

Extrait du Bulletin de la Société Zoologique de France.
Tome 100, n° 3, 1975, p. 361.

Printed in France.

146429

LE DÉVELOPPEMENT D'*ELEDONE MOSCHATA*
(MOLLUSCA, CEPHALOPODA) ÉLEVÉE AU LABORATOIRE.

PAR

S. v. BOLETZKY.

Eledone moschata (Lamarck) a été élevée en aquarium, à partir de l'éclosion jusqu'à l'adulte. Les animaux nouveau-nés ont une taille relativement importante ; ils sont benthiques dès l'éclosion. Dans les conditions expérimentales, les femelles sont aptes à la reproduction à l'âge de 9 à 11 mois environ ; les animaux vivant à un cycle nycthéméral ont commencé à pondre à l'âge de 10 mois.

The development of *Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) reared in the laboratory.

Eledone moschata (Lamarck) was reared in the laboratory, from hatching to the adult. The comparatively large newly-hatched animals are benthonic. Under laboratory conditions, females were sexually mature after 9 to 11 months ; animals living in a day/night cycle started spawning after 10 months.

Eledone moschata est un Octopode commun de la Méditerranée. L'espèce habite en général les fonds vaseux et sableux, jusqu'à une profondeur maximale de 300 m environ. Dans la région de Banyuls-sur-Mer, on la trouve de 15 à 100 m de profondeur (MANGOLD, 1963).

A l'exception de quelques observations sur le développement embryonnaire (NAEF, 1923 ; PORTMANN, 1937 ; SACARRÃO, 1943), on ne disposait pas, jusqu'ici, de données précises sur le développement de cette espèce.

Des pontes obtenues en aquarium (MANGOLD, MS) et l'élevage de jeunes animaux éclos au laboratoire nous ont permis de suivre le développement embryonnaire et le développement post-embryonnaire jusqu'à l'adulte. Dans cet article, nous présentons nos observations sur le développement post-embryonnaire. Le développement embryonnaire sera décrit ultérieurement.

Matériel et méthodes.

Les jeunes animaux provenaient d'une ponte déposée en février 1972 ; elle a été soignée par la femelle jusqu'aux dernières éclosions qui ont eu lieu vers la fin juillet. Les animaux nouveau-nés ont été mis dans des bacs

de 45 l, alimentés en eau de mer courante. Un lot de 5 individus (nombre initial : 15) a été maintenu à des températures variables, à la lumière du jour, pendant tout le développement (lot A). Un petit lot (B) de 3 animaux (nombre initial : 5) a été élevé, pendant les trois premiers mois, également à la lumière du jour (température constante de 20°C) ; à partir du quatrième mois, ces animaux ont été soumis à un régime d'éclairage continu (uniquement tubes fluorescents du type « lumière du jour »). Les températures correspondaient alors à celles du lot A (fig. 1).

Tous les animaux ont été nourris, en abondance, de Crustacés. Les très jeunes animaux ont surtout reçu des morceaux de Crevette et de Crabe (cf. BOLETZKY et BOLETZKY, 1969). A partir de l'âge de deux mois environ, ils ont régulièrement mangé des petits Crabes vivants (*Carcinus maenas* en général).

