs anglais, s'expliqueraient par la raréfaction de nourriture dans les eaux plus méridionales les années où les Poulpes y sont particulièrement nombreux. Ceci obligerait les animaux âgés à émigrer vers le nord.

*Sepia officinalis* et *Loligo vulgaris* quittent les eaux méridionales au printemps pour venir pondre jusque dans la Mer du Nord. Il s'agit d'une migration horizontale en direction sud-nord et nord-sud. A la fin de l'été, les animaux regagnent leurs habitats d'hiver, c'est-à-dire le large des côtes françaises.

Rien de précis n'est connu sur les déplacements de *Sepia elegans*, *Rossia macrosoma* et *Sepietta oweniana*.

Le comportement migratoire de *Sepiolo atlantica* est différent de celui des Sépioles méditerranéennes. *Sepiolo atlantica* passe l'été dans les eaux côtières et se trouve en hiver à environ 10 km de la côte (J. KRISTENSEN, 1959).

L'espèce atlantique du genre *Alloteuthis*, *A. subulata*, appartient, comme la forme méditerranéenne, *A. media*, à la catégorie des migrants bathiques. Elle pénètre au printemps dans les eaux peu profondes de la mer du Nord pour y pondre. D'après G. GRIMPE, les adultes meurent après la reproduction; les jeunes émigrent en automne vers les eaux plus profondes et plus chaudes de l'Atlantique.

Certains Céphalopodes, sédentaires en Méditerranée, ont des migrations bathiques en Atlantique (Sépioles). D'autres effectuent des migrations verticales en Méditerranée et en Atlan-

tique; les seules différences portent sur l'ampleur de cette migration. Il en est finalement quelques uns dont les migrations sont bathiques en Méditerranée et horizontales en Atlantique (*Loligo vulgaris*).

Bien que notre travail soit uniquement consacré aux espèces benthiques et nectoniques, vivant près du fond, nous ne voudrions pas clore le chapitre des migrations sans mentionner celles de quelques espèces de haute mer. Notre liste n'a pas la prétention d'être complète.

Dans l'Atlantique Nord, il convient de citer *Loligo forbesi* et les représentants des genres *Ommatostrephes* et *Stenoteuthis*. Les migrations de *Loligo forbesi* sont liées à la nutrition. A la fin de l'été et en automne, les animaux arrivent en nombre considérable dans les eaux écossaises. Deux semaines plus tard, ils se répandent dans toute la mer du Nord. (S. JAECKEL, J. KRISTENSEN), suivant dans leur déplacement les bancs de Harengs qui constituent leur principale nourriture. Les groupes de *Loligo forbesi* sont composés d'animaux de taille très différente.

Les migrations des Ommatostrophidés sont très irrégulières, aussi bien en ce qui concerne les routes suivies que le nombre d'animaux participant aux déplacements.

Dans le Pacifique et l'Océan Indien, la pêche de Céphalopodes comestibles, qui est pour de nombreux pays d'une valeur économique considérable, utilise le déplacement massif des animaux, c'est-à-dire la formation d'immenses bancs au moment de la migration. Les principales espèces ayant fait l'objet d'une étude sur les migrations sont les suivantes : *Sepioteuthis arctipinnis* (Indes, K. VIRABHADRA RAO), *Ommastrephes sloani pacificus* et *Abraliopsis morrisi* (Japon, S. KOJIMA, M. SASAKI, J. SOEDA, T. YAMADA) et *Loligo opalescens* (Californie, W. G. FIELDS).

### C) *LOLIGO VULGARIS* EN MÉDITERRANÉE ET DANS L'ATLANTIQUE NORD

La migration des *Loligo* atlantiques, nous venons de le voir, est une migration horizontale de direction sud-nord et nord-sud, celle des *Loligo* méditerranéens est au contraire du type bathique. Mais, mise à part cette différence principale, les mouvements particuliers de la migration sont identiques chez les deux formes.

Les grands animaux mûrs arrivent les premiers, les mâles précédant les femelles de très peu.

Le but principal de la migration est de gagner les fonds où s'effectuera la ponte.

Quand les jeunes *Loligo* atlantiques nés en juin-juillet (la ponte a lieu en mai-juin) sont assez grands pour être capturés dans les filets, ils ont déjà quitté les eaux côtières, probablement en compagnie des adultes.

En Méditerranée, où la période de ponte débute en février, les animaux des pontes précoces sont capturés à partir de juillet, ceux des pontes de l'été à partir d'octobre. Eux aussi disparaissent des fonds littoraux en novembre et décembre; ils reviennent vers la côte au printemps suivant.

Avant de nous occuper des causes de la migration, il importe d'attirer l'attention sur deux faits de portée générale qui se dégagent de l'étude plus détaillée de la migration chez *Loligo vulgaris*.

Le premier concerne l'arrivée des animaux mûrs par rapport à celle des animaux en cours de développement. En effet, chez les Céphalopodes dont les adultes se rapprochent de la côte au printemps en vue de la ponte, les grands animaux mûrs viennent les premiers, suivis à un intervalle plus ou moins long, des animaux de taille moyenne dont les gonades sont encore en développement. Les plus grands se reproduisent les premiers et quittent ensuite les eaux littorales. Chez une espèce régulièrement pêchée pendant la période de ponte, comme par exemple *Sepia officinalis*, ce fait se traduit par une diminution régulière de la taille moyenne de la population des adultes.

Le deuxième problème se rapporte à l'arrivée en commun ou isolée des deux sexes. Chez certains Céphalopodes, mâles et femelles pénètrent ensemble dans les eaux côtières; chez d'autres, au contraire, un des sexes précède l'autre.

Comme nous l'avons vu chez *Loligo vulgaris*, les mâles devancent les femelles. Chez *Octopus vulgaris* et *Sepia officinalis*, où les mâles arrivent également les premiers, le décalage est plus marqué.

Il semble exister une relation entre l'arrivée en commun ou isolée des deux sexes et l'endroit où a lieu l'accouplement. Chez les Céphalopodes qui s'accouplent avant d'arriver à l'endroit de la ponte, c'est-à-dire, au cours de la migration vers la côte, les deux sexes pénètrent presque en même temps dans les eaux littorales. Là où l'accouplement a lieu à l'endroit où s'effectue la ponte, un des sexes précède l'autre (G. F. MAKINK, 1942).

*Sepia officinalis* et *Octopus vulgaris* s'accouplent sur les lieux de ponte. Les *Loligo vulgaris*, chez lesquels les femelles n'arrivent que quelques jours après les mâles — certaines années même en leur compagnie — s'accouplent déjà pendant la migration, mais également dans la zone côtière elle-même.

Chez *Alloteuthis media*, comme d'ailleurs chez *Alloteuthis subulata* (G. GRIMPE, 1925), les deux sexes arrivent ensemble. Ceci est également le cas pour *Illex illecebrosus coindetii*, mais chez cette espèce, la reproduction n'a pas lieu dans les eaux peu profondes.

Les Céphalopodes qui s'accouplent pendant la migration vers la côte et à l'endroit même de la ponte, sont ceux qui vivent en grands bancs, comme c'est le cas pour beaucoup de Loliginidés. Les Céphalopodes plus solitaires (*Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*) s'accouplent seulement à l'endroit de la ponte.

#### 4. CAUSES DE LA MIGRATION

La migration est l'un des processus biologiques cycliques qui sont assurés par un rythme endogène. Il apparaît clairement que l'organisme est mis en état d'émigrer grâce à une activité accrue de son système neuro-endocrinien. L'organisme ainsi sensibilisé réagit aux moindres changements favorables des facteurs externes, c'est-à-dire de son milieu. Mais ces mêmes facteurs favorables n'ont aucun effet sur un organisme non disposé à émigrer.

Les migrations coïncident souvent avec la maturation ou la régression des gonades. Aussi a-t-on admis pendant longtemps que l'état des gonades déclenche les mouvements migratoires. Mais il a été démontré que la migration chez des animaux castrés n'est pas inhibée. Il était donc logique de penser que les gonades n'influencent pas directement le comportement migratoire, mais que les mêmes facteurs responsables de leur maturation, sont également responsables du déclenchement de la migration.

Le rôle exact que joue chaque facteur ne peut être élucidé que par des expériences en aquarium. Il est souvent très malaisé de trouver un critère indiquant que l'animal est prêt à émigrer. Chez les amphidromes, la préférence pour l'eau douce peut être considérée comme le signe certain qu'un changement dans le système endocrinien est intervenu. On ne s'étonnera point que chez les Céphalopodes, rien n'ait encore été réalisé à ce sujet. Non seulement il sera difficile de trouver un critère adéquat, mais par surcroît, les seuls Céphalopodes que l'on peut garder longtemps en aquarium appartiennent précisément à ceux dont les mouvements migratoires sont de faible envergure : *Octopus vulgaris*.

Il est cependant très probable que les facteurs déterminant la migration chez les Poissons jouent également un rôle dans celle des Céphalopodes. Cette hypothèse est appuyée par les observations de L. TINBERGEN et J. VERWEY sur lesquelles nous reviendrons plus bas.

Considérons d'abord les facteurs d'ordre hormonal, les facteurs internes. M. FONTAINE et ses élèves ont pu mettre en évidence que les changements qui accompagnent la transformation du Saumon sédentaire en Saumon migrateur sont dûs à une modification du fonctionnement hypophyso-thyroïdien. Ce système hypophyso-thyroïdien peut être invoqué dans le déterminisme de la migration pour la majorité, sinon pour la totalité des Téléostéens et des Oiseaux. Chez les Invertébrés examinés jusqu'ici, la migration est également assurée, du côté des facteurs internes, par un mécanisme neuro-endocrinien. Chez les Crustacés, le cycle physiologique dépend de la glande du sinus (P. DRACH, 1947).

On peut envisager favorablement l'hypothèse que chez les Céphalopodes, la même glande qui détermine la maturation des gonades, la glande optique (voir p. 189, 203), se trouve à la base de la régulation hormonale du cycle saisonnier et par là de la migration.

B. BAGGERMAN (1957) a démontré que la température et la luminosité (longueur du jour) sont responsables du déclenchement des migrations chez le Téléostéen *Gasterosteus aculeatus*, les mêmes facteurs qui régissent la maturation et la régression des gonades. Si la température en janvier est basse, les animaux ne manifestent pas de signe de migration proche. Si, par contre, la température est relativement haute, le déplacement commence dès ce mois. En février et mars, la migration a lieu indépendamment de la température; la quantité de lumière des journées plus longues est, à elle seule, suffisante pour la provoquer. L'un des facteurs, température haute ou journées longues, est indispensable pour que la migration de printemps débute. Celle-ci est donc doublement garantie.

En automne, quand les animaux ne se trouvent pas en état d'émigrer, une hausse de température, une prolongation de la quantité quotidienne d'éclairement ne provoquent pas la moindre réaction.

L'immigration des *Loligo vulgaris* dans les eaux côtières néerlandaises semble dépendre de la lumière et de la température. Le facteur le plus important serait, selon L. TINBERGEN et J. VERWEY, le premier. Les animaux émigrent à partir d'une certaine quantité quotidienne de lumière. La température peut avancer ou retarder l'arrivée dans une région déterminée.

Retournons maintenant à nos Céphalopodes méditerranéens, et considérons les facteurs externes : température et luminosité. Les déplacements des espèces migratrices de la Méditerranée débutent entre fin janvier et mars. A cette époque, les animaux se trouvent en majeure partie au-delà de l'isobathe de 100 mètres, donc sur la pente du plateau continental.

Les températures qui règnent sur ces fonds (et sur les fonds plus importants) sont de l'ordre de 13° C. La température de la surface et des eaux très côtières est plus basse jusqu'en mars au moins. Ce n'est qu'en avril et mai que les eaux superficielles commencent à se réchauffer. Le processus de réchauffement est lent. En mai, la température des couches de 25 à 50 mètres ne dépasse pas 13° 5 C (P. BOUGIS, M. RUIVO et M. GINAT). Fin juin, la température, à 50 mètres de profondeur, atteint à peine 15° C. Il est donc pratiquement exclu que la température joue un rôle déterminant dans le déclenchement des migrations. Cependant, l'arrivée des espèces qui viennent pondre dans les eaux très littorales, comme c'est le cas de *Sepia officinalis*, dépend dans une certaine mesure de la température. Quand, au printemps, l'eau de surface se réchauffe tardivement, les Seiches hésitent à pénétrer dans les eaux très peu profondes. De plus, dans les régions méditerranéennes, où les couches superficielles ne gardent pas aussi longtemps que dans le golfe du Lion leur basse température hivernale, les Seiches pénètrent plus tôt dans les eaux littorales.

Donc, si la température n'intervient pas dans le déclenchement des mouvements migratoires, elle est néanmoins responsable de l'arrivée plus ou moins tardive sur la côte des espèces qui viennent y pondre.

Le début des migrations coïncidant avec l'allongement des jours, il est probable que la quantité quotidienne de lumière soit le ou l'un des facteurs les plus importants responsables de la migration. Manquant encore totalement de données expérimentales, c'est par déduction que nous sommes amenée à lui attribuer ce rôle. D'une part, la lumière intervient de façon décisive chez les Poissons (pour ne citer que des animaux qui vivent dans le même milieu). D'autre part, en dehors de la lumière, aucune condition externe ne change, en Méditerranée, de façon appréciable pendant la période qui précède les migrations. On conçoit par ailleurs que le rythme endogène, cette « montre physiologique », utilise le seul facteur externe constant, ne variant pas d'une année à l'autre, c'est-à-dire la durée de l'éclairement.

En Atlantique, l'arrivée dans la zone de ponte et le départ de cette zone, ont lieu à deux moments bien définis; les animaux d'une même espèce émigrent ensemble.

Chez beaucoup de Céphalopodes méditerranéens par contre, la période de la migration est très longue, aussi longue que celle de la ponte. Il faut donc admettre que la vitesse de réaction aux facteurs externes favorables peut être très variable chez les différents individus d'une population. Nous savons que les animaux dont les gonades se trouvent dans un état de maturation avancée,

émigrent les premiers. B. BAGGERMAN a démontré que les *Gasterosteus* castrés se déplacent également, mais avec un net retard par rapport aux animaux normaux. Les gonades agissent donc comme stimulatrices dans le comportement migratoire. On peut concevoir que chez les Céphalopodes, les gonades ont la même influence. Les animaux dont l'état de maturation est plus avancé émigrent les premiers. La longue période de migration se trouverait éclaircie, du moins en partie.

Une même espèce est nettement plus migratrice en Atlantique qu'en Méditerranée. Telle autre est franchement sédentaire dans cette dernière mer, alors qu'en Atlantique, elle est sujette à un rythme migratoire annuel. On pourrait en rendre responsable les facteurs externes plus homogènes en Méditerranée ou, autrement dit, le manque de facteurs stimulants, peut-être aussi le manque d'espace. Cette explication ne nous paraît cependant pas satisfaisante. Et ceci d'autant moins, qu'à l'intérieur de chaque espèce méditerranéenne, il existe différents degrés d'activité migratoire. L'explication doit se trouver dans l'hypothèse émise par M. FONTAINE (1954) après une étude comparative d'espèces sédentaires et d'espèces migratrices, à savoir qu'il n'y a pas de différence fondamentale dans le cycle d'activité neuro-endocrinienne des deux types. Les fluctuations de ce cycle sont plus accusées chez les migrants, entraînant ainsi des hyperfonctionnements ou des disfonctionnements qui sensibilisent l'organisme aux facteurs externes. Ceci rendrait compréhensible l'existence de tous les passages entre les animaux franchement migrants d'une part, et entièrement sédentaires de l'autre.

## 5. L'ORIENTATION DE LA MIGRATION

Un dernier problème sur lequel de nombreux auteurs se sont penchés récemment est celui de l'orientation de la migration. Comment les animaux trouvent-ils leur route et la région ou le biotope à atteindre? Quels sont donc les systèmes de référence dans le milieu marin? Quelles qualités physiques ou chimiques peuvent être perçues par les organismes marins et lesquelles sont choisies finalement par ces organismes pour trouver leur route?

A la majorité de ces questions il n'a été répondu, jusqu'à aujourd'hui, que par des hypothèses (voir à ce sujet les mises au point récentes du symposium sur la migration des animaux marins, qui s'est tenu à Helgoland en 1960, et notamment les communications de J. VERWEY et H. STIEVE).

Il est certain que l'orientation dans la mer peut être réalisée de façon très diverse. Un des facteurs les plus importants est la direction de la lumière. L'orientation optique peut, d'une part, être directe : les animaux s'approchent ou s'éloignent de la source de lumière. D'autre part, les organismes dotés d'une « montre intérieure », et capables, par conséquent, de mesurer le temps, peuvent prendre leur direction d'après le soleil (A.-D. HASLER et collaborateurs). Pour certains animaux, il a été démontré qu'ils perçoivent non seulement la lumière directe du soleil, mais également le plan de la lumière polarisée.

Le système de référence pour l'orientation optique est le système géographique.

La température, la salinité, différentes substances chimiques entrent à leur tour dans le mécanisme de l'orientation chez de nombreux organismes marins. Ces qualités font partie du système hydrographique qui est donc le deuxième système de référence des animaux marins. Il est probable que le mode de perception de ces qualités est en premier lieu olfactif. A.-D. HASLER a apporté des preuves indiscutables : les saumons sont capables de reconnaître l'eau du fleuve dans lequel ils sont nés, par des qualités perçues par l'olfaction.

Les courants, et notamment les marées, jouent un rôle très important dans l'orientation d'après le système hydrographique (VERWEY, 1958, 1960).

Quels sont les facteurs susceptibles d'intervenir dans l'orientation des Céphalopodes ?

Les Céphalopodes sont des animaux dont les relations avec le milieu dans lequel ils évoluent, sont essentiellement assurées de façon optique (taille des yeux, proportion du système nerveux central ; K. WIRZ, 1959). Ceci est surtout valable pour les espèces proprement pélagiques, mais également, à un degré moindre, pour les benthiques. Il est donc fort probable que les Céphalopodes prennent leur direction d'après le soleil, puisqu'ils sont capables, nous l'avons vu, de mesurer le temps. Il a été démontré qu'un Céphalopode, *Octopus vulgaris*, peut percevoir le plan de la lumière polarisée (M.-F. MOODY et J.-R. PARRISS, 1960, 1961) sans se référer à un système de repères extérieurs (M.-F. MOODY, 1962 ; C.-H. FRASER ROWELL et M.-J. WELLS, 1961). On conçoit l'importance que cette capacité pourrait avoir dans l'orientation.

Mais la possibilité d'une orientation olfactive ne peut être écartée. Cependant, le système hydrographique joue vraisemblablement un rôle moins important pour les Céphalopodes médi-

terranéens que pour ceux des Océans, en raison de la relative homogénéité des eaux méditerranéennes, de l'absence de courants réguliers et notamment de marées.

Comme l'étude des facteurs responsables du déclenchement de la migration, celle des facteurs de son orientation, pose, chez ce groupe, de grands problèmes du fait que les expériences en aquarium ne sont que difficilement réalisables.

## XXIII. — RÉPARTITION

### I. INTRODUCTION

Les Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Méditerranée habitent cette mer pendant toute l'année. Ils y trouvent donc des conditions favorables, non seulement pendant la phase non reproductrice (phase végétative), mais, en outre, les exigences particulières des animaux qui mûrissent et surtout celles des larves, sont également satisfaites.

La répartition d'une espèce tant à l'échelle mondiale que régionale est le résultat de facteurs externes et de l'état interne de l'organisme, de qualités physiologiques qui lui sont propres, qualités qui, du reste, dans le cas des Céphalopodes, sont à peu près inconnues.

Pour ce qui est des facteurs externes, il est certain que la répartition ne dépend pas d'un seul d'entre eux; qu'au contraire, plusieurs facteurs interviennent dans sa détermination sans qu'il soit encore possible de délimiter avec netteté l'action de chacun. Si nous connaissons aujourd'hui les valeurs extrêmes (critiques) de quelques facteurs externes, c'est-à-dire la marge tolérée des différentes espèces pour chacun d'eux, nous ne saurions cependant donner une explication valable de la répartition.

Nous nous bornons à résumer, en quelques tableaux brièvement commentés, les données écologiques recueillies pendant plusieurs années dans la Mer Catalane. La comparaison avec les données connues d'autres mers est volontairement limitée.

### 2. TEMPÉRATURE

Le tableau 71 indique les températures minima et maxima auxquelles les espèces ont été récoltées en Méditerranée et dans les autres mers, ainsi que la température de la période de ponte quand elle est connue.

Les températures que rencontrent, en Méditerranée, la plupart des Céphalopodes qui peuplent cette mer, se situent à l'intérieur de la marge tolérée par eux dans les autres mers.

TABLEAU 71

	Méditerranée	Autres mers	Période de ponte
<i>Octopus vulgaris</i>	10 -27° C	6-27° C	10-25° C
<i>Octopus salutii</i>	(1) 12,5-16		
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	12,5-14	12-20	
<i>Scaergus uniccirrhus</i>	12,5-16	12-25	
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	12,5-14	7-14	
<i>Eledone cirrosa</i>	12,5-16	2-16	9-16
<i>Eledone moschata</i>	13 -17		13-17
<i>Sepia officinalis</i>	12,0-25	10-25	13-25
<i>Sepia orbignyana</i>	12,5-17	12-19	13-16
<i>Sepia elegans</i>	12,5-18	9-20	13-18
<i>Rossia macrosoma</i>	12,5-14	6-14	10-14
<i>Rossia caroli</i>	12,5-13	5-14	
<i>Sepietta oweniana</i>	12,5-14	7-15	
<i>Sepiola rondeleti</i>	12 -20	?	
<i>Loligo vulgaris</i>	12,5-20	8-22	12-18
<i>Alloteuthis media</i>	12,5-20	10-20	
<i>Illex coindetii</i>	12,5-18	12-25	
<i>Todaropsis eblanae</i>	12,5-14	9-18	
<i>Ommatostrephes sag.</i>	12,5-20	1-22	

Les espèces de la pente continentale et des fonds plus importants vivent toute l'année à une température égale.

