

Étude expérimentale de l'influence de la température sur le déroulement embryonnaire de la seiche *Sepia officinalis* L. (Céphalopode, *Sepioidae*).

O. Bouchaud et J. Daguzan

Station de Biologie Marine
Île Bailleron 56860 Séné (France)

Résumé : Le déroulement du développement embryonnaire de la seiche *Sepia officinalis* L en fonction de la température, réalisé en conditions expérimentales est décrit. La croissance de l'embryon, l'utilisation du vitellus et sa conversion sont suivies à partir de l'évolution de leurs poids secs au cours du développement. L'influence de la température sur l'utilisation du vitellus est alors discutée, en vue de la mise en évidence d'une température optimale pour l'embryogenèse de la seiche. Enfin, quelques stades de développement sont décrits et permettent de préciser l'action de la température sur leurs dates d'apparition.

Abstract : The influence of the temperature on the embryonic development of the cuttlefish *Sepia officinalis* is described. The dry weight of embryos is measured during their development. Growth of embryos, yolk utilization and yolk conversion are estimated. The influence of temperature on yolk utilization is discussed, in purpose to establish the optimal temperature for the cuttlefish development. At last, some stages of development are described and enable us to precise the influence of temperature on their sequence.

INTRODUCCION

Joubin (1883, 1885), et Vialleton (1888) furent les premiers chercheurs à s'intéresser au développement embryonnaire de la seiche. Depuis, grâce aux recherches de Naef (1923, 1928), un certain nombre des stades embryonnaires a été décrit pour quelques espèces, ces travaux ayant été complétés plus tard par Arnold (1965), Mangold *et al.*, (1971) et Lemaire (1970, 1971). Les bases de l'embryologie expérimentale des Céphalopodes établies par Ranzi (1930, 1931) ont été approfondies par Sacarao (1945), Arnold (1963) et enfin par Marthy (1978). Ainsi, on connaît assez précisément les différents processus intervenant au cours du développement d'un organe donné tel que la branchie (Joubin, 1883, 1885), l'œil (Sacarao, 1953), le foie (Lemaire *et al.*, 1975), l'appareil digestif (Lemaire, 1971), le sac vitellin externe (Portmann, 1926 ; Boletzky, 1975 ; Richard et Lemaire, 1978) ou encore la ciliature embryonnaire intervenant lors de l'éclosion (Arnold & Williams-Arnold, 1980 ; Boletzky, 1982). Quelques travaux se sont également axés sur la différenciation sexuelle au cours de l'embryogenèse (Montalenti & Vitagliano, 1944, 1946 ; Grasso & Di Grande, 1971 ; Lemaire & Richard, 1970, 1979 ; Fioroni, 1974).

L'action de quelques facteurs externes comme la température et la salinité a été envisagée, elle se traduit en général en terme de taux d'éclosion, de durée du développement et de taille des nouveau-nés (Choe, 1966 ; Richard, 1971 ; Pascual, 1978 ; Palmegiano & D'Apote, 1983). Il en est de même pour l'influence de la lumière étudiée chez *Sepia officinalis* L. (Bouchaud et Daguzan, 1989).

Il faut signaler également les recherches récentes de Wolf *et al.*, (1985), concernant la physiologie de la respiration des embryons de seiche.

Cependant, parmi cette somme imposante de résultats, il est encore impossible de décrire avec précision l'action d'un facteur externe aussi important que la température sur l'embryogenèse proprement dit, en considérant non plus le nouveau-né, mais en suivant les étapes du développement de l'embryon que Boletzky (1987) décrit ainsi : "the embryonic phase tends to be a black box, succinctly called the egg stage...". C'est la raison pour laquelle l'étude présente, menée sur la seiche commune *Sepia officinalis* L., vise à décrire la croissance de l'embryon, la consommation du vitellus, la vitesse du développement, le taux de conversion du vitellus, en fonction de la température d'incubation. De plus, les données actuelles concernant la succession des stades de développement, ne prenant pas en considération l'influence de la température et ne permettant donc pas de "dater de façon précise les différents stades de la table de développement" (Lemaire, 1970), il nous semble important de tenter de relier les dates d'apparition des stades à l'action de la température. Enfin, la teneur en eau des œufs au cours du développement en fonction de la température est également décrite à la fin de ce travail.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Deux pontes comprenant, l'une 361 et l'autre 126 œufs sont récoltées respectivement les 20 et 22 avril 1988. D'après leur aspect, il est possible d'affirmer que ces œufs ont été pondus 24 heures auparavant. Dès la récolte, après une pesée individuelle, ils sont mis en incubation dans des conditions de photophase et de température contrôlées, selon la méthode mise au point par Bouchaud et Daguzan (1989). La température de l'eau de mer est maintenue respectivement à 12, 15, 18 et 21°C dans les différents aquariums d'élevage.

Au cours du développement, tous les quatre jours, nous prélevons quatre œufs au sein des pontes maintenues à 18°C et 21°C. Pour les températures de 12°C et 15°C, quatre œufs sont d'abord prélevés tous les sept jours, puis environ dix jours avant les premières éclosions, la fréquence des prélèvements est ramenée à quatre jours afin de rencontrer le maximum de stades précédant l'éclosion. Chaque œuf est alors pesé individuellement selon la méthode employée par Bouchaud et Daguzan (1989), puis congelé à -20°C. Dès leur récolte, et avant leur mise en élevage, dix œufs de chaque ponte sont également congelés et représenteront le point initial du développement.