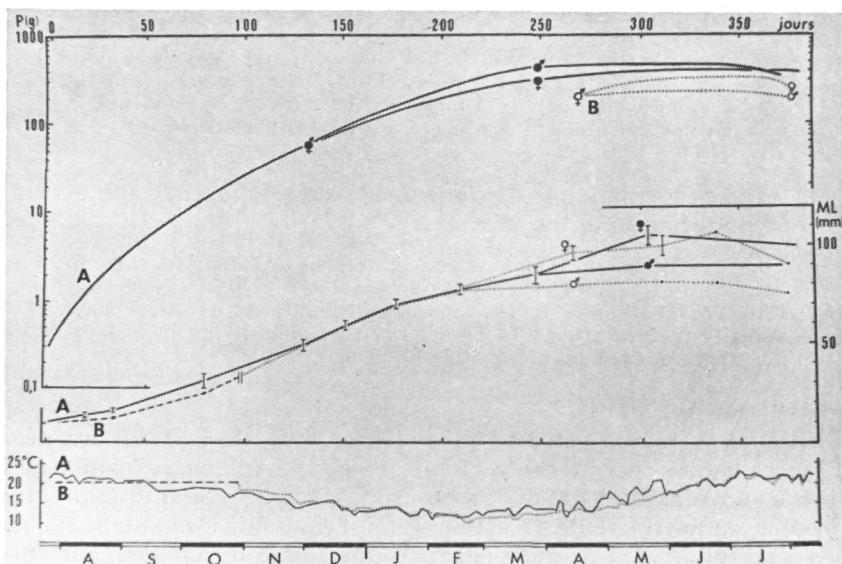


FIG. 1. — Croissance pondérale (en haut) et croissance linéaire (en bas) d'*Eledone moschata* élevée en aquarium (lots A et B). Toutes les mesures ont été faites sur des animaux vivants (les valeurs pondérales du lot A sont donc approximatives).

PLANCHE I. — *Eledone moschata*, peu après l'éclosion (gr. 4 ×).

Fig. 1. — Mouvement de fuite.

Figs. 2 à 4. — Différentes attitudes d'animaux posés sur le fond (3) ou sur la paroi du bac d'élevage (2, 4) (voir texte).

Fig. 5. — Animal nageant.

Remarquer la membrane interbrachiale peu développée et le dessin chromatique assez uniforme que l'on observe en général chez les très jeunes animaux, mais qui peut déjà être changé en dessin adulte typique (Planche II).

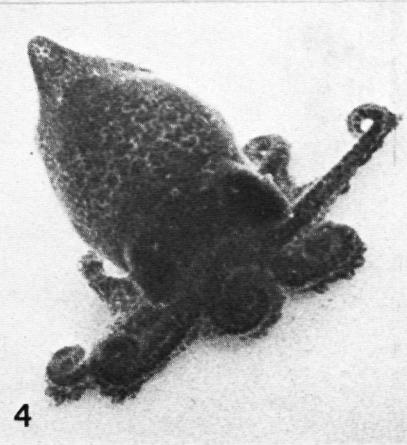
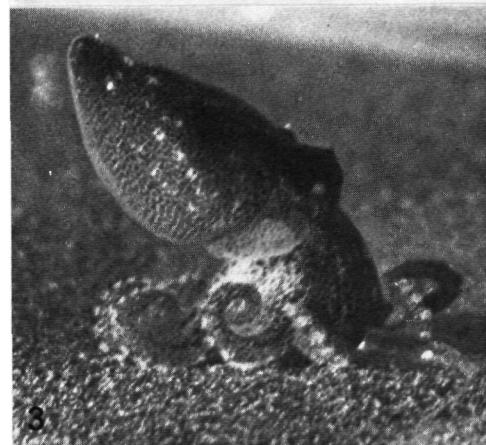
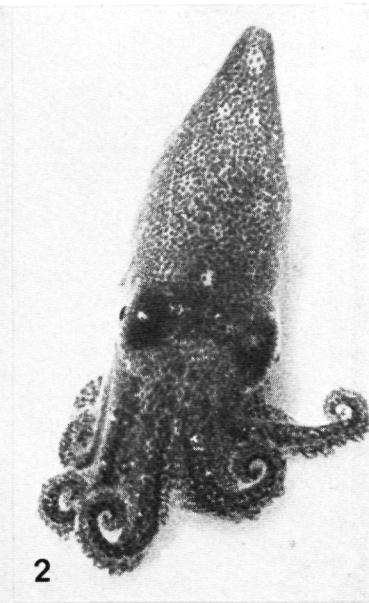