Les Céphalopodes côtiers qui, en hiver, vivent aux mêmes températures que les espèces des étages inférieurs, supportent des températures assez élevées en été. Il en est de même pour les animaux de profondeur qui remontent la nuit dans les couches superficielles.

L'influence directe de la température sur la répartition des Céphalopodes de la Mer Catalane semble se limiter à l'arrivée, dans les eaux peu profondes, d'espèces qui viennent y pondre au printemps; ces eaux, à cette époque de l'année, sont plus froides que celles des couches profondes. Les animaux exigeant pour se reproduire une température relativement élevée, leur arrivée est plus tardive pour les années où les eaux côtières se réchauffent lentement et tardivement (*Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Loligo vulgaris*).

(1) 12°5 C correspond à la plus basse température enregistrée à partir des fonds de 100 mètres.

La température a d'autre part une influence sur la fréquence des espèces dont les larves se développent dans des eaux relativement chaudes (*Octopus vulgaris*, *Loligo vulgaris*, *Scaevurgus unicolor*, etc.).

D'après G. THORSON, cette influence qu'exerce la température n'est pas directe en ce sens que la température rencontrée normalement par les larves au cours de leur développement puisse être critique pour elles. Mais une température basse prolonge la vie larvaire et expose ainsi les animaux plus longtemps au principal danger qui les menace, celui d'être la proie d'autres animaux.

### 3. SALINITÉ.

Par son degré de salinité très élevé, la Méditerranée constitue un milieu extrême qui s'accroît de Gibraltar vers l'Est.

Pour qu'une espèce puisse vivre en Méditerranée occidentale, il faut qu'elle supporte une salinité supérieure à 37<sup>o</sup>/<sub>100</sub> si elle affectionne les eaux côtières ou superficielles, de plus de 38<sup>o</sup>/<sub>100</sub> si elle fréquente les étages inférieurs (au-dessous de 100 mètres). Les variations de salinité en profondeur sont pratiquement nulles. Elles sont relativement faibles à la surface et ne risquent, en aucun cas, d'être critiques pour la survie des Céphalopodes.

La tolérance des basses salinités a de l'importance pour les Céphalopodes méditerranéens en vue de leur pénétration dans les étangs. Les Céphalopodes sont généralement considérés comme animaux sténohalins. Néanmoins, si les formes pélagiques des océans exigent des salinités relativement élevées, un grand nombre d'espèces côtières supportent des dessalures assez importantes, comme par exemple *Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis*, *Sepietta oweniana*, *Ommatostrephes sagittatus*, *Eledone cirrosa*, etc. Parmi elles, seule *Sepia officinalis* pénètre dans les étangs et lagunes méditerranéens.

Elle vit, en compagnie de *Sepiolo rondeleti*, dans la lagune de Venise où la salinité descend jusqu'à 30<sup>o</sup>/<sub>100</sub>. Elle supporte, dans l'étang de Sigeon, une salinité de 27<sup>o</sup>/<sub>100</sub>.

D'autres Céphalopodes qui tolèrent des salinités basses — ils se trouvent, du moins temporairement, dans la Baltique où la salinité descend au-dessous de 20<sup>o</sup>/<sub>100</sub> — évitent les étangs riverains de la Méditerranée, en raison probablement de leur trop faible profondeur ou peut-être encore des variations trop brusques de salinité.

#### 4. PROFONDEUR

Le tableau 72 indique les profondeurs minima et maxima auxquelles les espèces ont été récoltées dans la Mer Catalane, en Méditerranée et dans les autres mers. Nous distinguons la Mer Catalane de l'ensemble de la Méditerranée, non pas parce que nous nous attendons à trouver des différences dans la distribution verticale, mais parce que les données concernant cette partie de la Méditerranée sont beaucoup plus nombreuses que celles obtenues dans toutes les autres régions méditerranéennes.

TABLEAU 72

	Mer Catalane	Méditerranée	Autres mers
	m	m	m
<i>Octopus vulgaris</i>	0-100 (180)	0- 250	0- 400
<i>Octopus salutii</i>	(70) 120-250 (400)	100- 350	
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	(110) 200-620	200- 750	70- 680
<i>Scaeuurgus unircirrhus</i>	100-350	60- 450	75- 430
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	(200) 250-850	200- 1000	630- 930
<i>Eledone cirrosa</i>	30-300 (500)	50- 350	10- 770
<i>Eledone moschata</i>	15-100	10- 350	
<i>Sepia officinalis</i>	0-100 (150)	0- 150	0- 190
<i>Sepia orbignyana</i>	(50) 80-300 (350)	100- 430	80- 450
<i>Sepia elegans</i>	30-350	20- 250	60- 430
<i>Rossia macrosoma</i>	100-500	100- 500	55- 600
<i>Rossia caroli</i>	400-800	300- 1100	430- 1230
<i>Sepietta oweniana</i>	70-700	50- 700	8- 200
<i>Sepietta obscura</i>	5- 20	3- 30	
<i>Sepiola rondeleti</i>	5- 35	3- 400?	
<i>Sepiola affinis</i>	0- 30	0- 35	
<i>Loligo vulgaris</i>	0+ 20-250	20- 550	15- 150
<i>Loligo forbesi</i>	150-450	150- 400	15- 150
<i>Alloteuthis media</i>	0+ 10-200	20- 350	20- 50
<i>Illex coindetii</i>	20+ 40-500	50- 550	50- 500
<i>Todaropsis eblanae</i>	100-450	150- 460	20- 660
<i>Ommatostrephes sag.</i>	20+ 200-800	200- 1000	0-?

Les chiffres entre parenthèses se rapportent à des récoltes exceptionnelles, ceux désignés par un + aux pêches nocturnes.

Plusieurs espèces n'atteignent pas, en Méditerranée, des couches aussi élevées qu'en Atlantique, mais descendent dans des couches plus basses. Les espèces des eaux superficielles des mers

froides se rencontrent à un niveau plus bas dans les mers tempérées ou chaudes. Ce phénomène, connu sous le nom de « submergence » (V. HAECKER, 1904), est commun à tous les groupes d'animaux marins.

Ainsi, *Sepietta oweniana*, *Alloteuthis media*, *Loligo forbesi* et *Loligo vulgaris* descendent plus bas en Méditerranée; *Eledone cirrosa*, *Rossia macrosoma*, *Loligo forbesi* et *Sepietta oweniana* ne montent pas dans les couches superficielles.

*Bathypolypus sponsalis* et *Rossia caroli*, formes de profondeur en Méditerranée et en Atlantique, se trouvent, dans la première mer, sur des fonds moins importants.

Plusieurs espèces (*Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*, *Sepietta obscura*, *Sepioloa rondeleti*, *Sepioloa affinis*) sont strictement côtières; elles ne descendent pas, dans la Mer Catalane, au-delà de l'isobathe de 100 mètres, rebord du plateau continental.

D'autres fréquentent les fonds littoraux et la pente (*Eledone cirrosa*, *Sepia orbignyana*, *Sepia elegans*, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media*, *Sepietta oweniana*, *Illex illecebrosus coindetii*).

Les espèces benthiques de la pente et des grands fonds ne sont généralement pas confinées à une profondeur très limitée, l'aire de leur répartition étant plus ou moins fonction de la topographie du fond. On ne les trouve cependant jamais dans les eaux côtières.

## 5. SUBSTRAT

La majorité des Céphalopodes ne se trouve pas liée à un seul substrat. En effet, les Céphalopodes de la Mer Catalane fréquentent en grande partie, pendant la période de ponte, un biotope différent de celui affecté en-dehors de la saison de reproduction. Ces deux biotopes correspondent presque toujours à deux substrats différents. Ainsi, *Octopus vulgaris* montre une très nette préférence pour les substrats durs au printemps et en été, alors qu'en dehors de la période de ponte, il se trouve également sur fond sableux ou vaseux.

Le tableau 73 indique les fonds fréquentés au cours de différentes saisons. Nous avons pu tenir compte, malgré les possibilités limitées d'un tableau forcément succinct, des biotopes habités par les animaux adultes (ad.) et juvéniles (juv.).

Seules les Sépioles exclusivement côtières et les espèces de grands fonds sont liées à un unique substrat qui est le sable pour les premières et la vase pour les secondes.

TABLEAU 73

BIOTOPES HABITÉS AU COURS DES DIFFÉRENTES SAISONS PAR LES CÉPHALOPODES DE LA MER CATALANE

	Printemps	Été	Automne	Hiver
<i>Octopus vulgaris</i>	ad. rl. gr. co. (vc.)	ad. rl. co. gr. (vc.)	juv. vc.	tous vc. dl.
<i>Octopus salutii</i>	dl. vl.	dl. vl.	dl. vl.	dl. vl.
<i>Scaevurgus unicolor</i>	vl. (dl.)	vl. (dl.)	vl. (dl.)	vl. (dl.)
<i>Pteroctopus tetracirrus</i>	vl.	vl.	vl.	vl.
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	vl.	vl.	vl.	vl.
<i>Eledone cirrosa</i>	ad. vc. (♀), dl. (♂) juv. vc. dl.	ad. vc. (♀), dl. (♂) juv. vc.	juv. vc. dl. (♂) vc. (♀)	juv. vc. dl. (♂) vc. (♀)
<i>Eledone moschata</i>	ad. sc. vc.	juv. vc. sc.	juv. vc. sc.	juv. vc.
<i>Sepia officinalis</i>	ad. sc.	ad. sc.	juv. vc.	juv. vc. dl.
<i>Sepia orbignyana</i>	dl. vl. (vc.)	juv. vc. dl. dl. vl. (vc.)	dl. vl. (vc.)	dl. vl. (vc.)
<i>Sepia elegans</i>	vc. dl.	vc.	vc. dl.	vc. dl.
<i>Rossia macrosoma</i>	vl. dl.	dl.	vl. dl.	vl.
<i>Sepioloa rondeleti</i>	po. sc.	po. sc.	po. sc.	po. sc.
<i>Sepietta oweniana</i>	vl. vc.	vc.	vc. vl.	vl.
<i>Loligo vulgaris</i>	ad. vc.	ad. vc.	juv. dl. vc.	juv. dl. vl.
<i>Alloteuthis media</i>	dl. vc.	juv. dl. vc. vc. sc.	vc. sc.	dl.
<i>Illex coindetii</i>	ad. dl. vc.	ad. vc.	ad. vl.	tous dl. vl.
<i>Todaropsis eblanae</i>	vl. dl.	juv. vl. dl. vl. dl.	juv. dl. vc. vl. dl.	vl. dl.
<i>Ommatostrephes sagittatus</i>	vl.	vl.	vl.	vl.

co, coralligène; dl, détritique du large (sable); gr, graviers; po, Posidonies; rl, roche littorale; sc, sable côtier (vaseux); vc, vase côtière; vl, vase du large (profonde). — ad, animaux adultes; juv, animaux juvéniles.

## 6. COURANTS

Le rôle des courants dans la répartition des Céphalopodes est double. D'une part, ils peuvent aider à la locomotion d'animaux nageant activement et aussi transporter les larves. De nombreux Céphalopodes utilisent les courants lors de leurs migrations annuelles. Des courants superficiels peuvent provoquer des concentrations d'animaux pélagiques à un endroit déterminé. Ainsi, il a été démontré pour *Ommastrephes sloani pacificus*, par exemple, que l'on effectue précisément les plus nombreuses reprises d'animaux marqués aux endroits où sont repêchées les bouteilles dérivantes (S. KOJIMA, 1959).

D'autre part, dans des régions où les conditions hydrologiques sont hétérogènes (affrontement de masses d'eau chaude et froide), les courants peuvent offrir, dans une zone relativement limitée, les conditions qui conviennent à une espèce, et le plus souvent les températures favorables.

La répartition d'*Ommastrephes sloani pacificus* est principalement déterminée par le régime des courants d'eaux chaudes et froides (M. SASAKI, 1921).

En Méditerranée cependant, la vie des Céphalopodes adultes n'est que faiblement affectée par les courants. Ils facilitent les migrations des espèces pélagiques et peuvent entraîner des concentrations de ces animaux. Les déplacements des espèces benthiques et nectoniques, contrairement à ce qui se passe dans les océans, sont indépendants des mouvements de l'eau. Plus importants, en raison de l'étroitesse du plateau continental, sont les courants locaux qui entraînent les stades planctoniques d'espèces benthiques loin de la côte, empêchant ainsi l'établissement des larves dans le biotope qui leur convient.

## 7. CONDITIONS MÉTÉOROLOGIQUES

Les relations existant entre l'abondance des pêches et les facteurs météorologiques ont fait l'objet d'une étude statistique pour *Ommastrephes sloani pacificus*, dans la Mer du Japon (S. KOJIMA, 1955, 1956).

Ont été pris en considération la pression atmosphérique, la luminosité, la pluie, les vents (direction et force), la température de l'air et la lune.

H. J. SQUIRES (1957) a démontré que la distribution et la fréquence d'*Illex illecebrosus* sur les côtes de Terre-Neuve sont en large mesure fonction de facteurs météorologiques locaux.

Il ne nous a pas été possible de contrôler les rapports entre la distribution des espèces pélagiques et les conditions météorologiques.

Il est certain que ces facteurs affectent davantage les formes pélagiques que les formes nectoniques et benthiques, à l'exception des espèces très côtières. Néanmoins, nous avons constaté que les Seiches qui viennent vers la côte au printemps sont arrêtées dans leurs migrations par des vents soufflant fortement de terre. Les animaux qui se trouvent déjà dans les eaux littorales, se retirent momentanément sur des fonds plus importants, si l'eau est trop agitée.

D'après E. GHIRARDELLI (1950), les grandes Seiches sont plus sensibles à l'agitation de l'eau et à des températures changeantes que les jeunes exemplaires.

De violentes tempêtes d'Est, en automne et en hiver, chassent les *Octopus vulgaris* des eaux côtières (Banyuls), alors qu'au cours des hivers froids mais calmes, un certain nombre d'entre eux reste près du bord.

## 8. LUMIÈRE

Il resterait à définir l'action de la lumière qui est sans doute un des facteurs les plus importants et il serait particulièrement souhaitable que l'on puisse, dans un proche avenir, mesurer à une grande échelle la pénétration quantitative et qualitative des radiations solaires.

Nous avons déjà vu que la lumière détermine la migration et la maturation sexuelle; elle déclenche donc des processus périodiques annuels. Mais la vie des Céphalopodes n'est pas seulement soumise à un rythme annuel; elle l'est également à un rythme nyctéméral. Les migrations journalières sont la manifestation la plus visible de ce rythme.

Mais avant de parler de ces migrations, nous voudrions attirer l'attention sur un autre fait, conséquence directe de la luminosité : la distribution des larves et des jeunes stades.

C. CHUN (1910 et 1913) avait remarqué la très grande densité des larves de Céphalopodes dans les couches de 100 à 300 mètres environ, c'est-à-dire immédiatement en-dessous de la « couche discontinue » (Sprungschicht), là où la concentration du plancton est la plus forte. Plus tard, L. JOUBIN (1937), en traitant des larves récoltées par le « Dana » a également insisté sur l'existence de cette couche riche en larves de Céphalopodes. S. THORE (1949), qui s'est particulièrement consacré à l'étude de la répartition de l'Octo-

pode *Japetella diaphana* Hoyle, a démontré que les facteurs limitant la distribution horizontale de cette espèce sont ceux qui déterminent la répartition des larves dans la couche de 200 mètres.

N. B. MARSHALL (1954) parle d'une véritable pouponnière des océans, située entre 40° N et 40° S dans les eaux de 100 à 300 mètres, particulièrement riches en plancton. Dans cette zone a lieu le développement des larves de très nombreux animaux benthiques et bathypélagiques.

## 9. RÉPARTITION JOURNALIÈRE

De nombreux Céphalopodes qui, le jour, se tiennent sur le fond ou près du fond, montent la nuit dans les couches superficielles, suivant dans leurs déplacements les animaux dont ils se nourrissent.

*Loligo vulgaris* et *Alloteuthis media* viennent à la surface même, tandis qu'*Illex coindetii* et *Ommatostrephes sagittatus* s'arrêtent dans leur mouvement de montée dans les couches de 20 à 30 mètres.

Les espèces franchement benthiques comme les Sépioles et les *Rossia*, mais également les Sépiidés, s'ensablent ou s'ensavent le jour. Elles deviennent actives à la tombée de la nuit, se mettant alors à la recherche de leur nourriture; mais elles ne montent que rarement dans les couches superficielles.

Les Octopodidés sont également plus actifs la nuit. On ne les rencontre que tout à fait exceptionnellement à la surface de l'eau.

Les chalutages de jour seront donc plus riches en *Loligo*, *Alloteuthis*, *Illex* et *Ommatostrephes* que ceux effectués la nuit; les pêches nocturnes au chalut seront au contraire plus fructueuses en Sépiidés.

Quelques récoltes de Céphalopodes, faites aux mêmes stations le jour et la nuit (stations K 233, 236, 241, 247, 249 de la campagne du « Président Théodore-Tissier » dans le golfe du Lion en 1958) mettent bien en évidence la plus grande richesse de *Loligo* et d'*Alloteuthis* le jour et le nombre plus important de *Sepia officinalis* et *elegans* la nuit.

Cela ne veut pas dire que tous les représentants d'une espèce qui vient en surface la nuit montent dans les couches superficielles. Souvent, les jeunes animaux remontent, alors que les plus âgés, dans un état de maturation sexuelle assez avancée, restent près du fond (station 249).

En plus, nous ignorons encore si ces migrations journalières qui sont surtout connues pour les espèces comestibles, se produisent toute l'année ou seulement dans la période de leur séjour côtier.

Station	Jour Nombre	Station	Nuit Nombre
K 236	110 <i>Alloteuthis media</i> 109 <i>Loligo vulgaris</i> 1 <i>Sepia elegans</i>	K 233	24 <i>Alloteuthis media</i> 2 <i>Loligo vulgaris</i> 6 <i>Sepia elegans</i>
K 241	118 <i>Alloteuthis media</i> 100 <i>Loligo vulgaris</i> 2 <i>Sepia elegans</i> 9 <i>Sepia officinalis</i>	K 246	11 <i>Alloteuthis media</i> 6 <i>Loligo vulgaris</i> 12 <i>Sepia elegans</i> 29 <i>Sepia officinalis</i>
K 247	73 <i>Alloteuthis media</i> 142 <i>Loligo vulgaris</i> 12 <i>Sepia elegans</i> 1 <i>Sepia officinalis</i>	K 249	23 <i>Alloteuthis media</i> 130 <i>Loligo vulgaris</i> 72 <i>Sepia elegans</i> 13 <i>Sepia officinalis</i>

## 10. LA DISTRIBUTION DES CÉPHALOPODES DANS LA RÉGION DE PÊCHE DE PORT- VENDRES ET DE ROSAS

Nous allons maintenant passer en revue, en manière de résumé du chapitre consacré à la répartition, les différents biotopes de la région de Port-Vendres et de Rosas d'où provient notre matériel.

On conçoit que les Céphalopodes, animaux vagiles, peuvent ne pas être liés à des conditions bien déterminées d'un milieu comme le sont souvent les animaux véritablement sessiles. Il ne faut donc pas s'attendre à trouver parmi eux des espèces caractéristiques d'un biotope. Toutefois, un petit nombre de Céphalopodes se trouve lié, pendant la période de ponte, à un biotope, par le choix de l'objet auquel sont fixés les œufs.

### A) ÉTAGE INFRA LITTORAL

#### *Plage du Fontaulé (Banyuls)*

Dans les eaux peu profondes de la plage sableuse qui s'étend entre le Laboratoire Arago et l'embouchure de la Baillaury se trouvent deux espèces, l'une benthique, *Sepioloa affinis* et l'autre nectonique, *Sepia officinalis*. Ce sont surtout les jeunes Seiches,

celles nées au printemps et en été, qui fréquentent cette plage pendant les mois chauds. On y récolte en outre *Octopus vulgaris*, les années où ces animaux sont particulièrement fréquents.

#### *Substrats durs*

Les fonds rocheux qui s'étirent du Laboratoire vers Cerbère et qui bordent les caps limitant la baie de Banyuls vers le nord-ouest, sont peuplés en premier lieu par *Octopus vulgaris*. Une espèce fort rare dans la Mer Catalane est confinée dans la partie supérieure de ces fonds rocheux, il s'agit d'*Octopus macropus*.

Les *Octopus vulgaris* se trouvent accidentellement sur les galets et les graviers qui tapissent les criques de la côte rocheuse.

#### *Herbiers de Posidonies*

Les herbiers de Posidonies et les fonds sableux de leur voisinage immédiat sont affectionnés par *Sepiola rondeleti* et *Sepietta obscura*. Il est possible que ces deux espèces soient inféodées aux herbiers et aux « intermattes ».

*Alloteuthis* séjourne en été dans les Posidonies; cependant, celles-ci ne constituent pas un biotope préféré pour l'espèce.