Après une décongélation lente à 5°C pendant deux heures, nécessaire à la bonne tenue des tissus (Roper et Sweeney, 1983), chaque œuf est disséqué dans une boîte de Pétri contenant du formate d'ammonium à 32 %. Ce dérivé débarrasse les échantillons du chlorure de sodium résiduel et permet ainsi des pesées plus précises. Lorsqu'un embryon est aperçu après ouverture des enveloppes, nous déterminons son stade de développement à l'aide de la table mise au point par Lemaire (1970). Les enveloppes, le vitellus (sac vitellin externe) et l'embryon sont ensuite séparés et déposés individuellement dans un tube à hémolyse soi-

gneusement bouché et préalablement pesé à l'aide d'une balance METTLER HL52 précise à 10^{-4} g. Chaque échantillon subit alors de nouveau une congélation à -20°C pendant deux heures, puis une lyophilisation durant douze heures. Il est ensuite pesé dans son tube afin de déterminer son poids sec.

Tous les nouveau-nés issus des lots maintenus aux quatre températures étudiées, après la mesure de la longueur dorsale du manteau (DML) au 1/100 de mm à l'aide d'un comparateur MPJ, subissent également dès l'éclosion les étapes décrites précédemment.

RÉSULTATS

1-Taille des nouveau-nés en fonction de la température d'incubation :

Une analyse de variance à un critère de sélection et un test de comparaison de moyennes de SNK (Scherrer, 1984), effectués sur la longueur moyenne et sur le poids sec moyen des nouveau-nés, montrent qu'il existe, en fonction de la température, des différences significatives entre les poids secs des nouveau-nés mais pas entre leurs longueurs dorsales du manteau (Tabl. 1).

TABLEAU I

Longueur dorsales du manteau (DML) et poids sec (PS) des nouveau-nés de *Sepia officinalis* selon la température d'incubation des œufs.

Température	12°C	15°C	18°C	21°C
DML (m m)	$7,71 \pm 0,68$	$7,80 \pm 0,82$	$7,71 \pm 0,70$	$7,11 \pm 1,18$
PS (g)	$49,4 + 5,3$	$46,9 \pm 9,7$	$45,0 + 7,1$	$35,0 + 15,4$
(m \pm écart-type)				

Ainsi, plus la température de l'eau de mer est élevée, plus les poids secs des nouveau-nés sont faibles, mais elle n'affecte pas la taille des seiches.

2-Évolution du poids sec des nouveau-nés au cours de l'éclosion:

Oshima et Choe (1961) chez *Sepia esculanta*, ainsi que Richard (1971) chez *Sepia officinalis* soulignent l'existence de trois types de nouveau-nés, à partir d'histogrammes de taille ou en se basant sur la présence du sac vitellin externe à l'éclosion: les prématurés, les retardés et les autres. En ce qui concerne notre étude, les éclosions sont groupées par périodes de trois jours (Tabl. II).

Pour toutes les températures considérées, le poids sec des nouveau-nés augmente progressivement au cours de la phase d'éclosion. Il atteint un maximum, puis chute jusqu'à la fin de cette période. Ceci semble mettre en évidence une phase plus ou moins longue où les éclosions seraient "prématurées" : les nouveau-nés éclosent alors avec un poids sec plus faible que le poids sec moyen (Tabl. I). Après un maximum correspondant à la date optimale d'éclosion, apparaissent les nouveau-nés "retardés" : ils éclosent avec une taille plus faible.

TABLEAU II

Évolution du poids sec (en mg) des nouveau-nés de *Sepia officinalis* au cours de la phase d'éclosion, en fonction de la température d'incubation.

Température (en °C)	Différentes phases de la période d'éclosion (en jours)							
	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-24
12	38,4	49,5	48,9	52,5	41,8	50,0	—	—
15	28,3	35,4	44,1	—	46,6	66,1	53,7	51,4
18	32,3	46,0	44,9	50,7	—	—	—	—
21	30,1	36,1	—	—	—	—	—	—

(les cases vides signifient qu'aucune éclosion n'a été observée)

3- Cinétique du développement :

Nous étudions ici l'augmentation du poids sec de l'embryon (en mg) et la diminution du poids sec du vitellus puis du sac vitellin externe (en mg), au cours du développement des œufs, en fonction de la température (Fig. 1).

Comme nous l'avons vu précédemment, l'éclosion d'une ponte donnée se déroule en quelques jours, et fait apparaître des variations de poids chez les nouveaux-nés. Nous considérerons donc arbitrairement que la date d'éclosion de la ponte correspond à la date où 50 % des éclosions ont eu lieu, cet événement sera appelé E-50% (Gomi *et al.*, 1986).

a-Croissance des embryons :

Les courbes de croissance des embryons (Fig. 1), présentent toutes une allure sensiblement identique à une courbe de croissance en S où trois phases distinctes apparaissent : une phase de croissance lente (phase A), une phase de croissance rapide (phase B) et enfin une phase de croissance ralentie (phase C), visible en particulier aux températures de 15 et 18°C, à partir de la date d'E-50 %. La durée de ces phases est d'autant plus importante que la température d'incubation est faible.

Un modèle d'ajustement à une courbe est choisi. L'équation de cette courbe s'écrit :

$$Y = \frac{a}{1+be^{-cx}}$$

avec Y = poids sec des embryons (en mg)
 X = âge des embryons (en jours)
 a , b , et c constantes.

TABLEAU III

Différents paramètres relatifs à l'ajustement des courbes de croissance des embryons de *Sepia officinalis* en fonction de la température d'incubation.