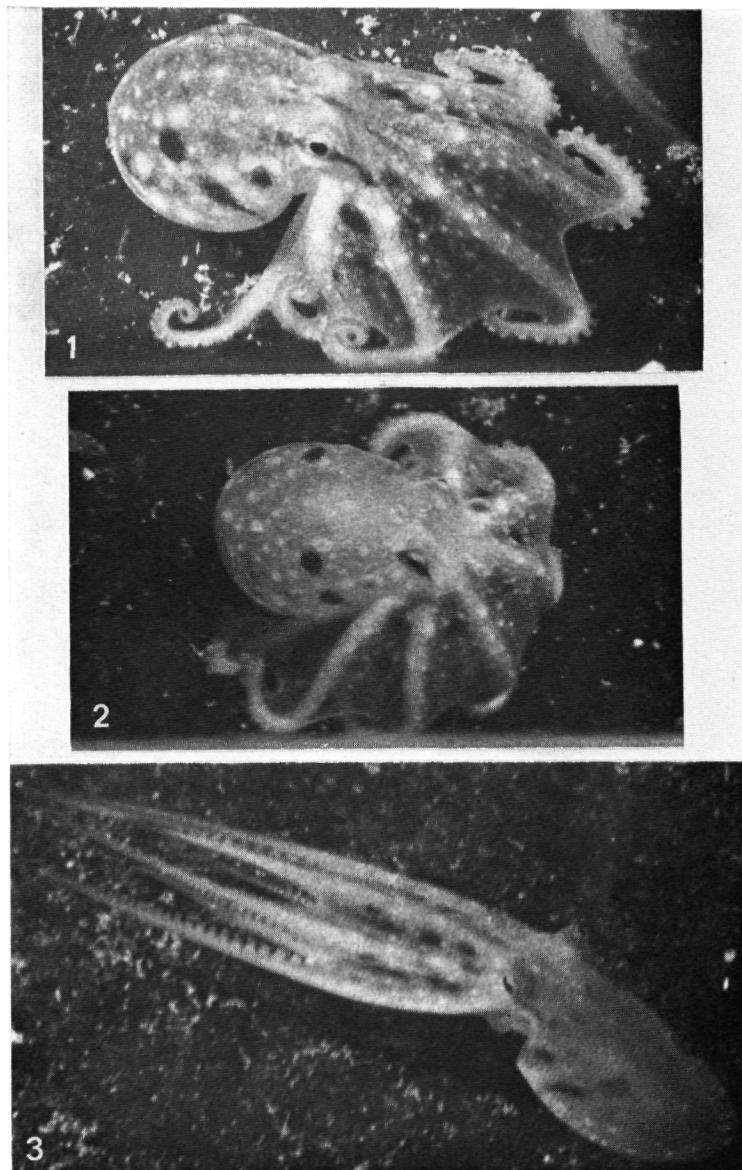
PLANCHE II. — *Eledone moschata*, à l'âge d'un mois (gr. 2 \times).