#### *Les sables littoraux (sables fins terrigènes)*

Deux espèces habitent la plage sableuse qui s'étend le long de la côte basse depuis Argelès vers Leucate. Ce sont *Sepiola affinis* et *Sepia officinalis*, cette dernière seulement pendant la période de ponte.

D'autres biotopes appartenant à l'étage infralittoral, tel par exemple celui des graviers, dits « sables à *Amphioxus* », sont fréquentés par des Céphalopodes qui habitent les fonds voisins du même étage ou de l'étage inférieur.

#### B) ÉTAGE CIRCALITTORAL

Tous les substrats meubles de l'étage circalittoral sont fréquentés par un grand nombre de Céphalopodes.

Les principaux fonds de cet étage : sable (détritique) côtier, vase côtière et détritique du large, sont indiqués sur la carte n° 2.

Comme nous le disions plus haut, certains Céphalopodes affectionnent indifféremment des substrats sableux ou vaseux. D'autres, par contre, montrent une nette préférence pour l'un de ces substrats. Tel est le cas de *Sepiola affinis*, espèce de l'étage infralittoral, qui fait des incursions dans l'étage inférieur, mais

exclusivement sur des fonds non vaseux. *Sepia officinalis* et *Eledone moschata* préfèrent les substrats où la fraction fine est peu importante.

#### Sable côtier

Sur les fonds sableux qui se trouvent entre les sables littoraux et la vase côtière, on récolte, outre les deux espèces que nous venons de mentionner, *Sepiola affinis* et, en certaines périodes, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media* et *Octopus vulgaris*. *Octopus defilippi* habite également les fonds sableux côtiers.

#### Vase côtière

La vase côtière est fréquentée par de nombreuses espèces : *Octopus vulgaris*, *Octopus defilippi*, les femelles d'*Eledone cirrosa*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*, *Sepia elegans*, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media*, *Sepiola robusta*, *Sepietta oweniana* et *Illex illecebrosus coindetii*.

Les femelles d'*Eledone cirrosa* ne viennent qu'exceptionnellement sur le sable côtier. *Eledone moschata* et *Sepia officinalis* sont au contraire plus nombreuses sur le sable que sur la vase, *Loligo* et *Alloteuthis* se trouvent en quantité plus importante sur la vase. *Sepiola robusta* ne se rencontre pas sur les fonds sableux.

*Sepia elegans* dépose ses œufs sur *Alcyonium palmatum*, forme caractéristique de la vase gluante et sur d'autres objets se trouvant dans le même biotope. *Sepietta oweniana* vient également pondre sur les fonds vaseux, et de préférence sur *Microcosmus sabatieri*, Ascidie commune au large de Port-Vendres.

#### Détritique du large

L'étage infralittoral se termine par des fonds détritiques qui s'étendent jusqu'à la rupture de la pente continentale. Ces fonds sont plus vastes au large de la côte basse que de la côte rocheuse. Le détritique du large est également fréquenté par un grand nombre de Céphalopodes. Pour certains, sa limite supérieure coïncide avec la limite inférieure de leur aire de répartition. C'est notamment le cas pour *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata* et probablement pour *Octopus defilippi*.

D'autres ne dépassent pas la zone de contact du détritique du large et de la vase côtière vers le haut, comme *Octopus salutii* et *Sepia orbignyana*. Dans la zone de contact, les deux sexes d'*Eledone cirrosa* sont représentés en nombre égal.

Le détritique du large est habité par *Octopus salutii*, les mâles d'*Eledone cirrosa*, *Sepia officinalis* (et pour celle-ci la partie supérieure seulement), *Sepia orbignyana*, *Sepia elegans*, *Rossia macrosoma*, *Sepietta oweniana* (cette dernière en passant vers la vase côtière, sans s'y attarder), *Sepiola robusta*, *Loligo vulgaris*, *Allosteuthis media*, et *Illex illecebrosus coindetii*.

Des étages plus profonds remontent exceptionnellement *Scaevurgus unicolorrhus*, *Loligo forbesi*, *Todaropsis eblanae* et *Ommatostrephes sagittatus*.

*Sepia orbignyana* est essentiellement une espèce du détritique du large, qui descend cependant sur la vase profonde. *Octopus salutii* semble également être plus abondant sur le détritique que sur les fonds voisins. *Rossia macrosoma*, ou plus exactement sa ponte, peut être considérée comme caractéristique de la biocénose du détritique du large.

#### D) ÉTAGE BATHYAL

Le système profond de la Méditerranée est limité au seul étage bathyal. L'eury bathie des espèces se trouve favorisée par la température égale des couches profondes. En ce qui concerne les Céphalopodes, certains affectionnent toute l'étendue de la vase profonde; d'autres cependant sont cantonnés à la partie supérieure ou inférieure de ces fonds vaseux.

Nous ignorons si les espèces de l'étage bathyal fréquentent les substrats durs, porteurs de « Coraux blancs ». *A priori*, il ne serait pas exclu que ces Coraux puissent servir de support aux pontes.

Les espèces suivantes se trouvent sur la vase profonde : *Octopus salutii*, *Scaevurgus unicolorrhus*, *Pteroctopus tetracirrhus*, *Bathypolypus sponsalis*, *Eledone cirrosa*, *Sepia orbignyana*, *Rossia macrosoma*, *Rossia caroli*, *Sepietta oweniana*, *Rondeletiola minor*, *Loligo forbesi*, *Illex illecebrosus coindetii*, *Todaropsis eblanae*, *Ommatostrephes sagittatus*, *Histioteuthis bonelliana*, *Calliteuthis meneghinii*.

Parmi elles, *Eledone cirrosa* et *Sepia orbignyana* sont confinées à la partie supérieure et toujours récoltées en très petit nombre.

A l'intérieur du biotope des vases du large, les Céphalopodes, comme les autres animaux vagiles (Poissons, Crustacés), sont plus abondants aux endroits où les apports alimentaires ont créé des conditions favorables à l'installation de « prairies » constituées par deux Cnidaires : *Funiculina quadrangularis*, dans la partie supérieure et *Isidella elongata*, à partir de 350 mètres environ.

Dans le faciès de la *Funiculina* se concentrent les Crustacés *Nephrops norvegicus* et *Parapenaeus longirostris*. C'est le biotope préféré de *Todaropsis eblanae* qui se nourrit principalement de ces Crustacés. *Illex illecebrosus coindetii* y est également fréquent en certaines périodes. *Loligo forbesi* semble être cantonné à la partie supérieure du talus. *Octopus forbesi* et *Eledone cirrosa* ne descendent jamais au-delà du faciès de la *Funiculina* et *Rossia macrosoma* et *Scaevargus unicolor* à titre exceptionnel.

*Pteroctopus tetracirrhus*, *Bathypolypus sponsalis* et *Ommatostrephes sagittatus* affectionnent également la partie supérieure des vases du large; leur maximum d'abondance se trouve sur les fonds à *Isidella*. *Sepietta oweniana* se trouve indifféremment sur toute l'étendue de la vase profonde.

Les fonds à *Isidella*, biotope optimum des grandes Crevettes rouges *Aristeus antennatus* et *Aristeomorpha foliacea*, sont également le biotope préféré des Octopodidés, *Pteroctopus tetracirrhus* et surtout de *Bathypolypus sponsalis* et d'*Ommatostrephes sagittatus*. *Rossia caroli*, *Histioteuthis bonelliana* et *Calliteuthis meneghinii* sont confinés à cette partie plus profonde des vases bathyales.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que les espèces suivantes sont caractéristiques d'une biocénose :

espèces	biocénoses
<i>Octopus macropus</i>	Roche littorale
<i>Sepiola rondeleti</i> } <i>Sepietta obscura</i> }	Herbiers de Posidonies
Ponte de <i>Sepia elegans</i>	Vase côtière gluante
Ponte de <i>Sepietta oweniana</i>	Vase côtière ( <i>Microcosmus</i> )
Ponte de <i>Rossia macrosoma</i>	Détritique du large
<i>Rossia caroli</i> } <i>Histioteuthis bonelliana</i> } <i>Calliteuthis meneghinii</i> }	Fonds à <i>Isidella</i>

Chaque genre, ou tout au moins chaque famille, est représenté à tous les étages par ses espèces qui ont adopté des biotopes différents.

Ainsi, *Octopus salutii* remplace *Octopus vulgaris* à partir d'une certaine profondeur, *Rossia macrosoma* est supplantée par *Rossia caroli*, *Loligo vulgaris* par *Loligo forbesi*, etc.

Dans la figure 6 sont indiqués les étages occupés par chaque espèce (1). Il s'agit là évidemment d'un schéma simplifié au maximum, en particulier en ce qui concerne la profondeur attribuée à chaque étage, car de telles profondeurs sont variables selon la région.

(1) Schéma établi avant la publication de l'ouvrage de PÈRES, 1961.

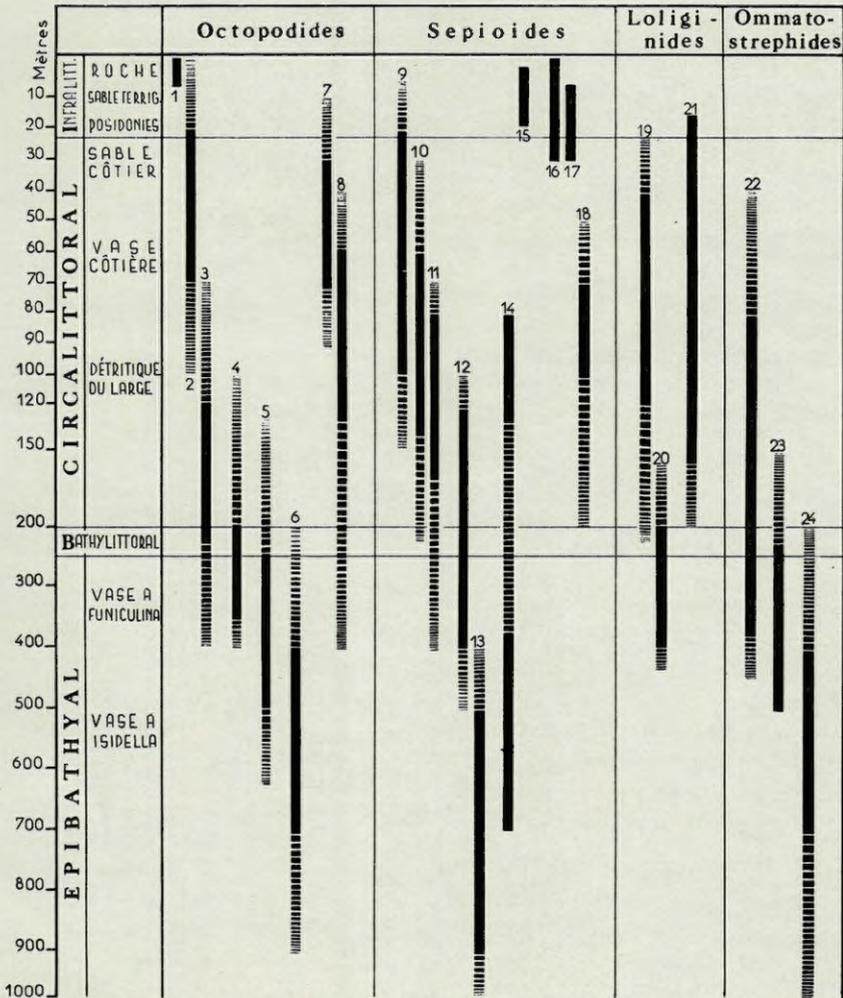


Fig. 6. — Distribution verticale des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.

- |                                    |   |
|------------------------------------|---|
| 1. <i>Octopus macropus</i>         | 13. <i>Rossia caroli</i>                |
| 2. <i>Octopus vulgaris</i>         | 14. <i>Sepietta oweniana</i>            |
| 3. <i>Octopus salutii</i>          | 15. <i>Sepietta obscura</i>             |
| 4. <i>Scaeuergus unicolor</i>      | 16. <i>Sepiolo affinis</i>              |
| 5. <i>Pteroctopus tetracirrhus</i> | 17. <i>Sepiolo rondeleti</i>            |
| 6. <i>Bathypolypus sponsalis</i>   | 18. <i>Sepiolo robusta</i>              |
| 7. <i>Eledone moschata</i>         | 19. <i>Loligo vulgaris</i>              |
| 8. <i>Eledone cirrosa</i>          | 20. <i>Loligo forbesi</i>               |
| 9. <i>Sepia officinalis</i>        | 21. <i>Alloteuthis media</i>            |
| 10. <i>Sepia elegans</i>           | 22. <i>Illex illecebrosus coindetii</i> |
| 11. <i>Sepia orbignyana</i>        | 23. <i>Todaropsis eblanae</i>           |
| 12. <i>Rossia macrosoma</i>        | 24. <i>Ommatostrephes sagittatus</i>    |

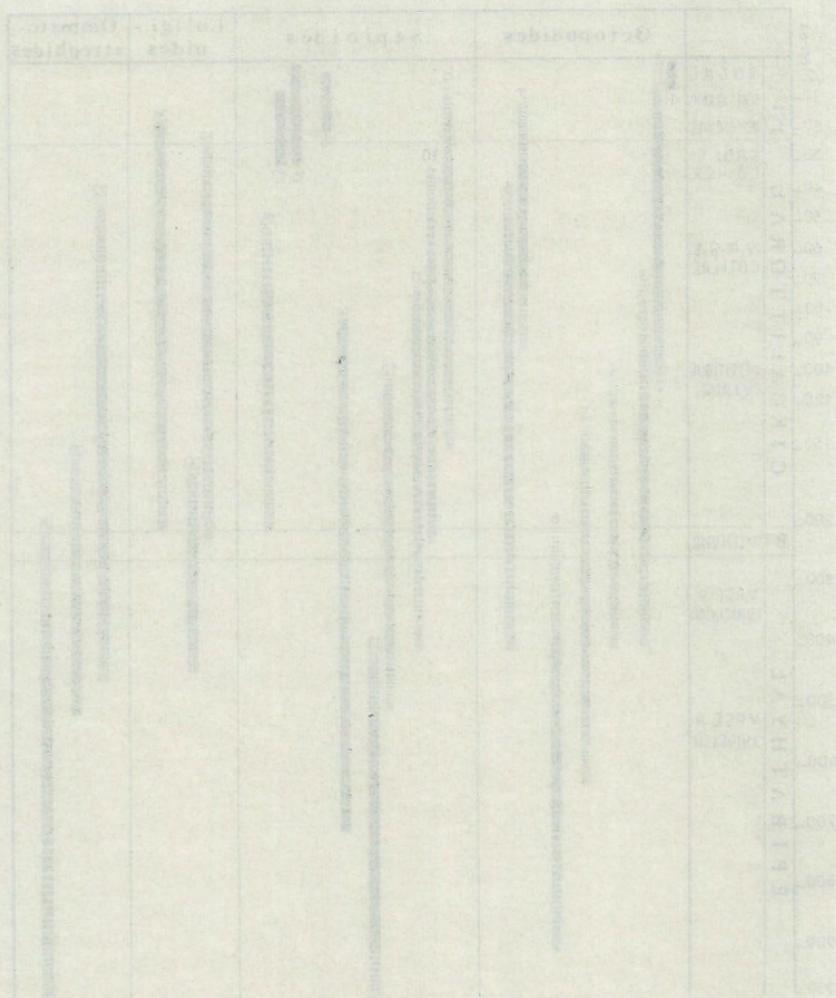


Fig. 5. — Distribution verticale des *Capriolobos* pendant les mois d'été.

- 1. *Ornithoglossum*
- 2. *Ornithoglossum*
- 3. *Ornithoglossum*
- 4. *Ornithoglossum*
- 5. *Ornithoglossum*
- 6. *Ornithoglossum*
- 7. *Ornithoglossum*
- 8. *Ornithoglossum*
- 9. *Ornithoglossum*
- 10. *Ornithoglossum*
- 11. *Ornithoglossum*
- 12. *Ornithoglossum*
- 13. *Ornithoglossum*
- 14. *Ornithoglossum*
- 15. *Ornithoglossum*
- 16. *Ornithoglossum*
- 17. *Ornithoglossum*
- 18. *Ornithoglossum*
- 19. *Ornithoglossum*
- 20. *Ornithoglossum*
- 21. *Ornithoglossum*
- 22. *Ornithoglossum*
- 23. *Ornithoglossum*
- 24. *Ornithoglossum*

## XXIV. — APERÇU GÉNÉRAL DE LA FAUNE TEUTHOLOGIQUE MÉDITERRANÉENNE

Le dernier chapitre de notre travail sera consacré à la distribution géographique, au mode de vie et à une question étroitement liée à ces problèmes : le développement postembryonnaire de l'ensemble des Céphalopodes méditerranéens.

### I. LA MÉDITERRANÉE ET SA FAUNE

La Méditerranée ne constitue pas une unité au point de vue zoogéographique. Elle doit être rattachée aux régions voisines de l'Atlantique qui sont la région mauritanienne au Sud, s'étendant jusqu'au cap Blanc et comprenant les Açores, les îles Canaries et Madère et la région lusitanienne au Nord, dont la limite septentrionale se situe à l'entrée de la Manche.

La Méditerranée est coupée de ces régions par le seuil de Gibraltar dont la profondeur la plus importante atteint 320 mètres. Elle est caractérisée par l'isothermie de ses couches profondes (à partir de 100 mètres), alors que ses eaux superficielles accusent au contraire des variations annuelles plus considérables que les eaux atlantiques sous la même latitude.

L'isothermie entraîne l'absence de courants verticaux réguliers; les échanges entre la profondeur et la surface s'opèrent par la seule évaporation.

La salinité est plus élevée en Méditerranée que dans les régions voisines; elle va en augmentant de l'ouest vers l'est pour atteindre le maximum, plus de 38 ‰ sur la côte syrienne.

Les Céphalopodes n'échappent pas à certaines lois générales caractérisant l'ensemble de la faune de cette mer. Nous énoncerons ici les plus importantes.

Les espèces à affinités boréales affectionnent en Méditerranée des eaux plus profondes que dans l'Atlantique.

Les formes de profondeur communes à la Méditerranée et à l'Atlantique se rencontrent sur des fonds moins importants dans la première mer. La faune de profondeur y entre en contact direct avec celle du littoral, puisque l'écart entre la température de profondeur et celle de la surface est faible et ne joue pas le rôle de barrière.

Les animaux méditerranéens sont, de façon générale, plus petits que ceux de l'Atlantique nord. L'explication se trouve dans le fait que les premiers arrivent plus vite à la maturité sexuelle. Or, comme nous l'avons vu, le processus de la maturation des produits sexuels ralentit sensiblement la vitesse de croissance. Cette loi ne semble cependant pas s'appliquer à tous les Céphalopodes.

Rappelons seulement que les *Loligo vulgaris* atlantiques ne mûrissent pas plus tardivement que ceux de la Méditerranée. Il en est de même pour *Rossia macrosoma* et *Sepietta oweniana*.

En ce qui concerne le moins grand nombre d'individus par lesquels une espèce est représentée en Méditerranée comparativement à l'Atlantique, il convient de noter que certains Céphalopodes, comme *Eledone cirrosa*, *Illex illecebrosus coindetii* et probablement *Bathypolypus sponsalis* font exception à cette règle.

## 2. DISTRIBUTION DES ESPÈCES MÉDITERRANÉENNES

Les Céphalopodes de la Méditerranée, nous l'avons vu, habitent cette mer toute l'année. Les principales conditions qui limitent leur survie sont une température supérieure à 13° C et une salinité qui dépasse 37 ‰.

La Méditerranée est peuplée par des Céphalopodes des eaux tempérées (chaudes et froides) et par d'autres à affinités tropicales et subtropicales. Des cinquante-deux espèces actuellement connues, neuf sont endémiques, quinze sont également répandues dans l'Atlantique Nord oriental, neuf en outre dans l'Atlantique Sud oriental. Trois espèces se trouvent des deux côtés de l'Atlantique, cinq sont communes à l'Atlantique oriental et à la région indo-pacifique et onze autres sont circumtropicales ou cosmopolites (tableau 74).

Les espèces à répartition nord-atlantique sont les mieux représentées en Méditerranée. Les Céphalopodes, qui sont en majeure partie des animaux vagiles, viennent ainsi appuyer les résultats d'auteurs tels que S. EKMAN (1953) et J.-M. PÉRÈS et J. PICARD (1958, 1960) qui, pour ces derniers, sont basés sur la répartition des Hydraires, des Échinodermes, des Crustacés Décapodes marcheurs et des Ascidies.

Ainsi, la Méditerranée doit être considérée comme sous-province de la province nord-atlantique. Autrement dit, la faune teuthologique méditerranéenne est en majeure partie une faune de mer tempérée.

Le nombre des espèces répandues à la fois dans l'Atlantique oriental Nord et Sud, est également assez élevé.

Les espèces communes aux eaux tropicales et subtropicales de l'Atlantique oriental et occidental sont le plus mal représentées; celles vivant dans l'Atlantique oriental et dans la région indo-pacifique sont plus nombreuses.

A l'exception des espèces endémiques qui constituent 17 % de l'ensemble des Céphalopodes méditerranéens, toutes les autres, soit quarante-trois espèces, sont répandues dans l'Atlantique Nord. Vingt et une d'entre elles ne dépassent pas la limite septentrionale de la région mauritanienne, huit s'arrêtent à la Manche, quatorze pénètrent dans les eaux plus boréales.