Température (en°C)	Coefficient de détermination	a	Constante b	c
12	0,99	63,65	95,54	0,078
15	0,99	50,36	60,21	0,139
18	0,99	47,34	40,63	0,226
21	0,99	27,38	18,29	0,371

* La phase A :

Elle débute à la fécondation de l'oeuf et apparaît dès que l'embryon peut être détaché du sac vitellin externe et pesé, soit aux stades 19-20 de la classification de Lemaire (1970), observés aux quatre températures étudiées (Fig. 1). Cette phase de croissance lente se termine, quelle que soit la température entre le stade 25 et le stade 27. Elle peut durer de 15 à 75 jours, en relation avec la température, et occuper respectivement de 44 à 56 % du temps total du développement.

* La phase B :

Elle se caractérise par une accélération de la croissance en poids de l'embryon. Quelle que soit la température, elle débute aux stades 26-27 et s'achève à la date d'E-50 %, alors que les embryons se trouvent au stade 30 ou stade de l'éclosion (Lemaire, 1970). Sa durée varie de 17 à 54 jours, soit respectivement 50 à 40 % du temps total du développement.

* La phase C :

Elle apparaît au même moment que les premières éclosions. Les embryons n'ayant pas encore éclos semblent subir une croissance ralentie voire stoppée. Ceci est particulièrement visible aux températures de 15 et 18°C.

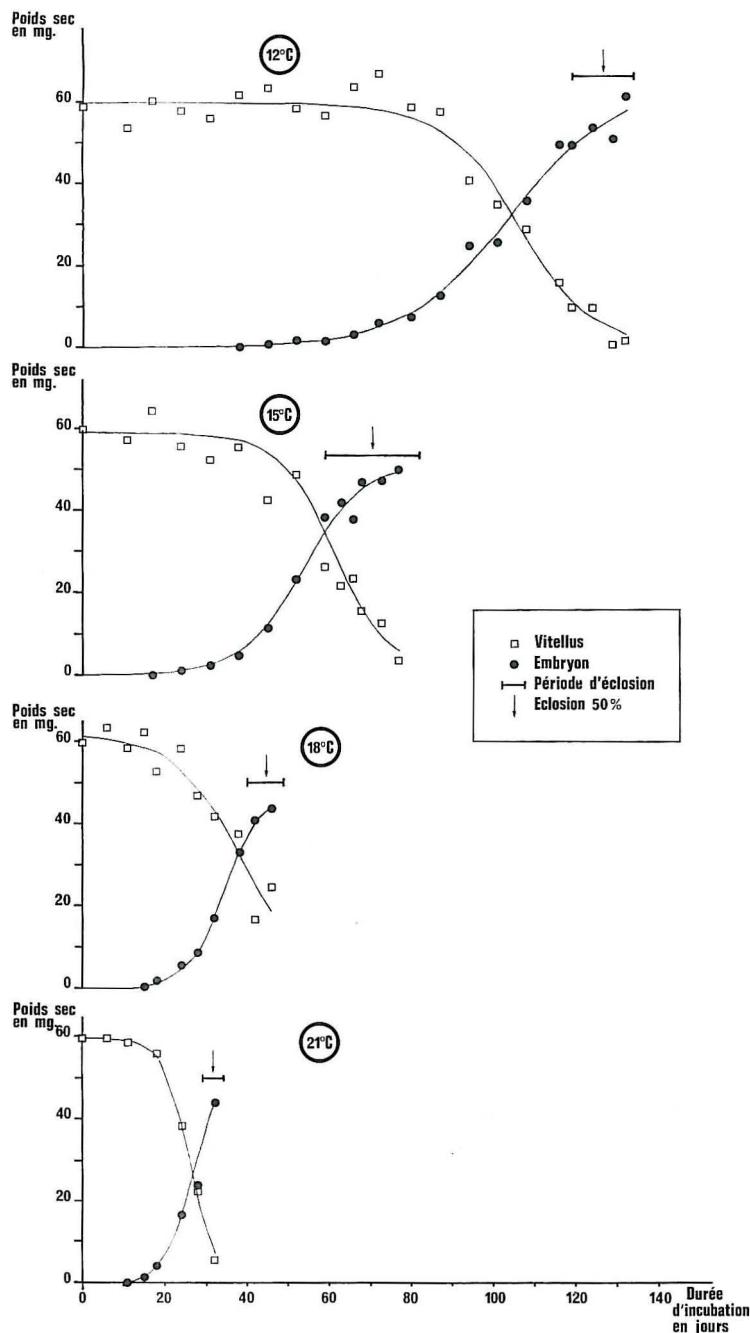


Fig. 1 : Évolution du poids sec des embryons et du sac vitellin externe de *Sepia officinalis* au cours du développement en fonction de la température d'incubation.

b-Diminution du poids du vitellus:

On observe deux étapes : une phase I au cours de laquelle le poids sec du vitellus diminue lentement puis une phase II où il décroît rapidement. La durée de ces deux phases est d'autant plus importante que la température d'incubation est faible.

* La phase I :

Elle débute au temps 0, soit au stade 1 de l'œuf fécondé (Lemaire, 1970), et se termine sensiblement en même temps que la phase A de croissance de l'embryon. Elle dure entre 15 et 77 jours et représente 44 à 57 % de la durée totale du développement.