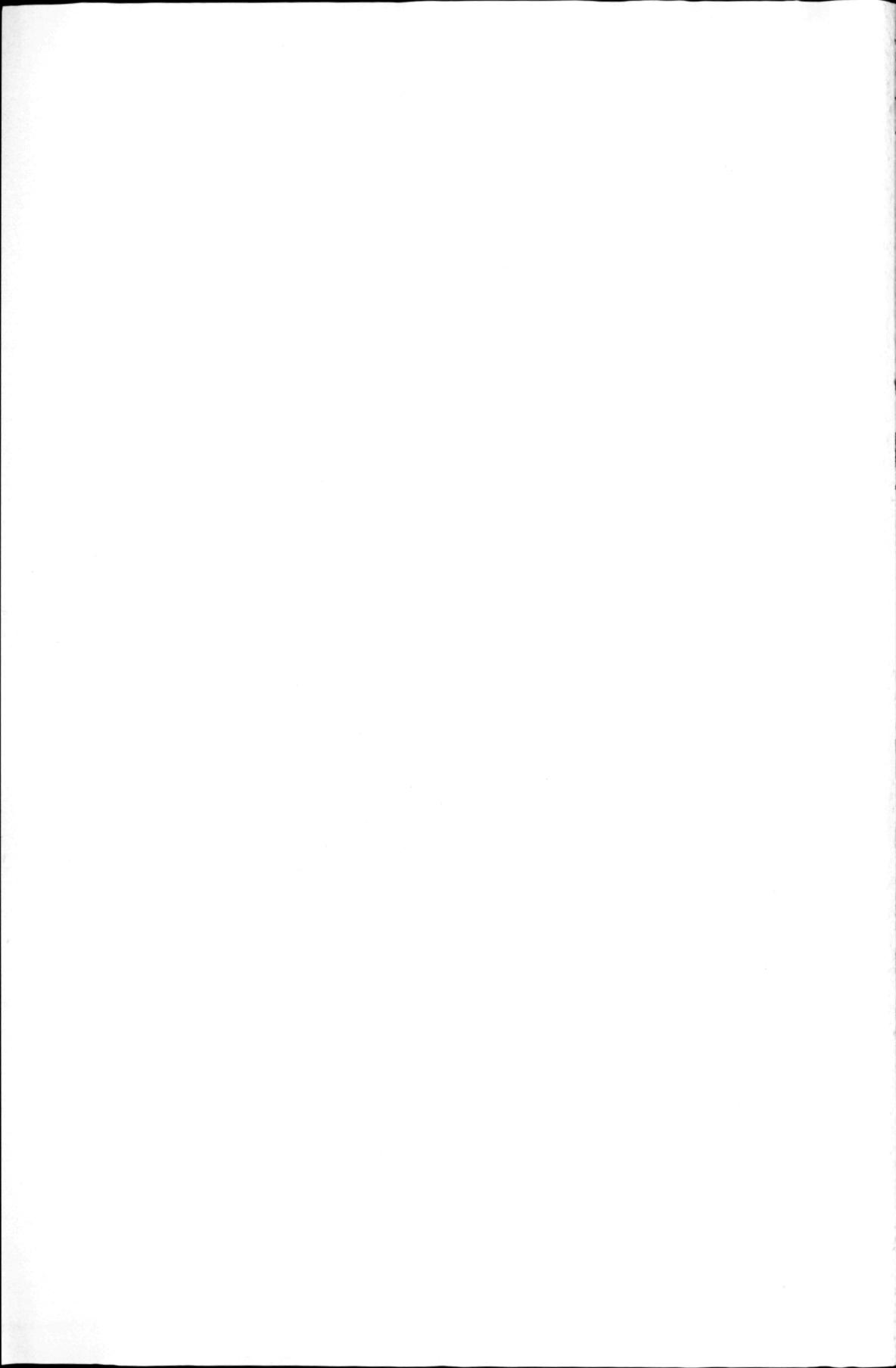
Fig. 1. — Animal se déplaçant sur ses bras.

Fig. 2. — Capture de proie (voir texte).

Fig. 3. — Animal nageant.

Remarquer la membrane interbrachiale très développée et le dessin chromatique du type adulte.





Observations.

a) COMPORTEMENT GÉNÉRAL.

Les jeunes *Eledone moschata* sont benthiques dès l'éclosion ; elles se posent sur le fond ou sur la paroi du bac. A l'approche d'un grand objet ou d'une source de lumière, par exemple, les jeunes animaux prennent une position caractéristique, le manteau étant très allongé ; la coloration de l'animal (généralement brun foncé, petites taches claires) ne change pas (Planche I, figs. 1-4). Cette attitude ressemble beaucoup à celle que nous avons observée chez les jeunes *Octopus joubini* (BOLETZKY et BOLETZKY, 1969). Il est probable qu'elle correspond à la « flamboyant posture » des jeunes *Octopus vulgaris* (benthiques) décrite par PACKARD et SANDERS (1971), comme attitude de camouflage.

Si l'on leur offre un abri, les animaux s'y retirent généralement. Sur fond de sable, nous avons trouvé plusieurs fois quelques animaux à moitié enfouis.

Sur des distances courtes, les animaux se déplacent en « marchant » sur leurs bras, de la façon typique des Octopodes benthiques (Planche II, fig. 1). Pour couvrir des distances importantes, ils nagent en utilisant leur appareil de propulsion par réaction (manteau et entonnoir ; Planche I, fig. 5 ; Planche II, fig. 3).