### 3. DISTRIBUTION DES GENRES MÉDITERRANÉENS

Des soixante-dix espèces connues du genre *Octopus*, quatre seulement vivent en Méditerranée. C'est dans la région indo-pacifique, que le genre est le mieux représenté.

*Scaergus unicolor* et *Pteroctopus tetracirrus* sont les seules espèces de ces genres. La première est circumtropicale, la seconde amphiatlantique.

*Bathypolypus* est répandu dans l'Atlantique, soit dans des eaux arctiques et boréales, soit en profondeur. Il comprend une dizaine d'espèces, dont une est méditerranéenne.

Trois espèces d'*Eledone* sont connues. Deux d'entre elles, *Eledone cirrosa* et *moschata* habitent la Méditerranée où la dernière est endémique.

Le genre *Sepia* est représenté surtout dans la région indo-pacifique; trois espèces se retrouvent en Méditerranée.

Le genre *Rossia*, est répandu dans toutes les mers et aussi bien dans les eaux chaudes que froides. Parmi les quinze espèces connues, deux sont présentes en Méditerranée.

Le genre *Sepiola* habite l'Atlantique Nord oriental et la région indo-pacifique, *Sepietta* et *Rondeletiola*, l'Atlantique seulement. dix espèces du genre *Sepiola* sont actuellement connues; sept sont méditerranéennes, cinq endémiques. Les trois espèces connues de *Sepietta* habitent toutes la Méditerranée; une est endémique.

Le genre *Loligo*, comprend environ vingt espèces qui vivent dans toutes les mers; deux se trouvent en Atlantique oriental et en Méditerranée.

*Alloteuthis* semble être confiné à l'Atlantique oriental. Des trois espèces connues, deux vivent en Méditerranée.

L'espèce *Illex illecebrosus* est représentée par deux races, *Illex illecebrosus coindetii* dans l'Atlantique oriental, *Illex illecebrosus illecebrosus*, dans l'Atlantique occidental.

*Todaropsis eblanae* est l'unique espèce du genre : elle est répandue dans l'Atlantique oriental.

*Ommatostrephes* est représenté par plusieurs espèces dans l'Atlantique et la région indo-pacifique.

Les autres espèces d'Architeuthacés présents en Méditerranée au nombre de quatorze, représentent chacune l'unique espèce d'un genre.

#### 4. DISTRIBUTION RÉGIONALE DANS LA MÉDITERRANÉE

Vingt-deux espèces sont répandues dans les deux bassins (tableau 75). De ces vingt-deux espèces, douze habitent également l'Adriatique; onze autres vivent dans le bassin occidental et l'Adriatique seulement.

Les recherches teuthologiques ont été moins approfondies en Adriatique et surtout dans le bassin oriental, qu'en Méditerranée occidentale. Il est probable que l'on découvrira l'une ou l'autre espèce connue exclusivement de la partie Ouest dans les autres parties.

Cependant, il ne fait pas de doute que la température et la salinité plus élevées de la Méditerranée orientale agissent pour de nombreuses espèces comme une barrière infranchissable.

Quant à l'Adriatique, mer relativement fermée, ce sont avant tout les espèces pélagiques qui lui font défaut. D'autres, benthiques ou nectoniques, se trouvent exclusivement dans sa partie basse et moyenne (*Eledone cirrosa*, *Illex coindetii*, *Todaropsis eblanae*). Seules les espèces vivant dans des eaux très peu profondes se rencontrent également en Haute Adriatique.

Une seule des neuf espèces endémiques méditerranéennes se trouve dans le bassin oriental, quatre habitent également l'Adriatique, y compris sa partie la plus septentrionale.

Deux espèces méditerranéennes se trouvent avec certitude dans la Mer Rouge : *Octopus macropus* et *Tremoctopus violaceus*. Il est toutefois possible, qu'une troisième, *Loligo forbesi*, y habite également. Ce serait le premier Céphalopode signalé comme ayant passé le canal de Suez (W. ADAM, 1959). Dans l'ensemble, la faune teuthologique de la Mer Rouge fait partie de celle de la région indo-pacifique.

## DISTRIBUTION DES ESPÈCES MÉDITERRANÉENNES.

	Benthiques	Nectoniques	Pélagiques et Bathypélagiques
Endémiques	<i>Octopus salutii</i> <i>Eledone moschata</i> <i>Sepiolo steenstrupiana</i> <i>Sepiolo ligulata</i> <i>Sepiolo intermedia</i> <i>Sepiolo affinis</i> <i>Sepiolo robusta</i> <i>Sepietta obscura</i>		<i>Ancistroteuthis lichtensteini</i>
Méditerranée et Atlantique Nord oriental	<i>Bathypolypus sponsalis</i> <i>Eledone cirrosa</i> <i>Rossia macrosoma</i> <i>Rossia caroli</i> <i>Sepiolo aurantiaca</i> <i>Sepiolo rondeleti</i> <i>Sepietta oweniana</i> <i>Sepietta neglecta</i>	<i>Loligo forbesi</i> * <i>Alloteuthis media</i> * <i>Alloteuthis subulata</i> * <i>Sepia officinalis</i> <i>Ommastrephes sagittatus</i> *	<i>Heteroteuthis dispar</i> <i>Chaunoteuthis mollis</i>
Méditerranée et Atlantique oriental Nord et Sud.		<i>Sepia orbignyana</i> <i>Sepia elegans</i> <i>Rondeletiola minor</i> <i>Loligo vulgaris</i> * <i>Illex coindetii</i> * <i>Todaropsis eblanae</i> *	<i>Ctenopteryx siculus</i> <i>Brachioteuthis riisei</i> <i>Chiroteuthis veranyi</i>
Méditerranée et Atlantique oriental et occidental.	<i>Octopus vulgaris</i> * <i>Pteroctopus tetracirrhus</i>		<i>Abralia veranyi</i>
Méditerranée et Atlantique oriental, Océan Indien et Pacifique.	<i>Octopus defilippi</i> *		<i>Octopodoteuthis sicula</i> <i>Abraliopsis morrissi</i> <i>Thelidioteuthis alessandrini</i> <i>Galiteuthis armata</i>
Circumtropicales. Cosmopolites.	<i>Octopus macropus</i> * <i>Scaevurgus unircirrhus</i> *		<i>Argonauta argo</i> <i>Tremoctopus violaceus</i> <i>Ocythoë tuberculata</i> <i>Onychoteuthis banksi</i> <i>Pyroteuthis margaritifera</i> <i>Histioteuthis bonelliana</i> <i>Calliteuthis meneghini</i> <i>Ommastrephes bartrami</i> <i>Thysanoteuthis rhombus</i>

\* Avec un stade planctonique.

Octopoda	Sepioidea				Teuthacea				
	Méd. occidentale	Adriatique	Méd. orientale	Mer Rouge					
<i>Octopus vulgaris</i>	+	+	+		<i>Loligo vulgaris</i>	+	+	+	
<i>Octopus salutii</i> <sup>o</sup>	+				<i>Loligo forbesi</i>	+	+	+	?
<i>Octopus defilippi</i>	+				<i>Alloteuthis media</i>	+	+	+	
<i>Octopus macropus</i>		+	+	+	<i>Alloteuthis subulata</i>	+	+	+	
<i>Pteroctopus tetracirrhus</i>	+				<i>Ctenopteryx siculus</i>	+		+	
<i>Scaeuurgus unicolor</i>	+				<i>Onychoteuthis banksi</i>	+	?	+	
<i>Bathypolypus sponsalis</i>	+				<i>Chaunoteuthis mollis</i>	+		+	
<i>Eledone moschata</i> <sup>o</sup>	+	+	+		<i>Ancistroteuthis lichtenst.</i> <sup>o</sup>	+		+	
<i>Eledone cirrosa</i>	+	+			<i>Octopodoteuthis sicula</i>	+		+	
<i>Argonauta argo</i>	+	+			<i>Abralia veranyi</i>	+		+	
<i>Tremoctopus violaceus</i>	+	+	+	+	<i>Abraliopsis morrissi</i>	+		+	
<i>Ocythoe tuberculata</i>	+	+	+		<i>Thelidioteuthis alessandr.</i>	+		+	
					<i>Pyroteuthis margaritifera</i>	+		+	
					<i>Brachioteuthis risei</i>	+		+	
					<i>Histioteuthis bonelliana</i>	+		+	
					<i>Calliteuthis meneghinii</i>	+	+	+	
					<i>Illex coindetii</i>	+	+	+	
					<i>Todaropsis eblanae</i>	+	+	+	
					<i>Ommatostrephes sag.</i>	+	+	+	
					<i>Ommastrephes bartrami</i>	+		+	
					<i>Chiroteuthis veranyi</i>	+		+	
					<i>Thysanoteuthis rhombus</i>	+		+	
					<i>Galiteuthis armata</i>	+		+	

<sup>o</sup> Espèces endémiques.

Huit des neuf Céphalopodes exclusivement méditerranéens appartiennent à la faune benthique du littoral ou des fonds supérieurs du bathyal. *Ancistroteuthis lichtensteini* (tableau 75) est une forme pélagique qui préfère les couches superficielles. Pour aucun de ces Céphalopodes, le seuil de Gibraltar ne peut agir directement comme barrière (profondeur). Pour les quatre espèces endémiques fréquentant l'Adriatique, ce n'est pas non plus la plus basse salinité des eaux atlantiques qui saurait les empêcher de se répandre dans les régions voisines.

## 5. MODE DE VIE ET DISTRIBUTION

Les Céphalopodes méditerranéens se trouvent dans tous les biotopes à l'exception, probablement, des très grandes profondeurs. Des espèces benthiques, les unes franchement sédentaires, d'autres plus ou moins vagiles, peuplent le littoral et le bathyal. Des Céphalopodes que nous avons qualifiés de nectoniques, habitent également les fonds côtiers et ceux de profondeur. Des formes pélagiques se trouvent depuis la surface jusque dans les couches de 1 000 mètres et aussi bien en haute mer qu'à proximité de la côte.

Comme nous l'avons vu, les Céphalopodes exclusivement méditerranéens sont en majeure partie benthiques. Une seule espèce appartient au domaine pélagique.

Le tableau 74 montre que les Céphalopodes confinés à la Méditerranée et à l'Atlantique oriental (Nord et Sud) sont benthiques ou nectoniques.

Les espèces répandues des deux côtés de l'Atlantique ou dans plusieurs océans mènent une vie pélagique. Il y a cependant parmi elles des formes franchement benthiques, mais qui sont caractérisées par un stade postembryonnaire planctonique de durée assez longue.

Aucune espèce benthique exclusivement méditerranéenne n'est susceptible de passer par une phase pélagique prolongée. *Octopus salutii*, dont les œufs mesurent 6 mm au moins, appartient au type à grands œufs et développement direct.

Les jeunes *Eledone moschata* adoptent très vite, sinon immédiatement après l'éclosion, la vie benthique des adultes.

S'il existe une phase planctonique chez les Sépioles, elle est de toute façon de très courte durée.

Les formes benthiques n'ont de chances d'être répandues dans plusieurs océans que dans la mesure où leurs larves mènent une vie planctonique qui peut, au besoin, être prolongée au-delà de sa durée normale si des conditions défavorables au changement de mode de vie se manifestent.

Notons cependant qu'une espèce habitant les eaux chaudes de l'Atlantique oriental et occidental, *Pteroctopus tetracirrus*, a des œufs de grande taille.

Il est douteux que les jeunes puissent mener une existence pélagique prolongée.



## RÉSUMÉ

La première partie de notre travail comprend dix-huit monographies dont sept sont consacrées aux Octopodes et onze aux Décapodes. Toutes les espèces étudiées appartiennent à la faune benthique et nectonique.

L'importance des monographies n'est pas uniforme; elle diffère d'une espèce à l'autre, car elle est essentiellement sous la dépendance du matériel disponible.

Dans la mesure du possible, pour chaque espèce, nos recherches ont porté sur les points suivants : distribution géographique, habitat, distribution annuelle, croissance, âge et longévité, reproduction.

Toutes les questions ayant trait à la reproduction ont été particulièrement étudiées chez *Octopus vulgaris* dont nous avons obtenu régulièrement des pontes qui parviennent à éclore en aquarium.

*Eledone cirrosa*, par sa fréquence et sa période de ponte relativement limitée, nous a fourni un matériel de choix pour l'étude de la croissance.

La deuxième partie représente un essai de synthèse des résultats qui se sont dégagés des différentes monographies. Elle contient les chapitres suivants : reproduction, croissance, âge et longévité, migration, répartition. Elle se termine par un aperçu général de la faune teuthologique méditerranéenne.

### I. REPRODUCTION

La maturité sexuelle est atteinte relativement tard, à la fin de la première ou le plus souvent dans la seconde moitié de la vie. Les mâles mûrissent plus vite que les femelles. La maturation de leurs produits sexuels débute à la fois plus tôt et s'achève plus rapidement que chez ces dernières.

La maturation des gonades est réalisée grâce à un rythme endogène, rythme qui est réglé par des facteurs externes dont les plus importants sont la lumière et la température.

La longueur relative des spermatophores peut être considérée comme caractéristique d'une famille. Les spermatophores sont courts et nombreux chez les Architeuthacés, les Loliginidés et les Sépiidés. Ils sont au contraire longs et peu nombreux chez les Sépiolidés et surtout chez les Octopodidés. Une exception nous est toutefois offerte par *Eledone moschata*.

La taille des œufs est peu variable chez les Décapodes à l'intérieur d'un genre, d'une famille ou même d'une tribu. Les œufs sont grands chez les Sépiidés et les Sépiolidés, petits chez *Loligo*, *Alloteuthis* et les Architeuthacées. Chez les Octopodidés, leur taille est extrêmement variable; elle n'est utilisable, en aucun cas, pour une diagnose à un niveau systématique élevé.

Les Décapodes s'accouplent selon trois modes différents qui ont en commun un caractère plus ou moins agressif. Les spermatophores sont déposés sur la membrane buccale ou dans la cavité palléale. L'accouplement chez les Octopodes est un acte paisible. Les spermatophores sont déposés près de l'orifice génital.

Chez les Décapodes, les mâles ont des spermatophores en toutes saisons. Les femelles sont aptes à la reproduction, sinon toute l'année, au moins pendant huit à dix mois. Chez les Octopodidés et en particulier chez les espèces littorales, la période de ponte est plus limitée. La principale période de reproduction semble se situer pour la très grande majorité des Céphalopodes, au printemps et en été. La durée de la période de ponte est réglée par des facteurs internes et externes; le plus important parmi ces derniers est la durée quotidienne d'éclairement.

Chez la plupart des Céphalopodes méditerranéens, les lieux de ponte diffèrent de ceux habités par les animaux en-dehors de la saison de reproduction.

Des soins maternels existent chez de nombreux Octopodes. Les femelles des Décapodes par contre se désintéressent de leurs pontes.

A une température égale et pour une taille d'œufs comparable, le temps d'incubation est plus long chez les Octopodes que chez les Décapodes. Dans les deux groupes, à une température égale, le développement embryonnaire est plus long chez les espèces à grands œufs. Pour tous les Céphalopodes la durée du temps d'incubation dépend de la température.

Chez les Décapodes, les espèces pélagiques et nectoniques ont des œufs de petite taille et une phase larvaire planctonique plus ou moins étendue. Les espèces benthiques ont des œufs de grande taille, riches en vitellus; les jeunes animaux, ressemblant aux adultes, adoptent la vie benthique immédiatement après l'éclosion.

Les espèces à grands et à petits œufs sont répandues dans les eaux boréales et tropicales et aussi bien dans les eaux profondes que dans les eaux littorales.

Chez les Octopodes, et en particulier chez les Octopodidés, il n'existe pas de relation entre le mode de vie des adultes et la taille des œufs et par là le développement postembryonnaire. En effet, chez ce groupe où les espèces sont en grande majorité benthiques, on trouve des œufs de toutes les tailles. Les jeunes animaux nés à partir de grands œufs adoptent sans phase planctonique la vie benthique des adultes; ceux qui naissent de petits œufs passent par une phase transitoire planctonique.

Une phase postembryonnaire planctonique peut garantir à une espèce benthique une vaste répartition. La fixation des jeunes dès l'éclosion dans le biotope des adultes limite au contraire la répartition et contribue à l'isolement des races.

## 2. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

L'âge des Céphalopodes ne peut être déterminé que d'une manière indirecte et seulement à condition de connaître la période de ponte et la durée du temps d'incubation et de pouvoir séparer (méthode des diagrammes de fréquence de taille) les animaux des différentes années.

La croissance ne peut être suivie qu'à partir du moment où les animaux sont capturés dans les chaluts. Des observations directes concernant la première phase de la vie des Céphalopodes méditerranéens nous font défaut. Il semble cependant que la croissance initiale, celle des premières semaines après l'éclosion, soit très rapide.

Une seule espèce, *Eledone cirrosa*, a été capturée assez régulièrement et en assez grand nombre pour nous fournir des données suffisantes en ce qui concerne une étude détaillée de la croissance.

La croissance des Céphalopodes n'est pas du mode asymptotique, comme nous le suggérait la courbe de croissance d'*Eledone cirrosa* comprise entre le moment où les animaux sont capturés dans les chaluts (mars) et celui où ils se retirent pour pondre (juin-juillet de l'année suivante), c'est-à-dire pour une période de seize à dix-sept mois.

La croissance se fait par étapes. A une phase rapide, pendant laquelle se forment les produits sexuels, fait suite une phase de croissance ralentie correspondant à la période de maturation. Cette période se termine par la ponte et pour un bon nombre d'espèces par la mort. L'ensemble des deux périodes de croissance, celle qui est rapide et celle qui est ralentie peut durer en tout environ un an (Sépioles) ou près de deux ans (Élédones).

Chez les espèces qui se reproduisent une seconde fois, une deuxième phase de croissance accélérée débute après la ponte; la vitesse de cette deuxième phase est nettement inférieure à celle de la première période de croissance rapide. Chez les animaux dont la durée de vie est de trois ans ou plus, la croissance après la deuxième ponte devient de nouveau un peu plus rapide, mais sa vitesse n'atteint pas celle de la deuxième phase de croissance accélérée. Le taux de croissance, élevé pendant la première année, est sensiblement plus bas dans la seconde et devient très faible dès la troisième.

Les deux sexes croissent à la même vitesse pendant les premiers mois de leur existence. Vers la fin de la première période de croissance rapide, une différence de vitesse commence à se manifester. A partir de ce moment, le sexe qui atteint une taille plus importante, grandit un peu plus rapidement que l'autre.

Le principal facteur déterminant l'allure de la croissance est d'ordre interne : la croissance se trouve ralentie par le processus de maturation des produits sexuels.

### 3. MIGRATION

Les Céphalopodes nectoniques et benthiques de la Mer Catalane effectuent en grande partie des migrations verticales (bathiques) dont l'ampleur varie selon l'espèce. Les représentants atlantiques des mêmes espèces entreprennent à leur tour, soit des migrations bathiques, soit, le plus souvent, des migrations horizontales de direction Sud-Nord et Nord-Sud (*Loligo vulgaris*, *Sepia officinalis*, etc.).

Les migrations semblent avoir deux buts : celui de gagner les fonds où aura lieu la ponte et celui d'atteindre l'habitat des animaux qui constituent la nourriture.

Chez un bon nombre de Céphalopodes migrants de la Mer Catalane, on peut distinguer, d'une part les déplacements des animaux mûrs ou en état de maturation avancée et, d'autre part, ceux des animaux juvéniles. Les animaux mûrs viennent dans les eaux côtières au printemps, y pondent et les quittent en été ou en automne. Les jeunes animaux viennent passer l'été et l'automne dans les mêmes eaux côtières; ils se retirent à leur tour au début de l'hiver.

Parmi les animaux adultes qui pénètrent dans les eaux littorales au printemps, les plus grands arrivent les premiers, suivis à un intervalle plus ou moins long, des animaux de taille moyenne dont les gonades sont encore en développement.

Chez certaines espèces (*Loligo vulgaris* et surtout *Sepia officinalis* et *Octopus vulgaris*), un des sexes précède l'autre, alors que, chez d'autres espèces, mâles et femelles arrivent en même temps dans les eaux peu profondes. Ces dernières espèces, vivant le plus souvent en bancs, sont celles qui s'accouplent au cours de la migration, avant d'arriver à l'endroit de la ponte. Les premières, au contraire, ne s'accouplent que sur les lieux même de la ponte.

La migration est réglée par un rythme endogène. L'organisme est mis en état d'émigrer par une activité accrue de son système neuro-endocrinien. Ainsi sensibilisé, il réagit au moindre changement favorable des facteurs externes. Il est très probable que, chez les Céphalopodes, la glande optique, qui détermine également la maturation des gonades, est à la base de la régulation hormonale du cycle annuel et, par là, de la migration.

Parmi les facteurs externes déclenchant les migrations des Céphalopodes méditerranéens, nous pouvons exclure la température. Le facteur responsable est la quantité quotidienne d'éclairement.

L'orientation de la migration chez les Céphalopodes est très probablement optique.

#### 4. RÉPARTITION

Les Céphalopodes de la Mer Catalane habitent les étages inférieurs du système littoral et l'étage bathyal.

Chaque genre, ou tout au moins chaque famille, est représentée par ses différentes espèces à tous les étages.

Les fonds durs de l'étage infralittoral sont affectionnés par *Octopus vulgaris* et *Octopus macropus*; le dernier y semble inféodé.