* La phase II :

Elle apparaît en même temps que la phase B de croissance de l'embryon, soit vers les stades 26-27. Elle se termine à la fin de la période des éclosions, c'est-à-dire à la fin de la phase C décrite précédemment. Elle dure 14 à 56 jours, soit 41 à 42 % de la durée totale du développement. Il faut signaler que la quantité de vitellus restant à la fin de cette phase est d'autant plus grande que la température d'incubation est élevée. Nous pouvons alors émettre l'hypothèse que plus la température de l'eau est forte, moins l'embryon utilise de vitellus.

c-Vitesses de développement :

Les courbes ajustées de la Fig. 1 permettent de calculer la vitesse de croissance de l'embryon (Vc en mg/jour) au cours des phases A et B, et la vitesse de consommation du vitellus (Vv en mg/jour) au cours des phases I et II (Tabl.IV).

TABLEAU IV

Vitesses moyennes de croissance des embryons (en mg/jour) au cours des phases A (VcA) et (VcB) et vitesses moyennes de consommation du vitellus des œufs de *Sepia officinalis* (en mg/jour) en phase I (VvI) et en phase II (VvII), en fonction de la température d'incubation.

Température (en °C)	Vitesse de croissance de l'embryon (mg/jour)		Vitesse de consommation du vitellus (mg/jour)	
	VcA	VcB	VvI	VvII
12	0,11	0,93	0,0071	1,16
15	0,53	1,12	0,0660	1,80
18	0,59	2,00	0,1300	1,74
21	0,90	2,50	0,5300	3,41

Plus la température d'incubation est élevée, plus la vitesse de croissance de l'embryon et la vitesse de consommation du vitellus sont élevées. Ceci montre que les faibles températures favorisent la croissance de l'embryon. En ce qui concerne la consommation du vitellus, elle est d'autant plus rapide que la température est forte. De plus, lorsque la température augmente, l'écart entre la vitesse de croissance de l'embryon et la vitesse d'utilisation du vitellus s'accroît. Le vitellus semble alors être consommé plus rapidement que l'embryon ne croît. Ceci rejoint l'hypothèse émise précédemment : la totalité du vitellus n'est pas utilisée et le transfert de matière du vitellus vers l'embryon ou vers le sac vitellin interne, caractérisé par la diminution du poids du sac vitellin externe, semble être incomplet.

4- Taux de conversion :

A partir des travaux réalisés par Hamor et Garside (1977) sur le développement embryonnaire des Poissons Salmonidae, nous définissons deux taux permettant d'étudier la conversion du vitellus (pour chacune des quatre températures étudiées, nous considérons le poids sec moyen du vitellus, calculé à partir des 10 œufs disséqués à la ponte ainsi que des œufs disséqués en phase I, avant l'apparition d'un embryon) :

Taux de conversion du vitellus = chez les embryons pendant la phase d'éclosion (TC ₁)	$\frac{\text{Poids sec moyen (mg) des embryons pendant la phase d'éclosion}}{\text{Poids sec moyen (mg) du vitellus}} \times 100$
Taux de conversion du vitellus = chez les nouveau-nés TC ₂)	$\frac{\text{Poids sec moyen (mg) des nouveau-nés}}{\text{Poids sec moyen (mg) du vitellus}} \times 100$

TC₁ donne le taux de conversion du vitellus en poids sec de seiche à partir d'œufs disséqués pendant la phase d'éclosion, alors que TC₂ se rapporte à des nouveau-nés (dans les deux cas, la seiche possède un sac vitellin interne de poids inconnu).

TABLEAU V

Taux de conversion du vitellus chez *Sepia officinalis* selon les différentes températures d'incubation

Température en °C	TC1	Taux en %	TC2
12	90,7		86,2
15	76,6		80,7
18	69,6		74,6
21	48,9		59,0

Plus la température est élevée, plus TC1 et TC2 sont faibles. Cependant, le seul cas où TC2 est inférieur à TC1 est observé à 12°C. A cette température, le poids sec des nouveaux est inférieur à celui des embryons au cours de la période d'éclosion, ceci est lié à la longue période de développement.

5-Succession des stades de développement :

Il s'agit d'étudier l'apparition de stades caractéristiques du développement de *Sepia officinalis* et d'en préciser les caractéristiques au cours de l'embryogenèse. Au cours de cette étude, seuls les stades 23-24 et 30 de la classification de Lemaire (1970), ont pu être observés à toutes les températures (Tabl. 6).

TABLEAU 6

Caractères biométriques correspondant à quelques stades de développement embryonnaire de *Sepia officinalis* aux différentes températures d'incubation.

Stade	Température en °C	Age en jours	DML en mm	PSE en mg	PSV en mg	PSE en %	PSV en %
23-24	12	66	-	3,0	63,4	4,5	95,5
	15	31	-	2,0	57,9	3,3	96,7
	18	18	-	1,5	52,8	2,8	97,2
	21	15	-	1,2	67,7	1,8	98,2
30 avant éclosion	12	116	7,4	49,4	15,5	76,1	23,9
	15	59	6,8	35,2	28,9	54,9	45,1
	18	38	6,5	32,9	37,5	46,7	53,3
	21	28	6,7	23,9	22,2	51,9	48,1
30 E-50 %	12	129	8,2	50,3	0,7	98,6	1,4
	15	73	7,7	47,0	12,6	78,8	21,2
	18	38	6,5	32,9	37,6	46,7	53,3
	21	32	-	44,0	5,8	88,3	11,7

DML.= Longueur dorsale du manteau

PSE= Poids sec de l'embryon

PSV= Poids sec du sac vitellin externe

a-Stade 23-24 :