L'attaque d'une proie est souvent un véritable bond en avant ; la proie est couverte et saisie avec la couronne brachiale (Planche II, fig. 2), qu'il s'agisse de proies vivantes ou mortes. Si l'on dépose une proie morte sur les bras d'une jeune Elédone, celle-ci saisit d'habitude immédiatement la nourriture ainsi offerte.

Nous n'avons pas observé de cannibalisme ; même les cinq individus du lot A ne se sont jamais attaqués entre eux, malgré l'espace très limité pour les animaux adultes ($40 \times 60 \times 20$ cm).

Après 6 mois environ, les mâles ont montré un comportement que l'on pourrait qualifier de préparation à l'accouplement (cf. ORELLI, 1962). Ils saisissent alors une ou même deux femelles, posées l'une près de l'autre, avec leurs bras et les entourent de leur membrane interbrachiale. Nous n'avons cependant pas observé l'introduction de l'hectocotyle dans la cavité palléale de la femelle. Comme nous le verrons plus loin, ces mâles n'étaient pas encore aptes à la reproduction.

b) CROISSANCE.

Les *Eledone moschata* nouveau-nées ont une longueur dorsale du manteau (ML) de 10 mm environ. On peut considérer que tous les animaux nettement plus petits sont éclos prématurément, avant la résorption du sac vitellin externe, ou que le développement embryonnaire a été perturbé par une perte partielle de vitellus, à l'intérieur du chorion. En effet, on observe assez souvent, chez les Octopodes

aux œufs très grands, qu'une partie de la masse vitelline n'est pas incluse dans le sac vitellin (BOLETZKY, 1969 ; MANGOLD et al., 1971). Chez le jeune animal nouveau-né, dessiné par NAEF (1928) dans sa figure 125, il s'agit sans doute d'un tel exemplaire, bien que ce soit en partie la fixation qui ait causé une contraction de l'animal (ML 7 mm ; cf. Tableau). L'hypothèse de SACARRÃO (1943) selon laquelle les animaux éclosent normalement bien avant la disparition du sac vitellin, est infirmée par toutes nos observations. Par contre,

TABLEAU.

Poids et mesures de 10 animaux morts ou sacrifiés au cours de l'élevage.

Lot	Age (mois)	Poids frais (g)	ML frais (mm)	ML fixé (mm)	Nombre de ventouses par bras	Diamètre max. des ventouses fixées (mm)	Etat de maturation
A	0	0,3	10	9	ca 30	0,7	—
	1	2,2	17,5	16	ca 45	1,4	—
	4	55	50	45	ca 80	3,5	♀ non mûre
	9	260	95	70	ca 100	8	♀ mûre
	10 $\frac{1}{2}$	410	100	90	ca 100	9	♀ mûre, ponte
	12 $\frac{1}{2}$	345	100	95	ca 100	8	♀ mûre après ponte
	12	350	95	90	ca 95 + 40 paires de lamelles (hectocotyle: ca 70 vent.)	20	♂ non mûr
B	10 $\frac{1}{2}$	350	110	90	ca 95	9	♀ presque mûre
	12 $\frac{1}{2}$	245	90	85	ca 100	9	♀ après maturité
	12 $\frac{1}{2}$	190	70	65	ca 90 + lamelles	15	♂ non mûr

il est vrai que le sac vitellin interne ne s'agrandit plus aux derniers stades du développement embryonnaire, de sorte que les animaux éclosent sans réserves vitellines.

La croissance linéaire et la croissance pondérale des animaux élevés en aquarium sont indiquées dans la figure 1. La différence initiale dans la croissance linéaire, entre les deux lots, s'est effacée après quatre mois environ. Le poids des adultes du lot B, soumis à l'éclairage continu, était toutefois plus petit que celui des animaux vivant à un cycle nycthéméral.

Dans le lot A, l'augmentation journalière du poids, exprimée en pourcentage du poids total, était de 10 % environ au début du

développement, de 3 à 4 % après 50 jours, de 2 % environ après 100 jours, pour devenir nulle après 300 jours environ.