Les sables fins terrigènes sont habités par *Sepiola affinis* et, pendant la période de ponte, par *Sepia officinalis*.

Les herbiers de Posidonies sont fréquentés par *Alloteuthis media* et habités, en exclusivité, par *Sepiola rondeleti* et *Sepietta obscura*. Tous les fonds de substrats meubles et en particulier la vase côtière, le sable côtier et le détritique du large, sont habités par un grand nombre de Céphalopodes. Quelques uns comme *Octopus vulgaris*, *Eledone moschata*, *Sepia officinalis*, ne descendent qu'exceptionnellement au-delà de l'isobathe de 100 mètres, rebord du plateau continental. Pour d'autres, la zone de contact entre le détritique du large et la vase côtière (80 à 90 mètres) constitue la limite supérieure de leur aire de répartition (*Octopus salutii*, *Sepia orbignyana*, mâles d'*Eledone cirrosa*).

Il en est finalement qui habitent indifféremment la vase côtière et le détritique du large et descendent en outre sur les fonds de vase profonde (*Sepia elegans*, *Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media*, *Illex illecebrosus coindetii*).

La partie supérieure de la vase du large, et en particulier le faciès de la *Funiculina quadrangularis*, est le biotope préféré de *Todaropsis eblanae*. Il est en outre fréquenté par *Illex coindetii* et *Loligo forbesi*. *Pteroctopus tetracirrhus*, *Bathypolypus sponsalis* et *Ommatostrephes sagittatus* habitent toute l'étendue de la vase du large; ils sont cependant plus abondants dans sa partie inférieure, qui est le faciès de l'*Isidella elongata*. Ces fonds à Isidelles sont le biotope exclusif de *Rossia caroli*, *Histioteuthis bonelliana* et *Callioteuthis meneghini*.

##### 5. APERÇU GÉNÉRAL DE LA FAUNE TEUTHOLOGIQUE MÉDITERRANÉENNE

Les Céphalopodes méditerranéens donnent des arguments ne faveur de la théorie selon laquelle la Méditerranée doit être considérée comme sous-province de la province Nord-Atlantique (S. EKMAN, 1953; J. M. PÉRÈS et J. PICARD, 1958, 1960). En effet, des cinquante-deux espèces méditerranéennes actuellement connues, neuf sont endémiques, quinze sont également répandues dans l'Atlantique Nord oriental, neuf se rencontrent en outre dans l'Atlantique Sud oriental. Trois espèces se trouvent des deux côtés de l'Atlantique, cinq sont communes à l'Atlantique oriental et à la région indo-pacifique et onze sont circumtropicales ou cosmopolites.

Huit des neuf espèces endémiques appartiennent à la faune benthique du littoral et des fonds supérieurs du bathyal. Une espèce est pélagique. Pour aucune de ces espèces, le seuil de Gibraltar ne peut agir directement comme barrière (profondeur).

Les Céphalopodes confinés à la Méditerranée et à l'Atlantique oriental (Nord et Sud), sont benthiques ou nectoniques. Les espèces répandues des deux côtés de l'Atlantique ou dans plusieurs océans mènent une vie pélagique. Il y a cependant parmi elles des formes franchement benthiques, mais elles sont caractérisées par un stade postembryonnaire planctonique de longue durée.

Ainsi s'achève la monographie que nous avons eu l'ambition de consacrer à la biologie des Céphalopodes méditerranéens et plus particulièrement à ceux de la Mer Catalane, biologie, qui pose, comme il fallait s'y attendre, des problèmes fort complexes.

Pour certains, nous avons dû nous borner, pour le moment, à émettre des hypothèses (lieux de ponte de plusieurs espèces et en particulier ceux d'*Eledone cirrosa* et d'*Eledone moschata*;

allure de croissance de la phase postembryonnaire chez *Eledone cirrosa*; orientation de la migration). Pour d'autres, nous apportons des résultats qui demandent à être confirmés et doivent être considérés, en conséquence, comme provisoires (durée de la phase planctonique chez plusieurs espèces et en particulier chez *Octopus vulgaris*; croissance chez toutes les espèces à l'exception d'*Eledone cirrosa*; facteurs internes et externes déterminant la migration). Mais nous sommes certaine d'avoir élucidé bien des points importants, d'une manière satisfaisante sinon définitive (problèmes de la reproduction à l'exception des points cités ci-dessus; croissance chez *Eledone cirrosa*; migrations des animaux adultes et juvéniles).

Nous souhaitons que notre travail remette en honneur cette Teuthologie méditerranéenne qui a eu, dans la première moitié du XIX<sup>e</sup> siècle, d'éminents précurseurs, et a donné lieu au début du XX<sup>e</sup> siècle, aux remarquables publications de A. NAEF.

Nous souhaitons aussi que notre étude, qui précise ou dévoile la biologie des Céphalopodes aux prises avec leur milieu, invite les chercheurs à se pencher sur le comportement de ces animaux qui, à bien des points de vue, sont, de tous les Invertébrés marins, de beaucoup les plus évolués.



## BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, W., 1933. — Notes sur les Céphalopodes. III. Les Céphalopodes du sud de la Mer du Nord. *Bull. Mus. Hist. nat. Belg.*, 9 (46): 1-45, 2 cartes.
- , 1937. — Résultats scientifiques des croisières du navire-école belge « Mercator ». I. *Cephalopoda*. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, (2) 9 : 43-82.
- , 1940. — Les races de la Seiche commune (*Sepia officinalis* Linné). *Bull. Soc. zool. France*, 65 : 125-131.
- , 1941. — Résultats scientifiques des croisières du navire-école belge « Mercator ». III. *Cephalopoda*. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg.*, (2) 21 : 83-162, 19 figs., 4 pls.
- , 1942. — Les Céphalopodes de la Mer Rouge. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 822 : 1-20.
- , 1951. — Les Céphalopodes de l'Institut Français d'Afrique Noire. *Bull. Inst. Français Afrique Noire*, 13 (3) : 771-787.
- , 1952. — Résultats scientifiques de l'Expédition océanographique belge dans les eaux africaines de l'Atlantique du Sud (1948-1949). 3 (3), Céphalopodes, 142 pp., 57 figs, pls. I-III.
- , 1959. — Les Céphalopodes de la Mer Rouge. *Mission Robert Ph. Dollfus en Égypte*. Résultats scientifiques, 3<sup>e</sup> partie, N° 28 : 125-192, 25 figs., 9 pls.
- , 1960a. — Les Céphalopodes de l'Institut Français d'Afrique Noire. *Bull. Inst. Français Afrique Noire*, 22 (2) : 465-511, 4 figs.
- , 1960b. — Cephalopoda from the Gulf of Aqaba. *Sea Fish. Res. Stat. Haifa*. Nr. 26. Contributions to the knowledge of the Red Sea, Nr. 16 : 1-26, 10 figs., 1 pl.
- ARISTOTE, 1811. — *Historia animalium*, III, Liv. V, Chap. 12 et 18.
- AUCAPITAINE, M. H., 1863. — Mollusques Céphalopodes observés sur le littoral de l'Algérie. *Rev. Zool.*, (2) 15 : 284-292.
- BAGGERMAN, B., 1957. — An experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Arch. Néerl. Zool.*, 12 (2) : 105-317, 21 figs.
- BATHAM, E. J., 1957. — Care off eggs by *Octopus maorum*. *Trans. Roy. Soc. New-Zeeland*, 84 (3) : 629-638, 5 figs.
- BERRY, S.S., 1913. — Some new Hawaiian Cephalopods. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 45 : 563-566.
- , 1914. — The Cephalopoda of the Hawaiian Islands. *Bull. Bur. Fish. Washington*, 32 : 257-362, 40 figs., pls. XLV-LV.
- , 1920. — Preliminary diagnoses of new Cephalopods from the Western Atlantic. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 58 : 293-300.

- BOONE, L., 1933. — Coelenterata, Echinodermata and Mollusca. Scientific results of cruises of the yachts « Eagle » and « Ara », 1921-1928. *Bull. Vanderbilt Mar. Mus. Huntingdon*, 4 : 165-198.
- BOTT, R., 1938. — Kopula und Eiablage von *Sepia officinalis*. *Zts. Morph. Oekol. Tiere*, 34 : 150-160, 11 figs.
- BOUGIS, P., GINAT, M. et RUIVO, M., 1956. — Recherches hydrologiques sur le golfe du Lion. *Vie et Milieu*, 7 (1) : 1-18, 15 figs.
- BOULIGAND, Y., 1961. — Le dispositif d'accrochage des œufs de *Sepia elegans* sur *Alcyonium palmatum*. *Vie et Milieu*, 12 (4) : 589-593, 2 figs.
- BOUXIN, J. et LEGENDRE, R., 1936. — La faune pélagique de l'Atlantique recueillie dans les estomacs de Germons au large du golfe de Gascogne. 2<sup>e</sup> partie. Céphalopodes. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, 16 (1) : 1-99, 21 figs.
- BRUUN, A. F., 1945. — Cephalopoda. *Zoology of Iceland*, 64 : 1-45.
- BÜNNING, E., 1958. — *Die physiologische Uhr*. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- CANTRAINED, F., 1841. — Malacologie méditerranéenne et littorale. *Nouv. Mém. Acad. Belg.*, 13 : 1-21.
- CARUS, J. V., 1890. — *Prodromus Faunae mediterraneae...* II. Stuttgart, 1889-1893 (Cephalopoda, 1890 : 445-462).
- CHUN, C., 1910. — Die Cephalopoden. 1. Teil : *Oegopsida*. *Wiss. Ergeb. Deutsche Tiefsee-Exp.*, 18 : 1-408, 33 figs., pls. I-LXI.
- , 1913. — Cephalopoda from the « Michael-Sars » North-Atlantic Deep-Sea Expedition 1910. *Rep. « Michael-Sars » N. Atl. Deep-Sea Exp.*, 3 : 1-21.
- CUÉNOT, L., 1917. — *Sepia officinalis* est une espèce en voie de dissociation. *Arch. Zool. exp. gén.*, 56 : 315-346, 4 figs.
- , 1927. — Contribution à la faune du bassin d'Arcachon. IX. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 24 : 269-282.
- , 1933. — La Seiche de la Méditerranée, étude sur la naissance d'une espèce. *Arch. Zool. exp. gén.*, 75 : 319-330, 1 fig.
- DAUTZENBERG, P. et FISCHER, P. H., 1925. — Les Mollusques marins du Finistère. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 3 : 1-180.
- DEGNER, E., 1925. — Cephalopoda. *Rep. Dan. Oceanogr. Exp. 1908-1910 to the Mediterranean and the adjacent Seas*, 2, C (1) : 1-94, 52 figs.
- DELLE CHIAJE, S., 1829. — *Memoria sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli*. I-IV. Napoli.
- , 1841. — *Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore*. I. Molluschi Cefalopodi e Pteropodi, 84 pp., Napoli.
- DESBROSSES, P., 1938. — Céphalopodes pêchés au cours de la cinquième croisière. *Rev. Trav. Pêches marit. Paris*, 11 (3) : 335-347, 9 figs.
- DIEUZEIDE, R., 1950. — La faune du fond chalutable de la baie de Castiglione. *Stat. Aquicult. Pêche Castiglione*, N.S. 2 : 9-86, 6 figs.
- , 1955. — Recherches sur les fonds chalutables de la région d'Alger. *Ibid.*, N.S. 7 : 7-86, 15 figs., 2 cartes.
- DIEUZEIDE, R. et ROLAND, J., 1957. — Prospections des fonds chalutables des côtes algériennes. Recherches de nouvelles zones. (Années 1956-1957). *Ibid.*, N. S. 9 : 11-31, 3 cartes.

- DIGBY, B., 1949. — Cephalopods from local waters at the University of Istanbul. *Nature*, **163**, Nr. 4141 : 411-412.
- DRACH, P., 1947. — Rapport général sur l'endocrinologie des Crustacés. *Colloques internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*. 4. Endocrinologie des Arthropodes. Paris.
- DREW, G.A., 1911. — Sexual activities of the Squid, *Loligo pealii* (Les.). I. Copulation, egg-laying and fertilization. *Journ. Morph.*, **22** : 327-359, pls. I-IV.
- , 1919. — Sexual activities of the Squid, *Loligo pealii* (Les.). II. The spermatophore, its structure, ejaculation and formation. *Ibid.*, **32** : 379-415, pls. I-VI.
- EKMAN, S., 1953. — *Zoogeography of the Sea*. Sedgwick and Jackson, London, 417 pp., 121 figs.
- FICALBI, E., 1902. — *Doratopsis vermicularis*, larva di *Chiroteuthis veranyi*. *Monit. Zool. Ital.*, **13** : 37-39.
- FIELDS, W. G., 1950. — A preliminary report on the fishery and on the biology of the Squid, *Loligo opalescens*. *Calif. Fish Game*, **36** : 366-377, 5 figs.
- FISCHER, P., 1867. — Catalogue des Nudibranches et Céphalopodes des côtes océaniques de la France. *Journ. Conch. Paris*, **15** : 5-15.
- FISCHER, P., 1869. — Catalogue des Nudibranches et Céphalopodes des côtes océaniques de la France. I. suppl. *Journ. Conch. Paris*, **17** : 1-10.
- FISCHER, P. et H., 1892. — Diagnoses d'espèces nouvelles de Mollusques Céphalopodes. *Journ. Conch. Paris*, **40** : 297-300.
- FISCHER, H. et JOUBIN, L., 1906. — *Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman »*. Zoologie, **8** : 313-353, 8 figs., pls. xxii-xxv.
- FISHER, W. K., 1923. — Brooding habits of a Cephalopod. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (9) **12** : 147-149.
- FONTAINE, M., 1954. — Du déterminisme physiologique des migrations. *Biol. Rev.*, **29** (4) : 390-418.
- FORBES, E. et HANLEY, S., 1852. — *A history of the British Mollusca and their shells*. 4. London.
- FORT, G., 1937a. — Notes sur les espèces françaises du genre *Eledone*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **71** : 309-314.
- , 1937b. — Le spermatophore des Céphalopodes. Étude du spermatophore d'*Eledone cirrosa* (Lamarck, 1799). *Bull. Biol. France Belg.*, **71** (3) : 357-373, pl. xv.
- , 1941a. — Le spermatophore des Céphalopodes. Étude du spermatophore d'*Eledone moschata*. *Ibid.*, **75** (3) : 249-256, 2 figs.
- , 1941b. — *Eledone* Leach et *Acantheledone* n. g., deux genres fondés sur la structure des spermatophores (Moll. Céphalopodes). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **212** : 724-726.
- FRASER ROWELL, C. H. et WELLS, M.-J., 1961. — Retinal orientation and the discrimination of polarized light by Octopuses. *Jour. Exp. Biol.*, **38** (4) : 827-831.
- GARSTANG, W. A., 1900. — The plague of Octopus in the south coast and its effect on the Crab and the Lobster Fisheries. *J. Mar. Biol. Ass. N.S.*, **6** : 260-273.
- GHIRARDELLI, E., 1950. — Ulteriori osservazioni su *Sepia officinalis* del Medio Adriatico. *Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol.*, **5** (2) : 180-201, 6 figs.

- GILLESPIE, A. S., 1953. — An incursion of the flying squid *Ommatostrephes sagittatus* on the east coast of Scotland. *Norihw. Nat.*, N.S., 1 (3) : 384-387.
- GIRARD, A. A., 1889. — Nota sobre os Cephalopodes de Portugal. *Journ. Sci. Math. Phys. Nat.*, (2) 3 : 200-205.
- , 1890. — Révision des Céphalopodes du Muséum de Lisbonne. *Ibid.*, 4 : 233-268.
- , 1892. — Les Céphalopodes des îles Açores et de l'île de Madère. *Ibid.*, 6 : 210-220.
- GRAEFFE, E., 1902. — Übersicht der Fauna des Golfes von Triest. VI. *Arb. Zool. Inst. Wien und Zool. Stat. Triest*, 14 : 89-136.
- GRAVELY, F. H., 1908. — Notes on the spawning of *Eledone* and the occurrence of *Eledone* with suckers in double rows. *Mem. Manchester Lit. Phil. Soc.*, 53 (4) : 1-14, 2 pls.
- GRAY, J. E., 1849. — *A Catalogue of the Mollusca of the British Museum. I. Cephalopoda antepedia*. London.
- GRIEG, J. A., 1933. — Cephalopoda from the west coast of Norway. *Bergens Mus. Aarberg*, 1 (4) : 1-19, 1 fig., pls. I-IV.
- GRIMPE, G., 1922. — Systematische Übersicht der europäischen Cephalopoden. *Sitzber. natf. Ges. Leipzig*, 9 : 36-52.
- , 1925. — Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. *Zool. Inst. Univ. Leipzig*, 16, et *Wiss. Meeresunt. Kiel*, N.F. 16, 3 (1) : 1-124, 34 figs, 1 pl.
- , 1926. — Biologische Beobachtungen an *Sepia officinalis*. *Verh. D. Zool. Ges.*, 31 : 148-153 (Suppl. *Zool. Anz.*
- , 1928. — Pflege, Zucht und Behandlung von Cephalopoden. *Aberhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethode*, Abt. 9, Teil 5 (3) : 331.
- GRUVEL, A., 1926. — L'industrie des pêches sur les côtes tunisiennes. *Stat. Océanogr. Salammbô*, Bull. Nr. 4.
- , 1931. — *Les états de Syrie*. Paris.
- , 1936. — Contribution à l'étude de la bionomie générale et de l'exploitation de la faune du canal de Suez. *Mém. Inst. Égypte*, 29 : 183-187.
- HAECKER, V., 1904. — Bericht über die Tripyleen-Ausbeute der Deutschen Tiefsee-Expedition. *Verh. D. Zool. Ges.*, 14.
- HASLER, A. D., 1956. — Perception of pathways by Fishes in migration. *Quart. Rev. Biol.*, 31 (3) : 200-209, 1 fig.
- HELDT, H. I., 1948. — Observations sur une ponte d'*Octopus vulgaris*. *Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie*, 1 (2) : 87-90, 1 pl.
- HERTLING, H., 1929. — Mitteilungen über *Ommatostrephes sagittatus* und *Loligo vulgaris* in der Nordsee. *Zool. Anz.*, 80 : 319-323.
- , 1936. — Mitteilungen über *Todaropsis eblanae*, *Octopus vulgaris* und *Eledone cirrosa* aus der Nordsee. *Ibid.*, 114 (11/12) : 289-296.
- HOYLE, W. E., 1902. — British Cephalopoda, their nomenclature and classification. *Journ. Conch. London*, 10 : 197-206.
- ISGROVE, A., 1909. — *Liverpool Mar. Biol. Comm. Memoir*, 18 : *Eledone*, 105 pp., 7 figs., 10 pls.
- ISSEL, R., 1931. — La biologia del fondo a « Scampi » nel Mare Ligure. III. Cefalopodi e Pesci. *Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Genova*, 11 (42) : 1-8.

- JAECKEL, S., 1948. — Zur Cephalopodenfauna der Nordsee und westlichen Ostsee. *Verhandl. D. Zoologen, Kiel* : 204-213.
- , 1958. — *Die Tierwelt der Nord und Ostsee*. Lief. 37, Teil 9 b 3, Cephalopoden : 479-723, 79 figs.
- JATTA, G., 1896. — Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 23.
- JECKLIN, L., 1934. — Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden. *Rev. Suisse Zool.*, 41 : 593-693, 22 figs.
- JEFFREYS, J. G., 1869. — *British Conchology*, 5, London.
- JOUBIN, L., 1888. — Sur la ponte de l'Élédone et de la Seiche. *Arch. Zool. exp. gén.*, (2) 6 : 155-162, 1 fig.
- , 1894. — Note préliminaire sur les Céphalopodes provenant des Campagnes du yacht «Hirondelle». *Mém. Soc. Zool. France*, 7 : 211-215.
- , 1900. — Céphalopodes provenant des Campagnes de la «Princesse Alice». *Rés. Camp. Sci. Monaco*, 17 : 1-135, pls. 1-xv.
- , 1902a. — Révision des Sépiolidés. *Mém. Soc. Zool. France*, 15 : 80-145, 38 figs.
- , 1902b. — Observations sur divers Céphalopodes. 6<sup>e</sup> Note. Sur une nouvelle espèce du genre *Rossia*. *Bull. Soc. Zool. France*, 27 : 138-143, 2 figs.
- , 1920. — Les Céphalopodes provenant des Campagnes de la «Princesse Alice» (1898-1916). *Rés. Camp. Sci. Monaco*, 54 : 1-95, pls. 1-xvi.
- , 1935. — Sur les Céphalopodes planctoniques de l'Océan Atlantique (Croisières du «Dana» 1921-1922). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 200 : 1896-1898.
- , 1937. — Les Octopodes de la Croisière du «Dana» (1921-1922). *Dana-Report*, 11, 49 pp, 53 figs.
- JOUBIN, L. et ROBSON, G. C., 1929. — On a new species of *Macrotritopus* obtained by Dr. J. Schmidt's Dana Expedition, with remarks on the genus. *Proc. Zool. Soc. London*, Pt. 1 : 89-94, 1 fig.
- KARLOVAC, O., 1959. — Exploration of fish stock and edible invertebrata carried out by trawling in the open Adriatic. *Inst. Oceanogr. Rib. Split. Izvjesca-Reports*, 5 (1) : 1-201, 2 cartes.
- KERNEIS, A., 1960. — Contribution à l'étude faunistique et écologique des herbiers de Posidonies de la région de Banyuls. *Vie et Milieu*, 11 (2) : 145-187, 15 figs.
- KOJIMA, S., 1955. — A study of fishing condition for Squid, *Ommastrephes sloani pacificus* in waters off Oki Islands. I. The relationship between the meteorological factors and the hauls of fixed nets. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 21 (4) : 208-213 (en japonais, avec résumé anglais).
- , 1956. — II. Relationship between the meteorological factors, these of the moon and the squid catch. *Ibid.*, 22 (3) : 145-150.
- , 1959. — III. The influence of superficial currents on the formation of fishing areas. *Ibid.*, 25 (4) : 249-258.
- KOLLMANN, J., 1877. — Die Cephalopoden in der Station des Dr. Dohrn. *Zts. Wiss. Zool.*, 27 : 1-23.
- KOLOMBATOVIC, G., 1890. — *O Meci (Mollusca Cephalopoda Dibranchiata) pomorskog okruzja Spljeta u Dalmaciji*. Spalato.
- , 1900. — *Druge Zoologiske Vijesti iz Dalmaciji*. Spalato.