Ici, le tube siphonal est fermé et le bord du manteau ne recouvre pas l'extrémité des branchies, de plus, on observe un début de pigmentation de la rétine en rouge-orangé (Lemaire, 1970). Selon la température, ce stade apparaît plus ou moins tôt : au bout de quinze jours à 21°C et environ un mois et demi plus tard à 12°C. L'embryon est alors près de deux fois plus petit qu'à 12°C, et son poids ne représente que 1,8 % du poids sec de l'oeuf sans les enveloppes.

b-Stade 30 (avant éclosion) :

Il s'agit de l'étape ultime du développement précédant les premières éclosions. A cet instant, la pupille apparaît en W et le sac vitellin externe est totalement résorbé ou presque (Lemaire, 1970). Comme précédemment, la date d'apparition de ce stade est plus tardive aux faibles températures : il apparaît en 28 jours à 21°C et en quatre mois à 12°C.

c-Stade 30 (E-50 %) :

A cet instant, 50 % des éclosions ont eu lieu. Comme précédemment, la date d'apparition de ce stade varie avec la température. La taille maximale atteinte par les embryons apparaît à 12°C, le vitellus se réduit alors à 1,4 % du poids sec total de l'œuf. Cependant, on peut constater que depuis le stade précédent (stade 30 avant éclosion), c'est à 12°C que l'augmentation du poids sec de l'embryon est la moins nette (+2 %). Il semble que dans ce cas, les embryons atteignent une taille maximale mais, les embryons n'ayant pas éclos dans les premiers jours semblent perdre du poids avant leur éclosion.

6- Importance de la teneur en eau de l'œuf au cours du développement:

Nous comparons ici le poids frais et le poids sec des œufs au cours de leur développement. La quantité d'eau obtenue par différence, représente à la fois l'eau constitutive des enveloppes, des tissus de l'embryon, du vitellus et enfin, l'eau contenue dans le liquide périvitellin (Fig. 2).

Le poids frais des œufs varie au cours du développement, comme l'a déjà observé Choe (1966) pour d'autres espèces de seiches. Le poids sec total des œufs reste sensiblement constant. Après une chute sensible du poids frais et de la quantité d'eau contenue dans l'œuf (significative à 93 % : test de Student) durant 11 à 31 jours selon la température d'incubation, ceux-ci augmentent progressivement jusqu'à l'éclosion. L'eau est donc responsable des fortes variations du poids frais de l'œuf. En effet, au cours de son développement il contient 85 à 95 % d'eau; la perte de poids décrite ci-dessus correspond à une perte en eau de l'ordre de 5% du poids initial.

DISCUSSION

Le poids sec des nouveau-nés est influencé par la température d'incubation (Choe, 1966 ; Richard, 1971; Boletzky, 1975 ; Pascual, 1978 ; Palmegiano et D'Apote, 1983). La température de 15°C permet l'éclosion des seiches les plus grandes (Bouchaud & Daguzan, 1989). Dans cette étude, le poids maximal des nouveau-nés est atteint à 12°C, mais la DML maximale est atteinte à 15°C.

Pour une ponte donnée, des éclosions prématurées, normales ou retardées ont déjà été observées chez *Sepia esculanta* (Oshima & Choe, 1961) et chez *Loligo vulgaris* (Mac Mahon & Summers, 1971). Si la naissance a lieu avant terme, pour une raison encore