Le dimorphisme sexuel s'est manifesté d'abord par la différenciation de l'hectocotyle avec l'apparition du sillon, à l'âge de trois mois environ, puis par un développement beaucoup plus important que chez les femelles de tout l'appareil brachial et par la formation des lamelles typiques, qui sont des ventouses transformées, sur les extrémités des bras (cf. NAEF, 1923). Ainsi, après 8 mois, le seul mâle du lot A était beaucoup plus lourd que les femelles, bien que la longueur de son manteau corresponde à celle de ces dernières (fig. 1).

c) MATURATION SEXUELLE.

Les femelles des deux lots ont atteint la maturité génitale à l'âge de 9 à 11 mois environ ; celles du lot A étaient apparemment mûres avant les femelles du lot B. L'ovaire d'une femelle du lot A, sacrifiée à l'âge de 9 mois (Tableau) était rempli d'œufs dont une partie était mûre ; quelques œufs étaient déjà engagés dans l'oviducte. L'ovaire pesait 55 g. Les femelles du lot A ont commencé à pondre à l'âge de 10 mois. L'une d'elles est morte peu après le début de la ponte, l'autre a pondu pendant 2 1/2 mois. L'ovaire de cette dernière femelle, morte à l'âge de 12 1/2 mois, contenait encore à peu près 200 œufs mûrs dont une partie montrait des signes de dégénérescence.

Les femelles du lot B, soumis à l'éclairage continu, ne pondaient pas (cf. BOLETZKY, 1974a). Nous avons sacrifié une femelle âgée de 10 1/2 mois ; elle était presque mûre, les œufs avaient atteint la taille définitive, mais ils étaient encore striés (plis folliculaires). L'autre femelle du lot B était sacrifiée à l'âge de 12 1/2 mois. Elle avait atteint la maturité sexuelle probablement à l'âge de 10 à 11 mois. Au moment du sacrifice, l'ovaire était en pleine dégénérescence, contenant un grand nombre de chorions éclatés et vides, et seulement une dizaine d'œufs mûrs encore intacts.

Vers la fin du mois de mai (1973), nous avons soumis une femelle capturée en mer (ML 90 mm, poids 215 g) au régime d'éclairage continu du lot B. Après 5 mois, quand l'animal avait atteint un poids de 950 g (!), nous avons mis un mâle mûr également capturé en mer dans son bac pour une semaine. La femelle ne pondait cependant pas. Nous l'avons sacrifié après 7 1/2 mois d'expérience. L'ovaire pesait alors 110 g ; il contenait des chorions vides éclatés, des œufs mûrs en voie de dégénérescence, des œufs intacts ainsi que des œufs en voie de maturation. Ceci montre qu'une période de dégénérescence ovulaire peut être suivie d'un nouveau développement d'œufs.

Les mâles des lots A et B n'étaient pas mûrs au bout d'un an (absence de spermatophores !). Le mâle du lot B était sacrifié à l'âge de 12 1/2 mois ; le mâle du lot A est mort après avoir présenté des signes de dégénérescence (peau grisâtre, muscles flasques).

Discussion.

Les expériences de croissance et de maturation sexuelle effectuées par MANGOLD (MS) semblent confirmer la conclusion que nous pouvons tirer de nos résultats d'élevage, à savoir que la maturation sexuelle est plus tardive chez les mâles que chez les femelles. A notre connaissance c'est là un fait unique parmi les Céphalopodes étudiés jusqu'à ce jour. En effet chez toutes les autres espèces, les mâles semblent être mûrs avant les femelles de la même génération, ou tout au moins en même temps qu'elles. Nous avons mentionné ailleurs (BOLETZKY, 1974b) qu'il doit exister, dans les populations naturelles, un chevauchement entre différentes générations, qu'il s'agisse des très nombreuses espèces où les mâles sont mûrs avant les femelles de leur génération ou du cas particulier d'*Eledone moschata*.