- KORSCHULT, E., 1893. — Über den Laich und die Embryonen von *Eledone*. *Sitzber. Ges. Naturf. Berlin*, 2 : 68-73, 2 figs.
- KRISTENSEN, J., 1959. — The coastal waters of the Netherlands as an environment of Molluscan life. *Basteria*, 23, Suppl. : 18-55, 1 carte.
- LAFONT, A., 1868. — Journal d'observations faites sur les animaux marins du bassin d'Arcachon pendant les années 1866 — 1868. *Act. Acad. Sci. Bordeaux*, 30 : 630.
- , 1869. — Notes sur une nouvelle espèce de *Sepia* des côtes de France. *Journ. Conch. Paris*, 17 : 11-14.
- , 1871. — Note pour servir à la faune de la Gironde contenant la liste des animaux dont la présence a été constatée à Arcachon pendant les années 1869-1870. *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, 28 : 273.
- LANE F. W., 1957. — *Kingdom of the Octopus*. Jarrolds, London, 287 pp., 13 figs., 48 pls., 4 pls. couleurs.
- LEE, H. 1875. — The Octopus or the « Devil-Fish » of fiction and of fact. *Brighton Aquarium Notes*, London, 15 : 1-114.
- LO BIANCO, S., 1903. — Le pesce abissali eseguite di F. A. Krupp col yacht « Puritan » nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 16 : 109-279.
- , 1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli. *Ibid.*, 19 : 513-761.
- LOCARD, A., 1886. — *Catalogue général des Mollusques vivants de France*. Paris et Lyon.
- LÖNNBERG, A., 1891. — Oversigt öfver Sveriges Cephalopoder. *Bihang K. Svenska Vet. Acad. Handl.*, (4) 17 (6) : 1-41.
- LOVEN, S., 1845. — Malacologiska notiser. (Om nordiska Cephalopoder). *Öfvers. Kongl. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm* : 120-123.
- LOZANO Y REY., 1905. — Cefalopodos de Catalonia y Baleares. *Rev. Real Acad. Cien. Exac. Fis. Nat.*, 3 (2) : 159-221.
- MAC GINITIE, G. A. et MAC GINITIE, N., 1949. — *Natural History of marine animals*. Mac Graw-Hill Book Company, New York, 473 pp., 282 figs.
- MAC GOWAN, J. A., 1954. — Observations on the sexual behaviour and spawning of the Squid, *Loligo opalescens*, at La Jolla. *Calif. Fish Game*, 40 (1) : 47-54, 5 figs.
- MAGAZ, J., 1934. — Catalogo provisional de los Moluscos Cefalopodos vivientes en las costas de la Peninsula Iberica y Baleares. *Inst. Esp. Oceanogr. Notas Resum.*, (2) 82 : 1-53.
- MAKING, G. F., 1942. — Contribution to the knowledge of the behaviour of the Oyster-catcher (*Haematopus ostralegus*). *Ardea*, 32 : 23.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1961. — La migration de quelques Céphalopodes méditerranéens. *C.I.E.S.M.M. Rapp. Procès-Verb. Réun.*, 16 (2) : 299-304.
- MARCHAND, W., 1913. — Studien über Cephalopoden. II. Über die Spermatothoren. *Zoologica*, 26 (67<sup>1</sup>) Festschrift C. Chun. : 171-200, pls. XX-XXIII.
- MARSHALL, N. B., 1954. — *Aspects of Deep-Sea Biology*. London, 359 pp., 12 figs.
- MASSY, A., 1909. — The Cephalopoda Dibranchiata of the coasts of Ireland. *Fish. Ireland Sci. Invest.*, 1, 1907 : 1-39, 3 pls.

- , 1928. — The Cephalopoda of the Irish Coast. *Proc. Roy. Sci. Acad.*, **38**, B (2) : 25-37.
- MILNE-EDWARDS, M. H., 1842. — Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacés des côtes de la France. *Ann. Sci. Nat.*, (2) **18**.
- MONTALENTI, G. et VITAGLIANO, G., 1946. — Ricerche sul differenziamento dei sessi negli embrioni di *Sepia officinalis*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **20** (1) : 1-18.
- MONTICELLI, F. S., 1921. — Della particolare maniera d'incubazione delle uova da parte dell'*Octopus vulgaris*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **3** : 187-190.
- MOODY, M. F., 1962. — Evidence for the intraocular discrimination of vertically and horizontally polarized light by Octopus. *Journ. Exp. Biol.*, **39** (1) : 21-30.
- MOODY, M. F. et PARRISS, J. R., 1960. — The visual system of Octopus. (2). The discrimination of polarized light by Octopus. *Nature*, London, **186** : 839-840.
- , 1961. — The discrimination of polarized light by Octopus : a behavioural and morphological study. *Ztsch. vergl. Physiol.*, **44** : 268-291.
- MOORE, H. B., 1937. — Marine Fauna of the Isle of Man. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **50** : 1-293.
- MORALES, E., 1955. — Contribucion al conocimiento de la biologia de *Eledone aldrovandi* (Rafin). I. *Invest. Pesq.*, **1** : 31-57, 9 figs.
- , 1958a. — Nota sobre la morfologia del aparato genital de *Eledone aldrovandi* (Rafin.) = *Eledone cirrhosa* (Lamarck). *C.I.E.S.M.M. Rapp. Procès-Verb. Réun.*, **14** : 389-394, 2 figs.
- , 1958b. — Cefalopodos de Catalonia. I. *Invest. Pesq.*, **11** : 3-32, 5 figs.
- , 1960. — Zonas y epoca de puesta de *Eledone cirrosa* Lmck. en el sector de Blanes. *Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat. Sec. Biol.*, **58** (2) : 301-310.
- NAEF, A., 1912. — Teuthologische Notizen. Nr. 1-6. *Zool. Anz.*, **39** : 241, 262, 741. Nr. 7-12. *Ibid.*, **40** : 78, 194, 324.
- , 1916. — Uber neue Sepioliden aus dem Golf von Neapel. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **1** : 1-10.
- , 1921. — Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, **22** : 527-542.
- , 1923. — Die Cephalopoden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, **35**, 1. Teil, I. Systematik.
- , 1928. — 1. Teil, II. Embryologie.
- NICHOLS, A. R., 1900. — A list of marine Mollusca of Ireland. *Proc. Roy. Irish Acad.*, **5** : 477-662.
- NIELSEN, E., 1930. — Cephalopoda. *Zoology of the Faroes*, **56**.
- NINNI, A. P., 1884. — Catalogo dei Cefalopodi dibranchiati osservati nell'Adriatico. *Atti Soc. Veneto-Trent. Sci. Nat. Padova*, **9** : 159-174.
- NOBRE, A., 1932. — *Moluscos marinhos de Portugal*. I. Porto.
- NORMAN, A. M., 1890. — Revision of British Mollusca (Cephalopoda). *Ann. Mag. nat. Hist.*, (6) **5/6** : 452-484.

- NORDGAARD, O., 1923. — The Cephalopoda Dibranchiata observed outside and in the Trondhjemsfjord. *Kgl. Norske. Vidensk. Selsk. Skrift*, 5 : 1-14.
- OORDT, G. J. van, 1938. — The spermatheca of *Loligo vulgaris*. I. Structure of the spermatheca and function of its unicellular glands. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, 80 : 593-599.
- ORELLI, M. von, 1962. — Die Übertragung der Spermatophore von *Octopus* und *Eledone* (Cephalopoda). *Rev. Suisse Zool.*, 69 (5) : 93-202, 1 pl.
- PELSENEER, P., 1933. — La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains Mollusques. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 64 : 103.
- PÉRÈS, J. M., 1961. — Océanographie biologique et biologie marine. I. La vie benthique. Presses Universitaires de France, Paris, 541 pp., 35 figs.
- PÉRÈS, J. M. et PICARD, J., 1958. — Manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Gap, 122 pp., 8 figs.  
—, 1960. — Origine, distribution et modifications récentes du peuplement de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 33 (20) : 29-33.
- PFEFFER, G., 1908. — Cephalopoden. *Nord. Plankton*, 4 : 9-116, 120 figs.
- PHILIPPI, R. A., 1844. — *Fauna Molluscorum viventium et in tellure tertiana fossilium utriusque Siciliae*. Halle : 201-203.
- PICKFORD, G. E., 1945. — Le Poulpe américain. A Study of littoral Octopoda of the western Atlantic. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.*, 36 : 701-782, pls. I-XIV.  
—, 1946a. — A review of the littoral Octopoda from central and western Atlantic stations in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (11) 13 : 412-429, 1 fig.  
—, 1946b. — *Vampyroteuthis infernalis* Chun, an archaic Dibranchiate Cephalopod. I. Natural History and distribution. *Dana-Report*, 29 : 1-40, 8 figs.  
—, 1949a. — II. External anatomy. *Dana-Report*, 32 : 1-142, 75 figs.  
—, 1949b. — The *Octopus bimaculatus* problem : a study of sibling species. *Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 (4) : 1-66, 25 figs.  
—, 1950. — A note on the eggs of *Octopus vulgaris* from the western Atlantic : the identity of Tandy's eggs from the Dry Tortugas. *Proc. Malac. Soc. London*, 28 (2/3) : 88-92, 3 figs.
- Plymouth marine Fauna, 1931.
- PORTMANN, A., 1926. — Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris*. *Zts. Morph. Oekol. Tiere*, 5 (3) : 406-423, 9 figs.  
—, 1933. — Observations sur la vie embryonnaire de la Pieuvre *Octopus vulgaris* (Lam.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 76 (1) : 24-36, 7 figs.  
—, 1937. — Die Lageveränderungen der Embryonen von *Eledone* und *Tremoctopus*. *Rev. Suisse Zool.*, 44 : 359-361.
- PORTMANN, A. et BIDDER, A. M., 1928. — Yolk-absorption and the function of the embryonic liver and pancreas. *Quart. Journ. Micr. Sci.*, 72 (2) : 301-324.
- POSSELT, H. J., 1889. — Cephalopoda. *Vid. Udbytte Kanonb. « Hauch » Togter*, Kopenhagen : 137-145.

- PRUVOT, G., 1895. — Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Arch. Zool. exp. gén.*, (3) 3 : 629-658, pl. xxx.
- RACOVITZA, E. G., 1894a. — Sur l'accouplement de quelques Céphalopodes, *Sepiola rondeleti* (Leach), *Rossia macrosoma* (D. Ch.) et *Octopus vulgaris* (Lam.). *C.R. Acad. Sci., Paris*, 118 : 722-724.
- , 1894b. — Notes de biologie. I. Accouplement et fécondation chez *Octopus vulgaris*. *Arch. Zool. exp. gén.*, (3) 2 : 23-49, 5 figs.
- , 1894c. — Notes de biologie. III. Mœurs et reproduction de la *Rossia macrosoma* (D. Ch.). *Ibid.* : 491-539, 6 figs., pls. XIX-XXI.
- RAJA, M., 1935. — Ricerche sull'accrescimento postembrionale del *Loligo vulgaris* Lam. *Arch. Zool. Torino*, 21 : 447-501.
- REES, W. J., 1950. — The distribution of *Octopus vulgaris* in British waters. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 29 : 361-378, 3 figs., 3 pls.
- , 1952. — Octopuses in the Channel. *New Biology*, 12 : 58-67.
- , 1954. — The *Macrotritopus* problem. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 2 (4) : 67-100, 17 figs., pl. III.
- , 1955. — Note on the distribution of Cephalopods in the Eastern Mediterranean. *Journ. Conch. London*, 95 : 83-85.
- , 1956a. — The *Macrotritopus* problem. *Proc. XIV Intern. Congress Zool. Copenhagen*, 1953 : 509.
- , 1956b. — Notes on the european species of *Eledone* with special references to eggs and larvae. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 3 (6) : 283-292, 4 figs., pls. IX-X.
- REES, W. J. et LUMBY, J. R., 1954. — The abundance of *Octopus* in the English Channel. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 33 (2) : 515-536, 5 figs.
- REES, W. J. et MAUL, G. E., 1956. — The Cephalopoda of Madeira. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 3 (6) : 259-281.
- RISSE, A., 1826. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes. Paris.
- ROBSON, G. C., 1921. — On the Cephalopoda obtained by the Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905. *Trans Linn. Soc. Zool.*, 17 (4) : 429-442, 6 figs.
- , 1924. — On the Cephalopoda obtained in South African waters by Dr. J. D. F. Gilchrist in 1920-1921. *Proc. Zool. Soc. London* : 589-686, 51 figs.
- , 1926. — Cephalopoda from north-west african waters and the Biscayan region. *Bull. Soc. Sci. nat. Maroc*, 6 (7-8) : 158-195, 17 figs.
- , 1929a. — Notes on the Cephalopoda. VII. On *Macrotritopus* Grimpe with a description of a new species. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (10) 3 : 311-313.
- , 1929b. — Notes on the Cephalopoda. VIII. The genera and subgenera of *Octopodinae* and *Bathypolypodinae*. *Ibid.* : 607-608.
- , 1929c. — Notes on the Cephalopoda. IX. Remarks on atlantic *Octopoda*. *Ibid.* : 609.

- , 1929d, — *A Monograph of recent Cephalopoda*. Part I. *Octopodinae*. London, 236 pp., 89 figs.
- , 1932. — *A Monograph of recent Cephalopoda*. Part II. The *Octopoda* (excl. the *Octopodinae*). London. 359 pp., 79 figs.
- ROSSI, L., 1958. — Contributo allo studio della fauna di profondità vivente presso la riviera ligure di Levante. *Doriana*, suppl. *Ann. Mus. Civ. Storia Nat. « Doria »*, Genova, 2 (92) : 1-13, 2 figs.
- RUDOLPH, H., 1932. — Die Sepioliden der Adria. *Zool. Anz.*, 101 : 112-120, 2 figs.
- RULLIER, F., 1953. — Répartition et reproduction d'*Octopus vulgaris* dans les eaux françaises. *Bull. Lab. Dinard*, 39 : 22-33, 3 figs.
- RUSSELL, E.S., 1909. — Preliminary notice of the Cephalopoda collected by the Fishery Cruiser « Goldseeker », 1903-1908. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8) 3 : 446-465.
- , 1922. — Report on the Cephalopoda collected by the Research Steamer « Goldseeker » during the years 1903-1908. *Scotland Sci. Invest.*, 3 : 1-45, 22 figs., 2 cartes.
- RUSSO, A., 1926. — Studi sulla pesca nel Golfo di Catania. *Boll. Pesca Piscicult. Idrobiol.*, 2 (3) : 3-47.
- SARS, G. O., 1878. — *Bidrag til Kundskaben om Norges ariske Fauna*. I. Mollusca regionis arcticae norvegiae. Christiania. (Céphalopodes : 330-340, 366, 386, 388, 390-391, 404).
- SASAKI, M., 1920. — Report on the Cephalopods collected during 1906 by the United States Bureau of Fisheries Steamer « Albatross » in the northwestern Pacific. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 57 : 163-203, pls. XXI-XXVI.
- , 1921. — On the life history of an economic cuttlefish of Japan, *Ommastrephes sloani pacificus*. *Trans. Wagner Free Inst.*, 9 (2) : 1-25, 9 figs.
- , 1929. — A Monograph of the dibranchiate Cephalopods of the Japanese and adjacent waters. *Journ. Coll. Agric. Hokkaido Imp. Univ.*, 20, suppl. : 357 pp., 159 figs., pls. I-XXX.
- SOEDA, J. 1950. — The migration of the Squid *Surume-ika*, *Ommastrephes sloani pacificus* Steenstrup in the coastal waters of Japan. *Sci. Papers Hokkaido Fish. Inst.*, 4.
- SQUIRES, H. J., 1957. — Squid, *Illex illecebrosus* (Le Sueur), in the Newfoundland fishing area. *Journ. Fish. Res. Board Canada*, 14 (5) : 693-728, 20 figs.
- STEENSTRUP, J., 1849. — Meddelelse om tvende Kjaempestore Blaeksprutter opdrevne 1639 og 1790 ved Islands Kyst, og om hogle andre nordiske Dyr. *Forh. Skand. Naturforsk. V. Møde*, (1847), Kopenhagen : 950-957.
- , 1850. — Uber nordische Cephalopoden. *Froriep's Tagesber. Fortschr. Nat. Heilk.*, Nr. 128 : 192. *Ibid.*, Nr. 130 : 196-199.
- , 1880. — De Ommatostrephagtige Blaeksprutters indbyrdes Forhold. *Overs. K. D. Vidensk. Selsk. Forhandl. Kopenhagen* : 73-109, pl. III.
- , 1887. — Notae Teuth. VI. Species generis Sepiolae Maris Mediterranei. *Ibid.* : 47-66.
- STEPHEN, A. C., 1944. — The Cephalopoda of Scottish and adjacent waters. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 61 (1) N° 9 : 247-270, 14 figs.

- , 1953. — Rare Invertebrates recently found in the Scottish area. *Scot. Nat.*, **65** : 120-121.
- STIEVE, H., 1961. — Sinnesphysiologische Betrachtungen über die Orientierung der Meerestiere bei ihren Wanderungen. *Helgol. Wiss. Meeresunt.*, **8** (1) : 153-166.
- STOSSICH, M. von, 1880. — Prospetto della fauna del Mare Adriatico. *Boll. Soc. Adriat. Sci. Nat.*, **5** : 157.
- TARGIONI-TOZZETTI, A., 1869. — Commentario sui Cefalopodi mediterranei del R. Museo di Firenze. *Boll. Malac. Ital. Ann. Pisa*, **2** : 1-67.
- TESCH, J. J., 1908. — Bijdragen tot de Fauna der Zuidelijke Noordzee. III. Cephalopoda ten Deele verzamelt met de « Wodan ». *Jaarb. Rijksinst. Onderz. Zee* : 3-24.
- THIELE, J., 1915. — In Chun, *Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition*, **18** (2) : 409-552, pls. LXII-XCV.
- , 1934. — *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*. 3 Jena. Cephalopoden : 948-995, 25 figs.
- THORE, S., 1949. — Investigations to the « Dana » Octopoda. I. *Dana-Report*, **33** : 1-85, 69 figs.
- THORSON, G., 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates, with special references to the planctonic larvae in the Sound (Oresund). *Medd. Komm. Danmarks Fisk. Havundersog Ser. Plancton*, **4** : 523 pp., 199 figs.
- , 1948. — Le rapport entre la reproduction et le développement larvaire et la distribution géographique chez les Invertébrés marins. XIII. *Congrès Intern. Zool. Paris*, Rapp. Sect., **4**.
- , 1950. — Reproductive and larval ecology of Invertebrates *Biol. Rev.*, **25** (1) : 1-45, 6 figs.
- TINBERGEN, L., 1939. — Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. Néerl. Zool.*, **3** : 323-364, 23 figs.
- TINBERGEN, L. et VERWEY, J., 1945. — Zur Biologie von *Loligo vulgaris*. *Arch. Néerl. Zool.*, **7** (1-2) : 213-286, 19 figs.
- TROSCHEL, H., 1857. — Bemerkungen über die Cephalopoden von Messina. *Arch. Naturges.*, **23** : 47-76.
- VÉRANY, J.-B., 1837. — Mémoire sur six nouvelles espèces de Céphalopodes trouvées dans la Méditerranée à Nice. *Mém. Acad. Sci. Torino*, (2) **1** : 91-98.
- , 1851. — *Mollusques méditerranéens observés, décrits, figurés et chromolithographiés d'après le vivant*. I. Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes. 132 pp., 41 pls.
- VERRIL, A. E., 1881. — The Cephalopods of the north-eastern coast of America. II. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.*, **5** : 177-446, pls. XXVI-LVI.
- , 1882. — Report on the Cephalopods of the north-eastern coast of America. *U.S. Comm. Fish Fisheries Report 1879* : 211-455, pls. I-XLV.
- , 1884. — Second 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. Connect. Acad. Arts Sci.*, **6** : 139-294, pls. XXVIII-XXXII.