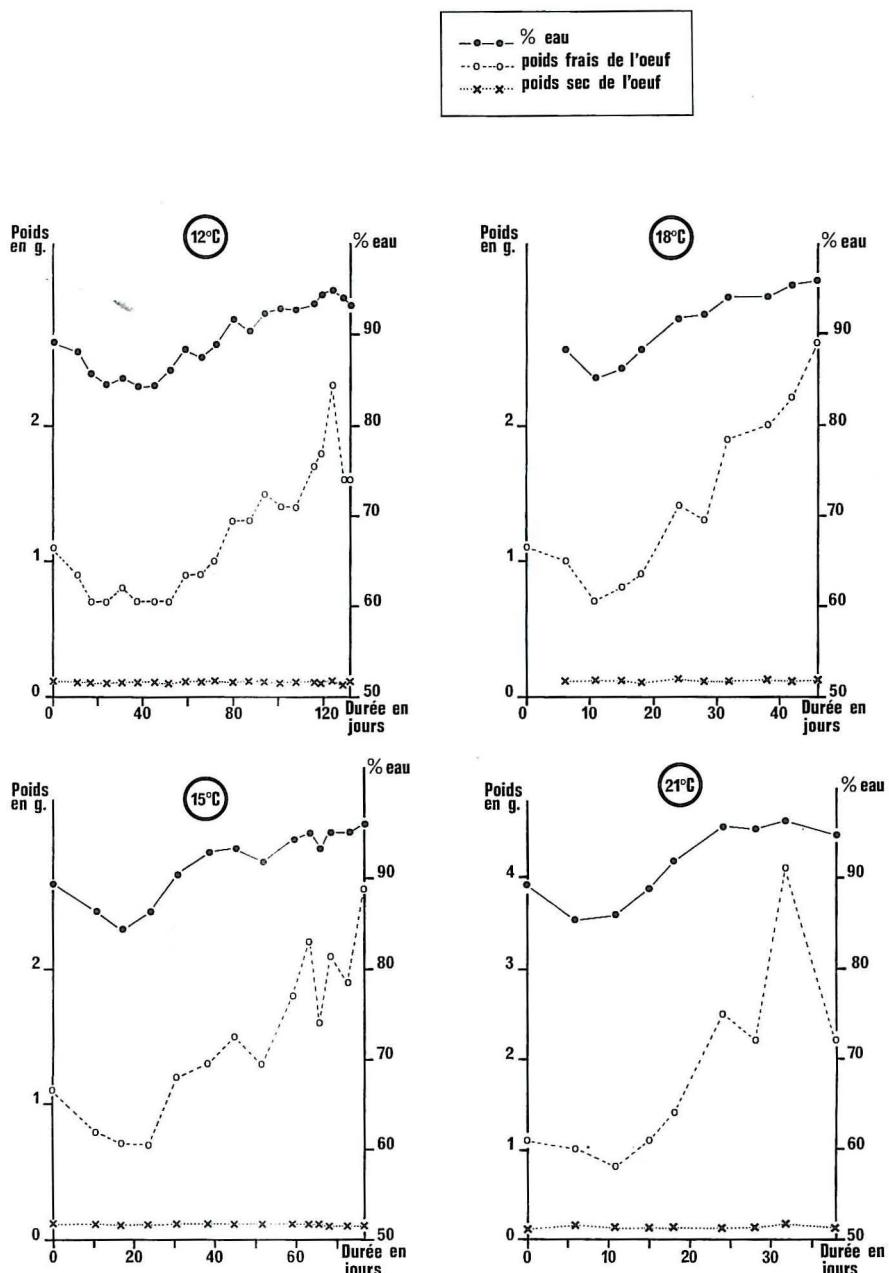


Fig. 2 : Évolution du poids sec, du poids frais et du pourcentage de l'eau contenue dans l'oeuf de *Sepia officinalis* au cours du développement en fonction de la température de l'eau de mer.

Ce schéma général s'observe à toutes les températures étudiées.

inconnue mais observée uniquement en élevage (Mathy *et al.*, 1976), l'animal n'a pu assimiler la totalité de son vitellus (Richard, 1971). Pour Boletzky (1975), l'éclosion n'est pas liée à la quantité de vitellus restant dans le sac vitellin interne, de même que la perte du sac vitellin externe est considérée en général comme la manifestation du stade de l'éclosion. Les individus prématurés et les individus retardés pourraient d'ailleurs être déterminés par la comparaison avec les "larves d'éclosion standard" déterminées par comparaison à la moyenne (Choe, 1966), mais ceci n'a pas été possible ici du fait des faibles effectifs à l'éclosion variant de 10 à 26.

Le taux de croissance des embryons varie au cours de leur développement. Les courbes ajustées aux données sont de type logistique de croissance, comme chez *Loligo vulgaris* (Naef, 1928). Plus la température d'incubation est élevée, plus le taux de croissance des embryons est élevé, mais les nouveau-nés éclosent alors avec une DML plus faible. Les phases A et B décrites ici représentent deux processus distincts relatifs à la croissance de l'embryon aux dépens du vitellus. La phase A de croissance lente est caractérisée par la mise en place des tissus et des organes, 90 % des stades de la classification de Lemaire lui correspondent. Le syncytium vitellin se met en place au cours de la gastrulation (stades 10 à 17) : il se comporte alors comme un tissu spécialisé possédant des fonctions trophiques, et intervient dans la digestion et l'utilisation des réserves vitellines sous-jacentes (Richard & Lemaire, 1978). Plus tard, vers les stades 20 à 25, le vitellus digéré par le syncytium vitellin passe par le sinus sanguin périvitellin et est transféré dans les sinus de l'embryon grâce aux contractions rythmiques du sac vitellin externe (Lemaire, 1970) et des contractions des tissus recouvrant les connections entre le vitellus et l'embryon (Boletzky, 1983). Il n'existe cependant pas de rupture nette entre l'organogenèse et la phase post organogénétique de la croissance : la diminution de taille par compression du sac vitellin interne au cours de l'organogenèse du fait de la mise en place des organes internes est inversée par le transfert du vitellus du sac externe au sac interne (Boletzky, 1986). A la fin du développement, la glande digestive embryonnaire connectée au syncytium vitellin, uniquement par le système circulatoire prend le relais du sac vitellin interne (Lemaire, 1970), dont la résorption doit être totale pour que l'éclosion ait lieu chez *Loligo vulgaris* (Boletzky, 1975) contrairement à la seiche (Boletzky, 1983). Il serait donc intéressant de distinguer à l'éclosion, le nouveau-né proprement dit, du sac vitellin interne, et de peser séparément leur poids sec.

Il faut noter que la température n'intervient que sur les dates d'apparition des différents stades, ainsi que sur leur vitesse de succession, mais pas sur les processus embryologiques pouvant influencer l'anatomie ou la morphologie des animaux. Elle semble par contre intervenir sur l'utilisation du vitellus selon deux processus distincts : d'une part sa consommation baisse, et d'autre part sa transformation en tissus vivants diminue également aux fortes températures d'incubation. L'origine de cette baisse de consommation est encore inconnue, elle pourrait être liée à un moindre transfert de vitellus du sac externe vers le sac interne en relation avec la faible taille des embryons aux fortes températures. Cette baisse du rendement de transformation du vitellus en tissus vivants existe chez de nombreux poissons pour qui, aux fortes températures une grande proportion du vitellus est utilisée pour la maintenance de l'embryon, laissant une faible proportion disponible pour la croissance (Marr,

1966). La conversion du vitellus en poids sec d'embryon, peut atteindre 91 % (à 12°C) ou seulement 49 % (à 21°C). Ces proportions semblent très élevées, en comparaison avec quelques espèces de Poissons, où la conversion du vitellus varie entre 40 et 70 % (Marr, 1966), et reflètent l'extrême importance de la durée du développement sur l'incubation des œufs. Ainsi, aux faibles températures, et notamment à 12°C, même si la consommation et la conversion du vitellus sont maximales, la longue durée d'incubation d'environ 150 jours (Bouchaud & Daguzan, 1989), provoque une consommation élevée des réserves en fin de développement pour des raisons encore inconnues.