En ce qui concerne la durée du cycle de reproduction, les résultats obtenus en aquarium, dans des conditions très artificielles, ne peuvent indiquer qu'un ordre de grandeur. Mais le fait que les femelles élevées à la lumière continue soient devenues mûres presqu'en même temps que les femelles soumises au cycle nycthéméral, semble indiquer que le mécanisme de la maturation sexuelle est assez stable (cf. BOLETZKY, 1974a). Ainsi nous sommes amenés à admettre que le cycle des femelles (du début du développement embryonnaire jusqu'à la reproduction) ne se termine pas dans une seule année, car la longue durée du développement embryonnaire ne laisserait qu'un peu plus de 6 mois (à l'exception des températures estivales des eaux de surface) pour aboutir à la maturité sexuelle. D'autre part, un cycle de deux ans nous semble peu probable pour les femelles ; il serait plutôt à envisager pour les mâles.

Une expérience d'élevage récente (cycle nycthéméral naturel) nous a fourni des précisions sur la variabilité de la maturation sexuelle chez les mâles d'*Eledone moschata*. En plus des mâles adultes non mûrs, nous avons observé quelques individus en voie de maturation génitale à partir du neuvième mois. Un mâle était mûr à l'âge de 10 mois. Les mâles d'*Eledone moschata* deviennent donc mûrs à un âge égal ou supérieur à celui des femelles qui sont prêtes à pondre.

Dans une première hypothèse, on pourrait donc considérer, de façon très schématique, que les femelles issues d'œufs pondus tôt dans l'année se reproduisent en été de l'année suivante, après s'être accouplées avec des mâles issus de pontes déposées en été, deux ans avant. D'autre part, les mâles issus d'œufs pondus en hiver ou au printemps s'accoupleraient alors tôt dans l'année avec des femelles issues de pontes d'été. Nous ne tenons pas compte ici de la conservation éventuelle de spermatozoïdes, par les femelles, pendant plusieurs semaines voire plusieurs mois.

Pour étayer cette hypothèse, il faudrait connaître exactement la variabilité de l'âge à partir duquel les mâles et les femelles sont aptes

à la reproduction, la longévité des mâles et des femelles, et, chez ces dernières, la variabilité de la durée de ponte voire la possibilité de deux pontes successives.

Laboratoire Arago (Associé au C.N.R.S.), 66650 Banyuls-sur-Mer.

BIBLIOGRAPHIE.

- BOLETZKY, S. v. (1969). — Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. *Rev. suisse Zool.*, **76**, 716-726.
- BOLETZKY, S. v. (1974a). — The reproductive cycle of Sepiolidae (Mollusca, Cephalopoda). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*.
- BOLETZKY, S. v. (1974b). — Elevage de Céphalopodes en aquarium. *Vie Milieu*, **24** (2A), 309-340.
- BOLETZKY, S. v. et BOLETZKY, M. V. v. (1969). — First results in rearing *Octopus joubini* Robson 1929. *Verhandl. Naturf. Ges. Basel*, **80**, 56-61.
- MANGOLD, K. (1963). — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. **13**, 285 pp.
- MANGOLD, K. (MS). — Croissance et maturation sexuelle chez *Eledone moschata*.
- MANGOLD, K., BOLETZKY, S. v. et FROESCH, D. (1971). — Reproductive biology and embryonic development of *Eledone cirrosa* (Cephalopoda : Octopoda). *Mar. Biol.*, **8**, 109-117.
- NAEF, A. (1923). — Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35**, V-XIV, 1-863.
- NAEF, A. (1928). — Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35**, I-IX, 1-303.
- ORELLI, M. v. (1962). — Die Uebertragung der Spermatophore von *Octopus vulgaris* und *Eledone* (Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **69**, 193-202.
- PACKARD, A. et SANDERS, G. D. (1971). — Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance. *Anim. Behav.*, **19**, 780-790.
- PORTMANN, A. (1937). — Die Lageveränderungen der Embryonen von *Eledone* und *Tremoctopus*. *Rev. suisse Zool.*, **44**, 359-361.
- SACARRÃO, G. F. (1943). — Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'« Eledone ». *Arq. Mus. Bocage*, **14**, 25-35.

→ Addendum !