- VERWEY, J., 1958. — Orientation in migration of marine animals and a comparison with that of other migrants. *Arch. Néerl. Zool.*, **13**, 1. suppl. : 418-445.
- , 1960. — Über die Orientierung wandernder Meerestiere. *Helgoländ. wissenschaftl. Meeresunt.*, **7** (2) : 51-58.
- VEVERS, H. G., 1961. — Observations on the laying and hatching of *Octopus* eggs in the Society's Aquarium. *Proc. Zool. Soc. London*, **137** (2) : 311-315.
- VIRABHADRA RAO, K., 1954. — Biology and fishery of the palk-bay squid, *Sepioteuthis arctipinnis* Gould. *Indian Journ. Fish.*, **1** : 37-66, 6 figs., 1 pl.
- VOSS, G. L., 1951. — A first record of the Cephalopod *Scaevurgus uniccirrhus* from the western Atlantic. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, **1** (1) : 64-71, 3 figs.
- , 1953. — A new family, genus and species of myopsid squid, from the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, **2** (4) : 602-609, 18 figs.
- , 1954. — Cephalopoda of the Gulf of Mexico. *Bull. Fish. U.S.*, **89** : 475-478.
- , 1955. — The Cephalopoda obtained by the Havard Havana-Expedition off the Coast of Cuba in 1938-1939. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, **5** (2) : 81-115, 5 figs.
- 1956a. — A review of the Cephalopods of the Gulf of Mexico. *Ibid.*, **6** (2) : 85-178, 18 figs.
- , 1956b. — A checklist of the Cephalopods of Florida. *Quart. Journ. Florida Acad. Sci.*, **19** (4) : 274-282.
- WELLS, J. M., 1958. — Factors affecting reactions to *Mysis* by newly hatched *Sepia*. *Behaviour*, **13** (1-2) : 96-111, 4 figs.
- WELLS, J. M. et WELLS, J., 1959. — Hormonal control in sexual maturity in *Octopus*. *Journ. Exp. Biol.*, **36** (1) : 1-33, 13 figs.
- WILLIAM, L. W., 1909. — *The anatomy of the common Squid, Loligo pealii* Le Sueur. Leiden : 92 pp., 16 figs., pls. I-III.
- WIRZ, K., 1954. — *Bathypolypus sponsalis* (P. et H. Fischer), Céphalopode nouveau pour la Méditerranée. *Vie et Milieu*, suppl. 3 : 139-154, 5 figs.
- , 1955. — *Bathypolypus sponsalis* (P. et H. Fischer), espèce commune dans la partie ouest de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, **4** (1) : 129-147, 12 figs.
- , 1958a. — Quelques problèmes actuels de la Teuthologie méditerranéenne. *C.I.E.S.M.M. Rapp. Procès-Verb. Réunion*, **14**, 379-387.
- , 1958b. — Céphalopodes. *Faune marine des Pyrénées Orientales*, **1** : 5-59, 20 figs.
- 1959. — Étude biométrique du système nerveux des Céphalopodes. *Bull. Biol. France Belg.*, **93** (1) : 78-117, 1 fig.
- WÜLKER, G., 1920. — Über Cephalopoden des roten Meeres. *Senckenbergiana*, **2** (1) : 48-58.
- YAMADA, T., 1937. — On the spawning of the squid *Watasenia scintillans* in the waters off the east coast of Tyosen. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Tokio*, **6** : 1-22.

## TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS .....	1
INTRODUCTION .....	3
MATÉRIEL ET TECHNIQUE .....	5

### PREMIÈRE PARTIE

#### LES CÉPHALOPODES BENTHIQUES ET NECTONIQUES DE LA MER CATALANE. ESSAI DE MONOGRAPHIES BIOLOGIQUES

##### I. *OCTOPUS VULGARIS*

1. Distribution géographique .....	15
2. Habitat .....	15
3. Matériel étudié .....	16
4. Distribution annuelle .....	16
5. Croissance .....	18
6. Age et longévité .....	19
7. Reproduction .....	21

##### II. *OCTOPUS SALUTII*

1. Distribution géographique .....	35
2. Habitat .....	35
3. Matériel étudié .....	35
4. Distribution annuelle, croissance et âge .....	35
5. Reproduction .....	37

##### III. *PTEROCTOPUS TETRACIRRHUS*

1. Distribution géographique .....	41
2. Habitat .....	41

3. Matériel étudié .....	41
4. Distribution annuelle, croissance et âge .....	42
5. Reproduction .....	43

#### IV. *SCAEURGUS UNICIRRHUS*

1. Distribution géographique .....	45
2. Synonymie de l'espèce.....	46
3. Habitat .....	46
4. Matériel étudié .....	47
5. Distribution annuelle.....	47
6. Reproduction .....	47

#### V. *BATHYPOLYPUS SPONSALIS*

1. Distribution géographique .....	49
2. Habitat .....	49
3. Matériel étudié .....	49
4. Distribution annuelle.....	49
5. Croissance, âge et longévité .....	50
6. Reproduction .....	51

#### VI. *ELEDONE CIRROSA*

1. Distribution géographique .....	57
2. Habitat .....	57
3. Matériel étudié .....	58
4. Distribution annuelle.....	58
5. Croissance, âge et longévité .....	62
6. Reproduction .....	71

#### VII. *ELEDONE MOSCHATA*

1. Distribution géographique .....	83
2. Habitat .....	83
3. Matériel étudié .....	83
4. Distribution annuelle.....	84
5. Croissance .....	85
6. Age et longévité .....	86
7. Reproduction .....	87

VIII. *SEPIA OFFICINALIS*

1. Distribution géographique .....	93
2. Habitat .....	93
3. Matériel étudié .....	93
4. Distribution annuelle.....	94
5. Croissance, âge et longévité .....	96
6. Reproduction .....	97

IX. *SEPIA ORBIGNYANA*

1. Distribution géographique .....	103
2. Habitat .....	103
3. Matériel étudié .....	103
4. Distribution annuelle, croissance et âge .....	104
5. Reproduction .....	105

X. *SEPIA ELEGANS*

1. Distribution géographique .....	111
2. Habitat .....	111
3. Matériel étudié .....	112
4. Distribution annuelle .....	112
5. Croissance, âge et longévité .....	113
6. Reproduction .....	114

XI. *ROSSIA MACROSOMA*

1. Distribution géographique .....	119
2. Habitat .....	119
3. Matériel étudié .....	120
4. Distribution annuelle.....	120
5. Croissance, âge et longévité .....	121
6. Reproduction .....	122

XII. *SEPIOLA RONDELETI*

1. Distribution géographique .....	127
2. Habitat .....	127
3. Matériel étudié .....	127
4. Distribution annuelle.....	128
5. Reproduction .....	128

XIII. *SEPIETTA OWENIANA*

1. Distribution géographique .....	131
2. Habitat .....	131
3. Matériel étudié .....	132
4. Distribution annuelle, croissance et âge .....	132
5. Reproduction .....	133

XIV. *LOLIGO VULGARIS*

1. Distribution géographique .....	137
2. Habitat .....	137
3. Matériel étudié .....	138
4. Distribution annuelle .....	138
5. Croissance .....	140
6. Age et longévité .....	142
7. Reproduction .....	143

XV. *ALLOTEUTHIS MEDIA*

1. Distribution géographique .....	149
2. Habitat .....	149
3. Matériel étudié .....	150
4. Distribution annuelle .....	150
5. Croissance .....	151
6. Age et longévité .....	152
7. Reproduction .....	152

XVI. *ILLEX ILLECEBROSUS COINDETHI*

1. Distribution géographique .....	157
2. Habitat .....	157
3. Matériel étudié .....	158
4. Distribution annuelle .....	158
5. Croissance .....	160
6. Age et longévité .....	161
7. Reproduction .....	163

XVII. *TODAROPSIS EBLANAE*

1. Distribution géographique .....	167
2. Habitat .....	167

3. Matériel étudié .....	168
4. Distribution annuelle, croissance et âge .....	168
5. Reproduction .....	169

XVIII. *OMMATOSTREPHER SAGITTATUS*

1. Distribution géographique .....	171
2. Habitat .....	171
3. Matériel étudié .....	172
4. Distribution annuelle.....	172
5. Reproduction .....	173

XIX. ESPÈCES N'AYANT PAS FAIT L'OBJET  
DE MONOGRAPHIES

<i>OCTOPUS MACROPUS</i> .....	175
<i>OCTOPUS DEFILIPPI</i> .....	175
<i>ROSSIA CAROLI</i> .....	176
<i>SEPIOLA AFFINIS</i> .....	176
<i>SEPIOLA ROBUSTA</i> .....	177
<i>SEPIETTA OBSCURA</i> .....	177
<i>RONDELETIOLA MINOR</i> .....	178
<i>LOLIGO FORBESI</i> .....	178
<i>ALLOTEUTHIS SUBULATA</i> .....	178
<i>CALLITEUTHIS MENEGHINII</i> .....	179
<i>HISTIOTEUTHIS BONELLIANA</i> .....	179

DEUXIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

XX. REPRODUCTION

1. Introduction .....	183
2. Proportion des sexes .....	183
3. Maturation sexuelle .....	185
4. Taille et nombre des spermatophores .....	190
5. Taille des œufs .....	192
6. Nombre d'œufs .....	194
7. La glande de l'oviducte des Octopodes.....	195

8. Les glandes nidamentaires des Décapodes ..	197
9. Accouplement et fécondation .....	198
10. Période de reproduction et de ponte .....	201
11. La ponte .....	204
12. Lieu de ponte .....	205
13. Temps d'incubation .....	206
14. Soins maternels .....	207
15. Phase postembryonnaire .....	208

## XXI. CROISSANCE, AGE ET LONGÉVITÉ

1. Introduction .....	213
2. Croissance des Céphalopodes méditerranéens.	216
3. L'allure de croissance chez <i>Eledone cirrosa</i> ...	216
4. Facteurs régissant la croissance .....	218
5. Conclusions .....	221

## XXII. MIGRATION

1. Introduction .....	223
2. Les différentes catégories de migration .....	223
3. Les mouvements de la migration .....	225
4. Les causes de la migration .....	229
5. L'orientation de la migration .....	232

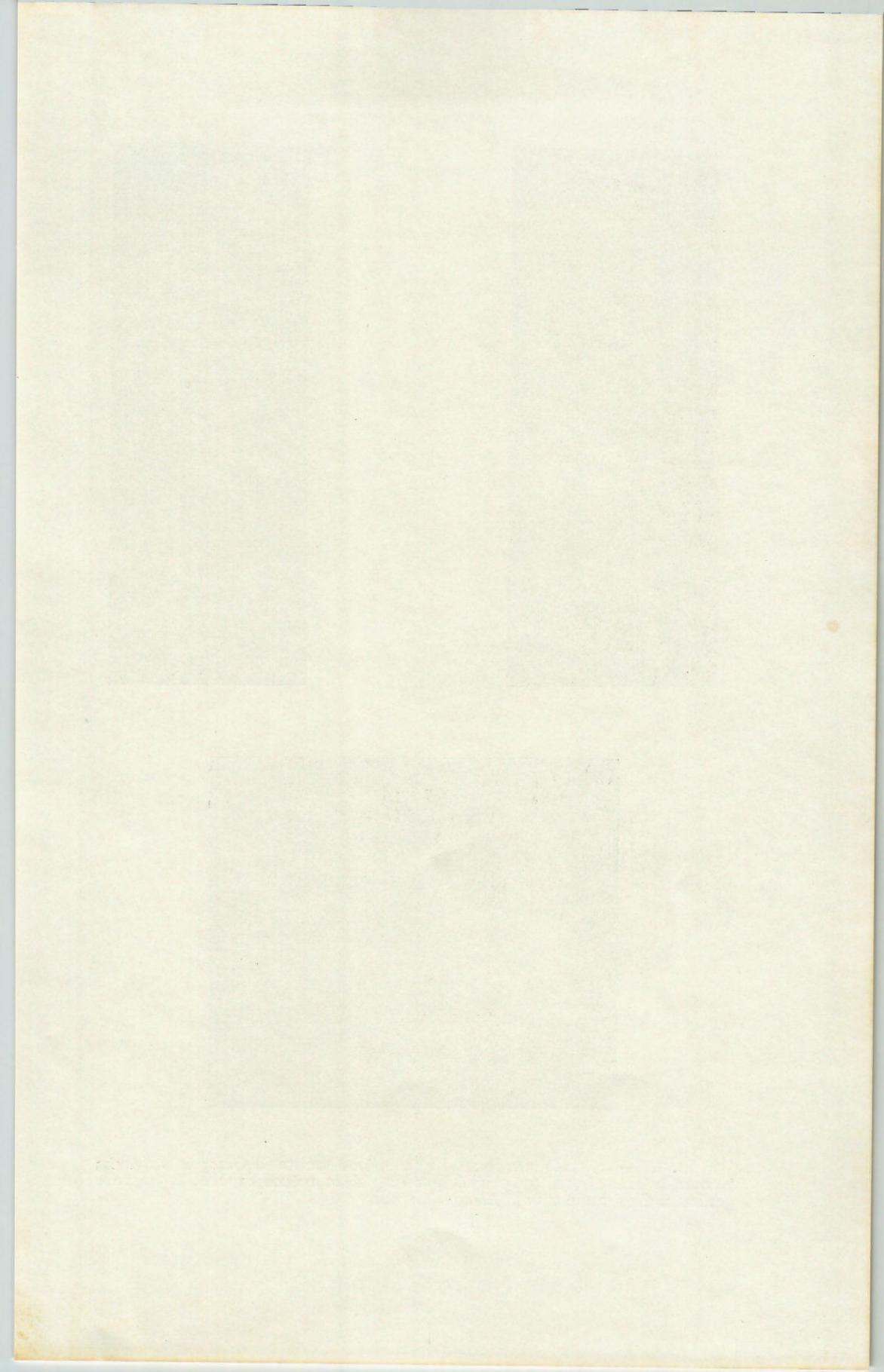
## XXIII. RÉPARTITION

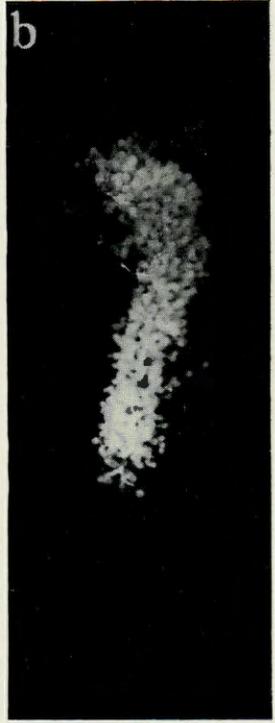
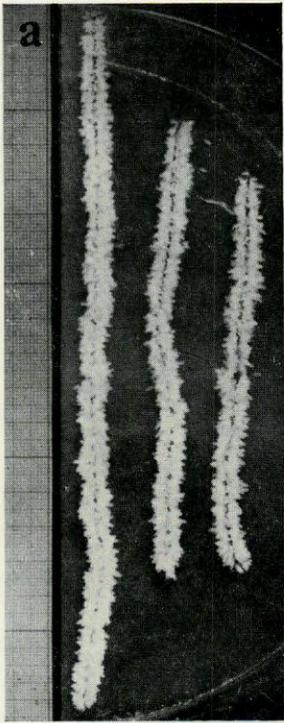
1. Introduction .....	235
2. Température .....	235
3. Salinité .....	237
4. Profondeur .....	238
5. Substrat .....	238
6. Courants .....	241
7. Conditions météorologiques .....	241
8. Lumière .....	242
9. Répartition journalière .....	243
10. Distribution des Céphalopodes dans la région de Port-Vendres et de Rosas .....	244

XXIV. APERÇU GÉNÉRAL DE LA FAUNE TEUTHOLOGIQUE MÉDITERRANÉENNE

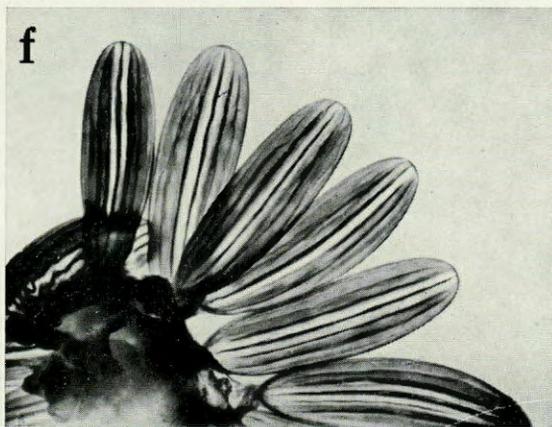
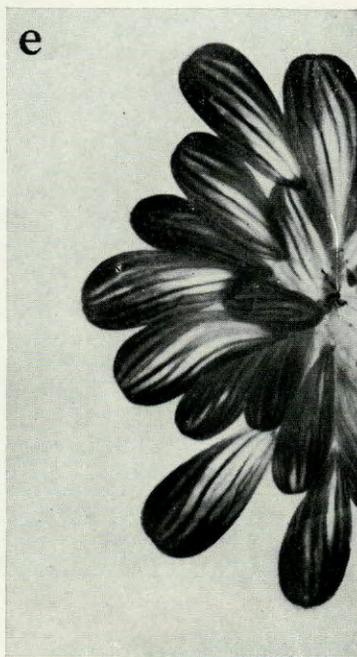
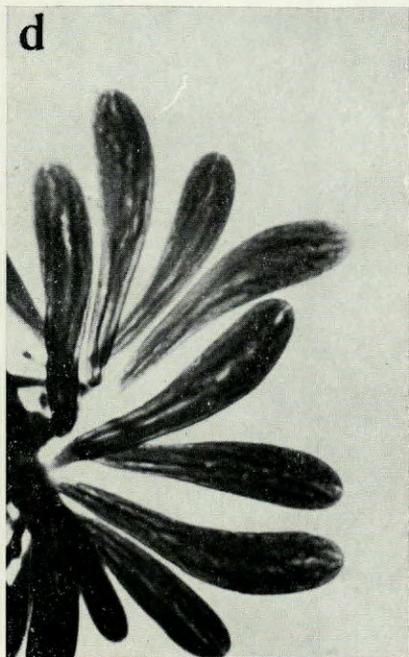
1. La Méditerranée et sa faune.....	251
2. Distribution des espèces méditerranéennes ..	252
3. Distribution des genres méditerranéens .....	253
4. Distribution régionale dans la Méditerranée.	254
5. Mode de vie et distribution .....	256
RÉSUMÉ.....	259
BIBLIOGRAPHIE.....	267



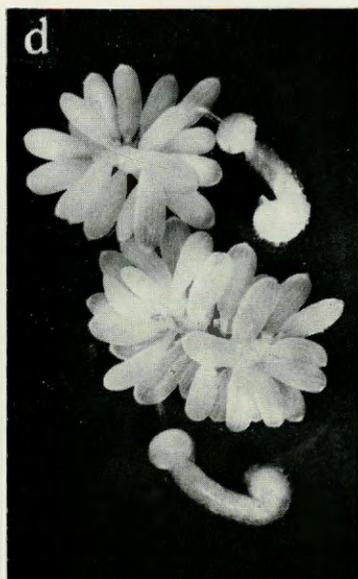
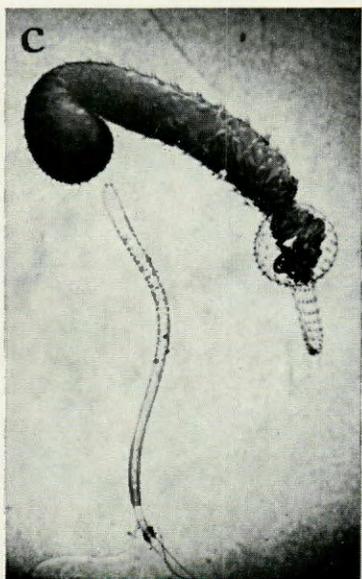
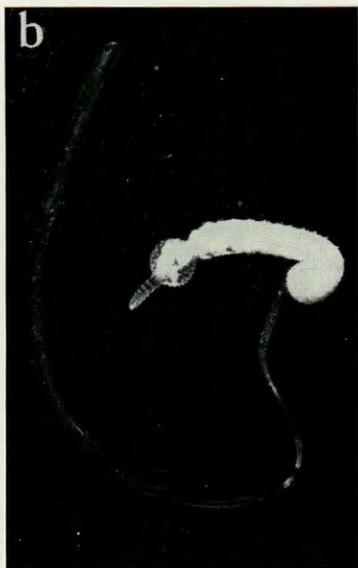
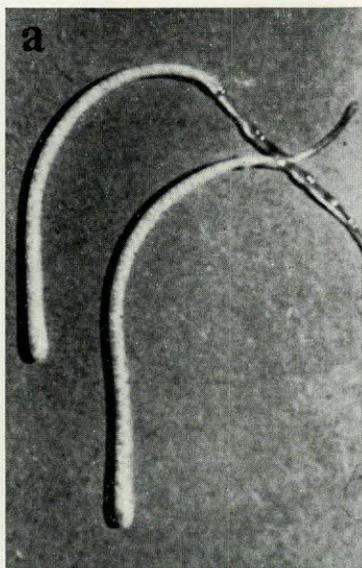




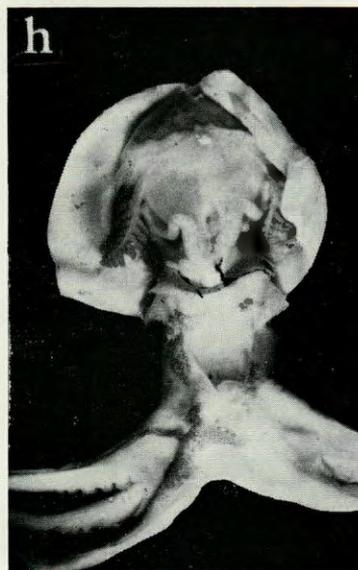
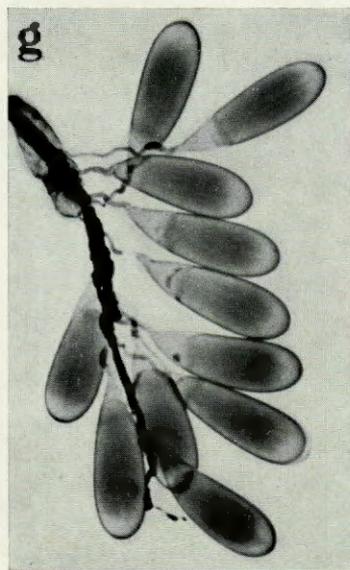
Pl. I. — *a*, trois cordons d'une même ponte d'*Octopus vulgaris*; *b*, cordon très fourni (165 œufs par cm) de la même espèce; *c*, organes génitaux d'un mâle mûr d'*Eledone cirrosa*.