L'étude de la succession des stades de développement au cours du temps en fonction de la température montre que le retard de croissance de l'embryon observé à la naissance aux fortes températures se manifeste dès les stades 23-24, c'est-à-dire en 15 jours à 21°C. Cependant, du fait de la très faible taille des embryons à ce stade, la précision des dissections peut influencer la précision des mesures, de même que l'effectif très faible des échantillons (quatre œufs disséqués par lot) ne nous ont pas permis d'observer les stades précédents, il est donc actuellement impossible de déterminer avec précision la date où la température d'incubation commence à influencer l'embryogenèse.

La perte d'eau des œufs au début du développement, déjà signalée par Boletzky (1986), correspond à l'évacuation de l'eau contenue dans l'espace périvitellin dès la ponte. En effet, celui-ci contient à ce moment une grande quantité de mucus dans lequel baigne l'ovocyte. Dans le but d'expliquer ce phénomène, il serait intéressant d'étudier la teneur chimique du liquide contenu dans l'espace périvitellin aux stades précoces et de la comparer avec celle du liquide périvitellin aux stades proches de l'éclosion. Cette perte d'eau correspond également à la perte d'eau des enveloppes des œufs avant leur durcissement, il serait donc nécessaire de comparer le poids frais et le poids sec des enveloppes au cours du développement.

CONCLUSION

L'étude présente a permis de mettre en évidence un certain nombre de points concernant le déroulement du développement embryonnaire de la Seiche commune *Sepia officinalis*, en fonction de la température d'incubation.

La température influence le poids sec des nouveau-nés, ainsi plus elle est élevée, plus celui-ci est faible. D'autre part, on observe la présence, au sein d'un même groupe d'œufs, d'une forte hétérogénéité au niveau de la date d'éclosion où des individus prématurés, retardés ou normaux apparaissent. La croissance des embryons suit une courbe logistique. Elle est d'autant plus rapide que la température est plus élevée. Le poids sec du sac vitellin externe diminue au cours du développement en faveur de l'embryon, également en relation avec la température. Le vitellus est utilisé de deux façons distinctes : il est consommé d'une part par l'embryon pour l'élaboration de tissus vivants, et d'autre part pour sa maintenance. La température agit sur ces deux destinations. Cependant, à 12°C, la durée du développement proche de 150 jours semble provoquer un déficit dans l'utilisation du vitellus, au cours des stades tardifs.

Les stades de développement se succèdent suivant des vitesses variables selon la température ; à 12°C le stade 23-24 est atteint en 66 jours, alors qu'à 21°C il l'est en 15 jours seulement. Le stade 30 peut-être observé dans les deux cas avec le même écart de 1 à 4. Il semble que des les premiers stades (segmentation et gastrulation), la température joue un rôle dans la vitesse de leur succession.

Enfin, la quantité d'eau contenue dans l'œuf n'est pas influencée par la température d'incubation. Dans tous les cas, les œufs perdent de l'eau au début du développement, puis on observe une entrée d'eau progressive dans les œufs, jusqu'à atteindre 85 à 95 % du poids frais de l'oeuf quelques jours avant l'éclosion.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Madame Anne Noëlle Bouchaud pour son aide technique au cours de l'étude ainsi que Madame Claudie Evanno pour la qualité des graphiques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARNOLD, J.M., 1963. Developmental analysis of the Cephalopod embryo. *Assoc. Island. Mar. Lab. Carib.* 2.19.
- ARNOLD, J.M., 1965. Normal embryonic stages of the squid *Loligo pealei* (Lesueur) *Biol. Bull.*, 28 : 24-32.
- ARNOLD, J.M. & L.D. WILLIAMS-ARNOLD, 1980. Development of the ciliature pattern on the embryo of the squid *Loligo pealei* : a scanning electron microscope study. *Biol. Bull.*, 159 : 102-116.
- BOUCHAUD, O. & J. DAGUZAN, 1989. Étude du développement de l'œuf de *Sepia officinalis* L. (Céphalopode, Sepioidea) en conditions expérimentales. *Haliotis*, vol 19 : 189-200.
- BOLETZKY, S.V., 1975. A contribution to the study of yolk absorption in the Cephalopoda. *Z. Morph. Tiere*, 80 : 229-246.
- BOLETZKY, S.V., 1982. Structure tégumentaire de l'embryon et mode d'éclosion chez les Céphalopodes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 107, n°3, 475-482.
- BOLETZKY, S.V., 1983. *Sepia officinalis* in : *Cephalopod life cycles*, I. Academic press. London., 31-52.
- BOLETZKY, S.V., 1986. Encapsulation of Cephalopod embryos : a search for functional correlations. *Am. Malac. Bull.*, vol 4 (2), 217-227.
- BOLETZKY, S.V., 1987. Embryonic phase. in : *Cephalopod life cycles*, Comparative reviews. P.R. Boyle ed., Acad. Press, London, vol II, 5-31.
- CHOE, S., 1966. On the eggs, rearing, habits of the fry and growth of some Cephalopoda. *Bull. Mar. Sci.*, USA, 16, n°2, 330-348.
- FIORONI, P., 1974. Zur Entstehung des Dotterepithels bei verschiedenen Octopodenarten (Mollusca Cephalopoda) *Rev. Suisse Zool.*, 81.n°4 : 813-837.
- GOMI, F., M. YAMAMOTO & T. NAKAZAWA, 1986. Swelling of egg during development of the cuttlefish *Sepiella japonica*. *Zool. Sci.*, 3 : 641-645.
- GRASSO, M. & F. DI GRANDE, 1971. Observations on the development and sexe differentiation of the gonad in embryos and young specimens of *Sepia officinalis* L. *Monitore. zool. Ital.*, 5 : 133-146.
- HAMOR, T. & GARSIDE, E. T., 1977. Size relations and yolk utilization in embryonated ova and alevins of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in various combinations of temperature and dissolved oxygen. *Can. J. Zool.*, 55 : 1892-1898.
- JOUBIN, L., 1883. Sur le développement de la branchie des Céphalopodes. *C.R. Acad. Sc. Fr.*, 97 : 1076-1078.
- JOUBIN, L., 1885. Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. *Arch. Zool. Expér. Gén.*, 3 : 75-150.