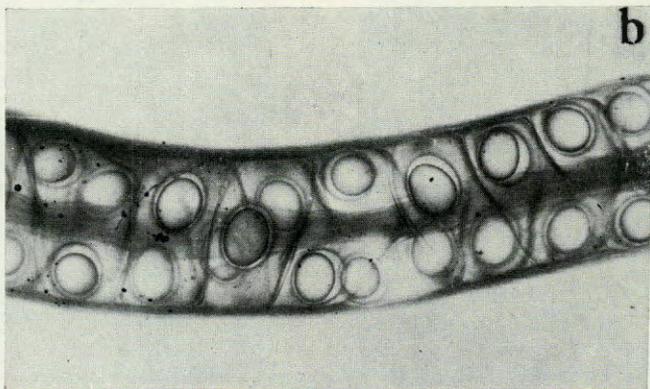
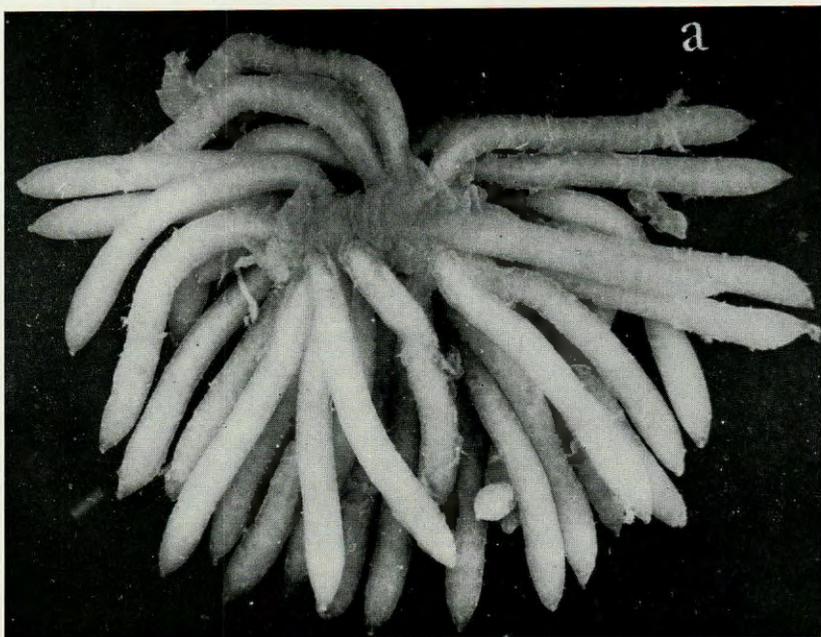
Pl. I (suite). — *d*, œufs de *Pteroctopus tetracirrhus* (longueur 8 mm, le système réticulé est encore bien développé); *e*, œufs presque mûrs de *Bathypolypus sponsalis* (longueur 15 mm); *f*, œufs presque mûrs d'*Eledone moschata* (longueur 15 mm).



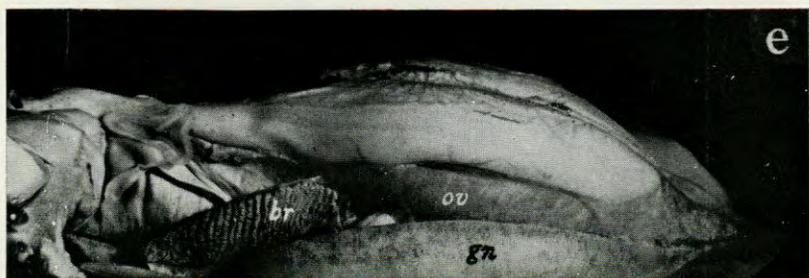
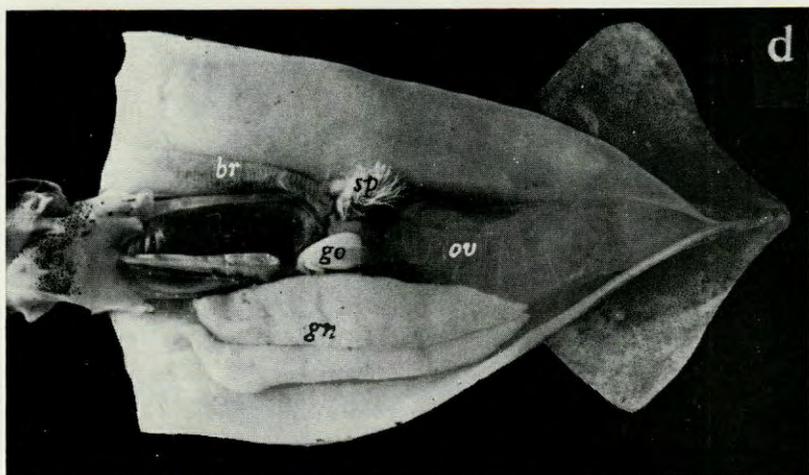
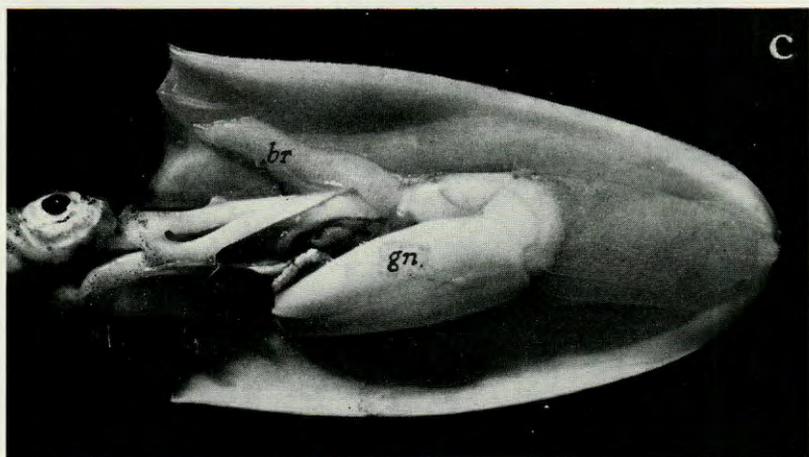
Pl. II. — *Eledone cirrosa*. a, spermatophores prélevés dans la poche de Needham (x 1,8); b et c, spermatophores évaginés (x 2; x 4); d, œufs et spermatanges prélevés dans l'ovaire d'une femelle mûre (longueur des œufs 7,2 mm).



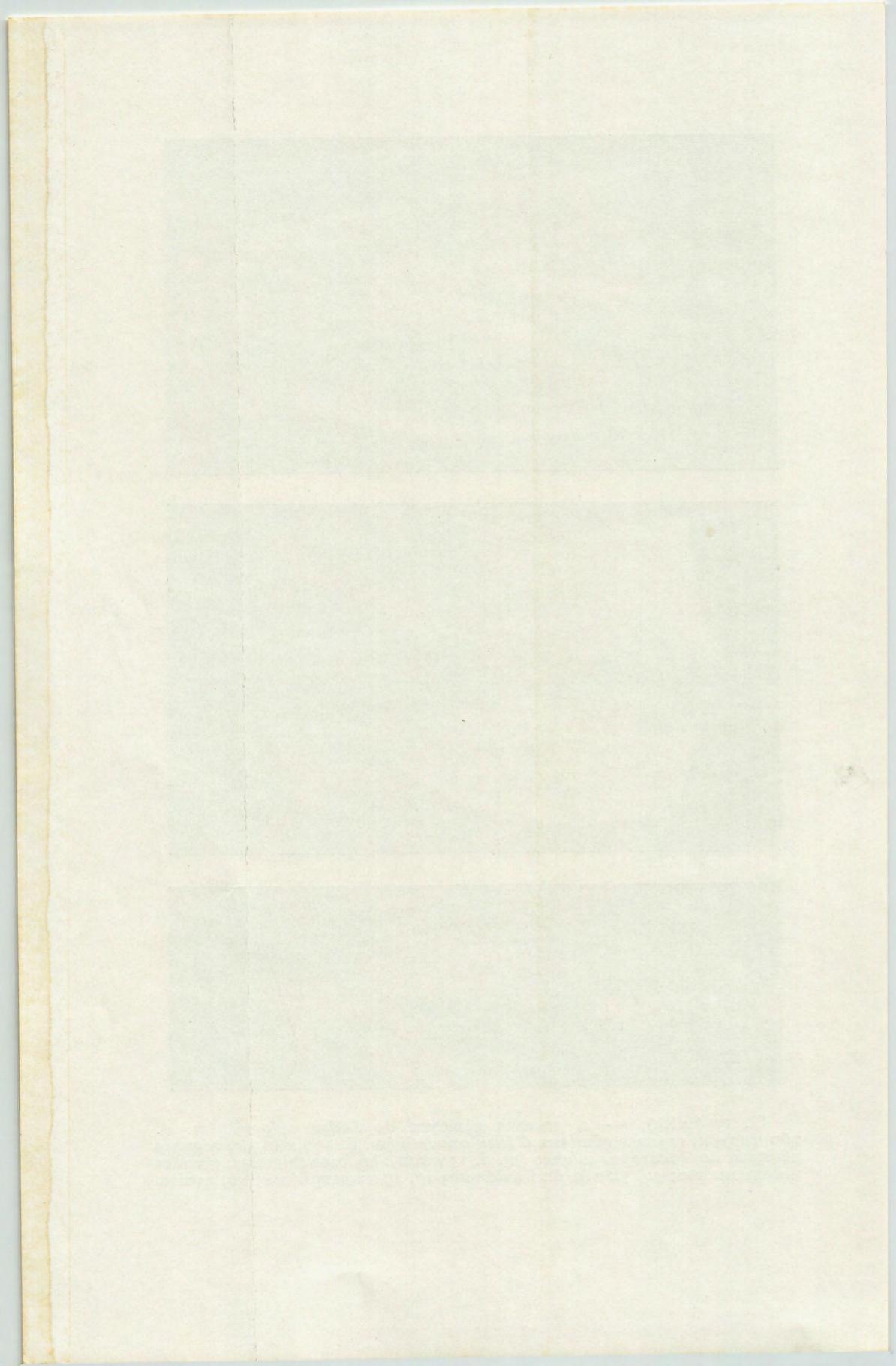
Pl. II (suite). — *e*, œufs de différents stades de maturation; *f*, œufs presque mûrs (longueur 7,2 mm); *g*, cordon d'une ponte (longueur des œufs 7,4 mm); *h*, femelle mûre : lesoviductes sont remplis d'œufs : (longueur de la femelle 133 mm).

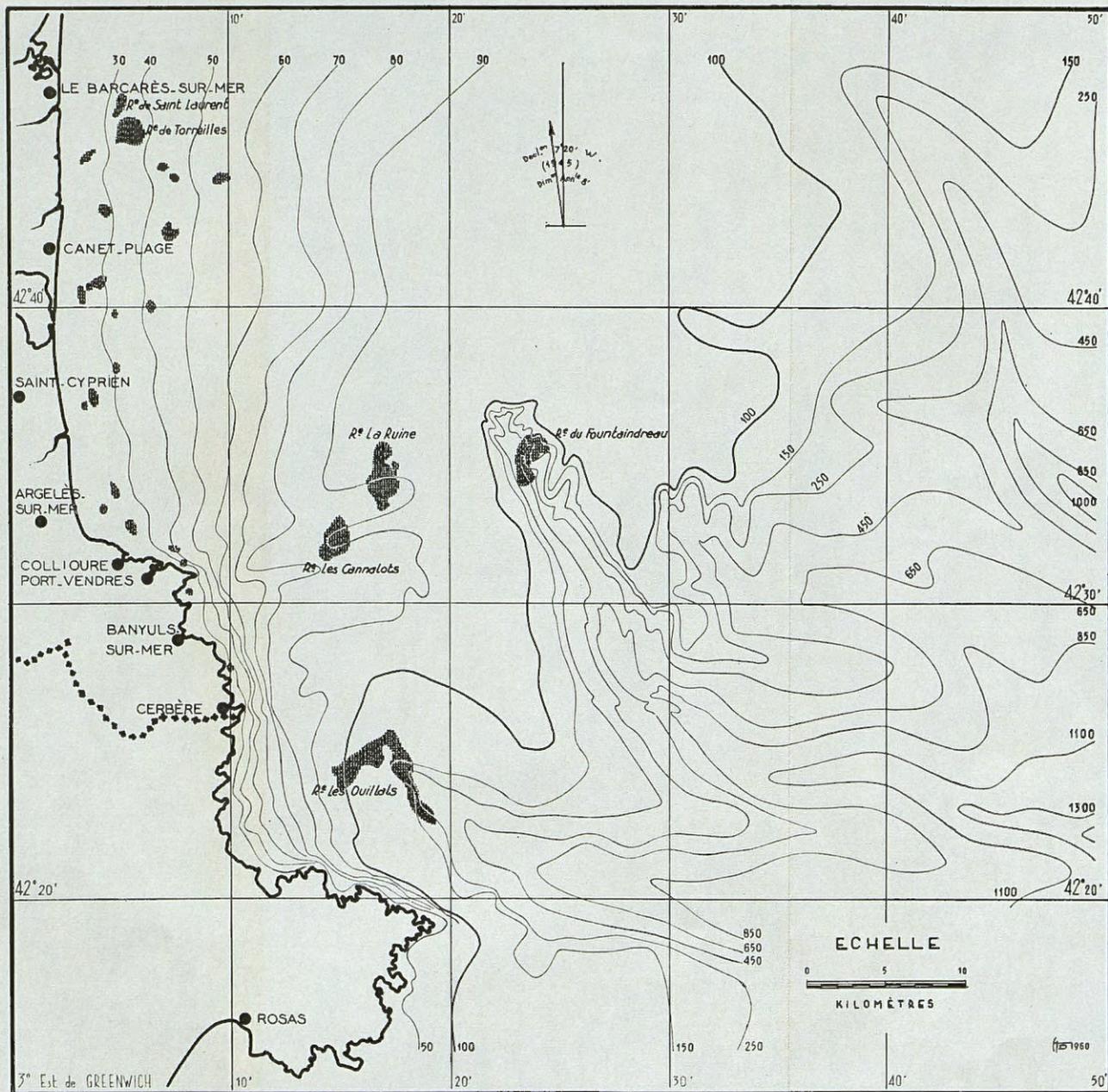


Pl. IV. — *a*, ponte de *Loligo vulgaris* (x 1,5); *b*, cordon isolé d'une ponte de la même espèce;



Pl. IV (suite). — *c*, organes génitaux de *Loligo vulgaris* (m. d. 260 mm); *d*, organes génitaux d'*Illex coindetii* (m. d. 190 mm); *e*, organes génitaux de *Todaropsis eblanae* (m. d. 176 mm): *br*, branchies; *gn*, glandes nidamentales; *go*, glande de l'oviducte; *sp*, spermatophores; *ov*, ovaire.



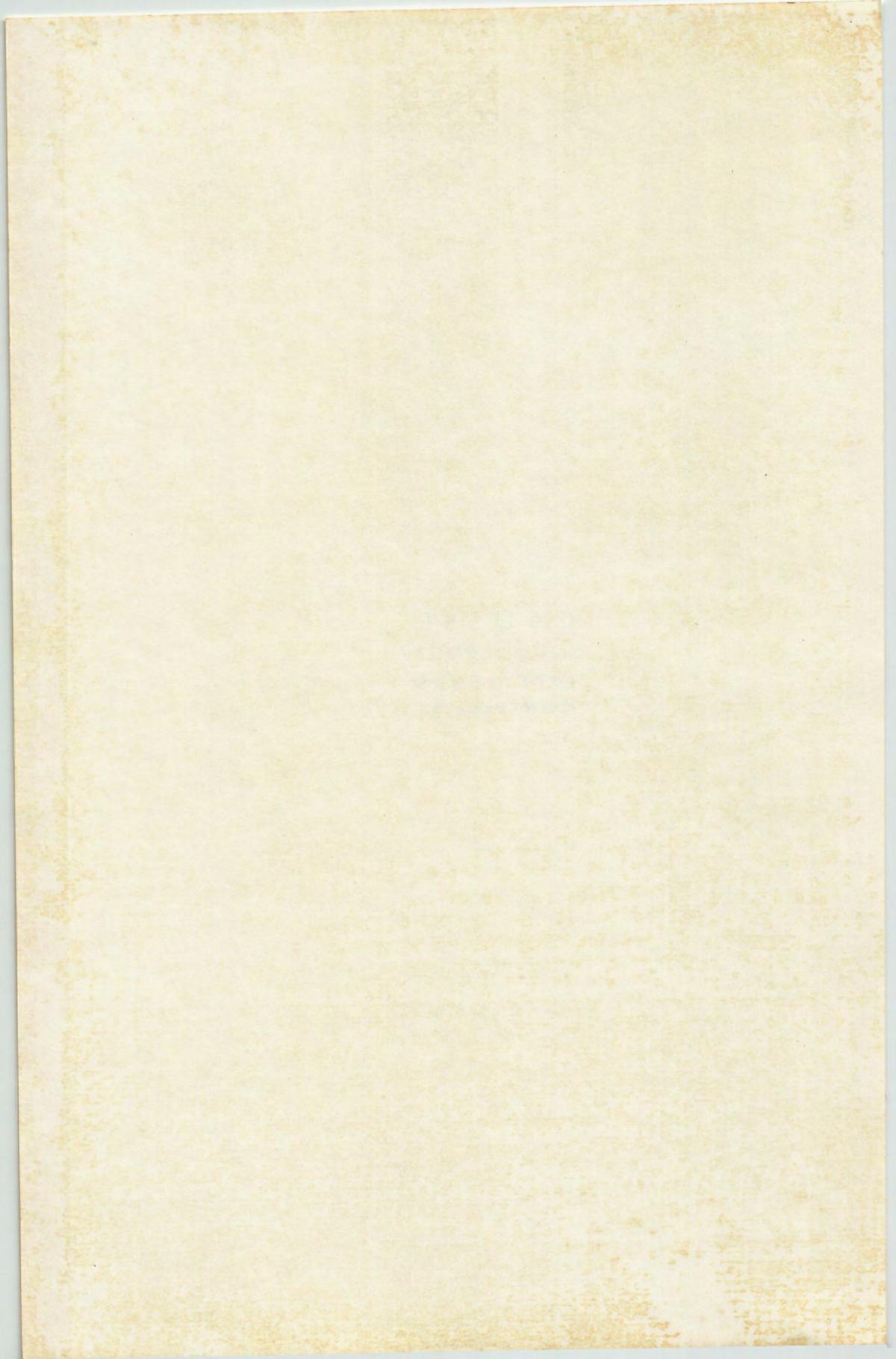


Carte 1



Carte 2

C A U S S E  
CASTELNAU  
IMPRIMEURS  
MONTPELLIER



PUBLICATIONS DU LABORATOIRE ARAGO  
UNIVERSITÉ DE PARIS

*FAUNE DES PYRÉNÉES-ORIENTALES*

*Faune des Pyrénées-Orientales :*

Cette série, publiée avec l'aide du Conseil général des Pyrénées-Orientales, est avant tout une récapitulation des documents acquis par les chercheurs ayant travaillé dans la région de Banyuls-sur-Mer.

*Faune marine des Pyrénées-Orientales.*

1. — Céphalopodes, par K. WIRZ. — Parasites de Céphalopodes, par R.-Ph. DOLLFUS, 1-72, 1958.
2. — Échinodermes, par G. CHERBONNIER, 1-67, 1958.
3. — Opisthobranches, par K. MANGOLD-WIRZ et U. WYSS, 1-71, 1958.
4. — Annélides Polychètes, par L. LAUBIER et J. PARIS, 1-80, 1962.

*Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales :*

1. — Hyménoptères Vespiformes des environs de Banyuls, par H. NOUVEL et H. RIBAUT, 1-32, 1958.
2. — *Aphidoidea*, par G. REMAUDIÈRE, 1-66, 1958.
3. — Névroptéroïdes, par J. AUBER, 1-42, 1958.
4. — Odonates, par P. AGUESSE, 1-54, 1958.
5. — Thécamoebiens du sol, par L. BONNET et R. THOMAS, 1-103, 1960.
6. — Lépidoptères. I. Macrolépidoptères, par C. DUFAY, 1-153, 1961.

Les différents fascicules de la *Faune des Pyrénées-Orientales* sont en vente chez HERMANN, 115, boulevard Saint-Germain, Paris VI<sup>e</sup>.

CAUSSE  
&  
CASTELNAU  
IMPRIMEURS  
MONTPELLIER

Gérants : N. COINEAU

---

Dépôt légal : N° 566 — Date de parution : Juin 1963 — N° d'impression : 19632