- LEMAIRE, J., 1970. Table de développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, n°4 : 773-782.
- LEMAIRE, J., 1971. Étude du développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse doct., 3^ecycle, Embryo., Univ. Sci. Techn., Lille.
- LEMAIRE, J. & A. RICHARD, 1970. Évolution embryonnaire de l'appareil génital : différenciation du sexe chez *Sepia officinalis* L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, n°3, p 475.
- LEMAIRE, J. & A. RICHARD, 1979. Présomption d'un contrôle endocrine de la différenciation du sexe chez la seiche embryonnaire. *Ann. Endocrinol.*, (Paris), 40 : 91-92.
- LEMAIRE, J., A. RICHARD & W. DECLER, 1975. Le foie embryonnaire de *Sepia officinalis* L. *Haliois*, 6 : 287-296.
- MAC MAHON, J.J. et SUMMERS, W.C., 1971. Temperature effects on the developmental rate of squid (*Loligo pealei*) embryos. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 141, (3), 561-567.
- MANGOLD, K., BOLETZKY, S.V. et FROESCH, D., 1971. Reproductive biology and embryonic development of *Eledone cirrhosa* (Cephalopoda, Octopoda). *Mar. Biol.*, 8, (2), 109-117.
- MARR, D. H. A., 1966. Influence of temperature on efficiency of growth of salmonid embryos. *Nature*, London, 212, 5065 : 957-959.
- MARTHY, H.J., 1978. Embryologie expérimentale chez les céphalopodes. *Vie et Milieu*, Ser. A.B, 28-29, n°1 : 121-142.
- MARTHY, H. J., R. HAUSER, R. A. SCHOLL, 1976. Natural tranquiliser in Cephalopod eggs. *Nature*, GB., 261, n°5560, 496-497.
- MONTALENTI, G. & G. VITAGLIANO, 1944. Osservazioni sul differenziamento dei sessi negli embrioni di *Sepia officinalis*. *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 19 : 80-81.
- MONTALENTI, G. & G. VITAGLIANO, 1946. Ricerche sul differenziamento dei sessi negli embrioni di *Sepia officinalis*. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 20 : 1-18.
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna. Flora. Golf. Neapel.*, 85, (1), 1-863.
- NAEF, A., 1928. Die Cephalopoden. *Fauna. Flora. Golf. Neapel.*, 135, (2), 1-357.
- OSHIMA, Y. & S. CHOE, 1961. On the rearing of young cuttlefish and squid. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 27 : 979-986.
- PALMEGIANO, G. B. & d'APOTE, M.P., 1983. Combined effects of temperature and salinity on cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) hatching. *Aquaculture*, NLD., 35, n° 3, 259-264.
- PASCUAL, E., 1978. Crecimiento y alimentación de tres generaciones de *Sepia officinalis* en cultivo. *Invest. pesq.*, ESP., 42, n° 2, 421-442.
- PORTMANN, A., 1926. Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei *Loligo vulgaris*. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 5 : 406-423.
- RANZI, S., 1930. Condizioni determinanti lo sviluppo delle branchie. (Ricerche di embriologia sperimentale sui Cefalopodi). *Rend Accad. Naz. Lincei. Cl. Sci.*, (VI) 12, 468.
- RANZI, S., 1931. Resultati di ricerche di embriologia sperimentale sui Cefalopodi. *Arch. Zool.*, Ital., 16, 403.
- RICHARD, A., 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse n° 243, Univ., Lille, (Fac Sci.), 264 p.
- RICHARD, A. & J. LEMAIRE, 1978. Différenciation du sac vitellin externe de la Seiche (Mollusque, Céphalopode). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103 : 416-417.
- ROPER, C.F.E. & M. J. SWEENEY, 1983. Technics for fixation, preservation and curation of Cephalopods. *Mem. Natl. Mus. Victoria*, n° 44 : 29-47.
- SACARRAO, G. F., 1945. Études embryologiques sur les Céphalopodes. *Arq. Mus. Bocage*, 16 : 33-70.
- SACARRAO, G. F., 1953. Quelques aspects sur l'origine et le développement du type d'oeil chez les Céphalopodes. *Arq. Mus. Bocage*, 25 : 1-29.
- SCHERRER, B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin ed., Québec, 859 p.
- VIALLET, L., 1888. Recherches sur les premières phases de développement de la seiche (*Sepia officinalis*). *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 6 : 165-280.
- WOLF, G., E. VERHEYEN, A. VLAEMINCK, J. LEMAIRE & W. DECLER, 1985. Respiration of *Sepia officinalis* during embryonic and early juvenile life. *Mar. Biol.*, 75.