



# ÉLEVAGE DE CÉPHALOPODES EN AQUARIUM

S V Boletzky

► **To cite this version:**

S V Boletzky. ÉLEVAGE DE CÉPHALOPODES EN AQUARIUM. Vie et Milieu , 1974, XXIV, pp.309 - 340.  
⟨hal-02985943⟩

**HAL Id: hal-02985943**  
**<https://hal.science/hal-02985943v1>**

Submitted on 2 Nov 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

## ÉLEVAGE DE CÉPHALOPODES EN AQUARIUM

par S. v. BOLETZKY

*Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer*

### ABSTRACT

The author gives a brief survey of current methods of rearing littoral Cephalopoda in the laboratory. Results are discussed in regard to their application in the study of life cycles and population dynamics. Emphasis is placed on the fact that laboratory results alone, however important they are, do not suffice for a definitive interpretation of isolated field data.

### INTRODUCTION

Depuis la fin du dernier siècle, plusieurs espèces de Céphalopodes littoraux ont été maintenues, pour des périodes plus ou moins longues, dans des laboratoires et des aquariums publics (GRIMPE, 1928; LANE, 1957). Beaucoup d'observations sur la biologie des Céphalopodes ont ainsi été faites en aquarium. Quelques espèces se reproduisaient en captivité; ceci permettait de compléter et d'approfondir les connaissances encore très partielles sur certains aspects de la reproduction, sur l'embryologie et sur les caractéristiques des animaux nouveau-nés. Par contre, l'étude des stades juvéniles plus avancés dépendait toujours de la récolte d'animaux en mer. Or, ces spécimens étaient souvent endommagés par les engins de pêche et survivaient mal en aquarium. Par conséquent, la connaissance des Céphalopodes juvéniles se limitait essentiellement à celle de leur distribution géographique et bathymétrique et de leur morphologie (NAEF, 1923; CLARKE, 1966). Les taux



TABLEAU I

Ordre	Famille	Genre et espèce	Mode de vie des jeunes animaux	Age maximum en élevage (jours)	Reproduction en élevage	Auteur	
Sepioidea	Sepiidae	<i>Sepia esculenta</i>	benthique	120	—	Choe & Oshima, 1963 Choe, 1966 a, b	
		<i>Sepia subaculeata</i>	"	110	—		
		<i>Sepietta maindroni</i>	"	130	—		
			<i>Sepia officinalis</i>	"	420	+	Schröder, 1966
			<i>Sepia officinalis</i>	"	> 500	+	Richard, 1966 - 1971
			<i>Sepia officinalis</i>	"	430	+	Boletzky, 1974
	Sepiolidae		<i>Euprymna berryi</i>	"	70	—	Choe, 1966
			<i>Sepiola rondeletti</i>	"	150	+	Boletzky <i>et al.</i> , 1971
			<i>Sepiola robusta</i>	"	220	+	
			<i>Sepiola affinis</i>	"	250	+	
		<i>Sepiola ligulata</i>	"	150	—		
		<i>Sepietta neglecta</i>	"	220	—		
		<i>Sepietta obscura</i>	"	270	(+) ♂		
		<i>Euprymna scolopes</i>	"	200	—	Arnold <i>et al.</i> , 1972	
Teuthoidea (Myopsida)	Loliginidae	<i>Rossia macrosoma</i>	"	270	—	Boletzky et Boletzky, 1973	
		<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	planctonique	45	—	Choe & Oshima, 1961	
		<i>Sepioteuthis sepioidea</i>	"	150	—	La Roe, 1971	
		<i>Loligo vulgaris</i>	"	45	—	Boletzky, 1971	
		<i>Octopus vulgaris</i>	"	90	—	Itami <i>et al.</i> , 1963	
Octopoda	Octopodidae	<i>Octopus joubini</i>	benthique	250	(+) ♀	Boletzky & Boletzky, 1969	
		<i>Octopus joubini</i>	"	> 250	+	Thomas & Opresko, 1973	
		<i>Octopus briareus</i>	"	?	(mat. sex.)	Wolterding, 1971 (non publié)	
		<i>Haplochaena maculosa</i>	"	> 150	+	Tranter & Augustine, 1973	
		<i>Eledone moschata</i>	"	380	(+) ♀	Boletzky, 1974	



de croissance et la durée des cycles de reproduction pouvaient seulement être estimés si des pêches régulières, effectuées pendant des années, fournissaient un matériel suffisamment abondant pour l'analyse statistique (cf. MANGOLD-WIRZ, 1963).

Il était donc naturel d'envisager l'élevage de jeunes animaux, à partir de l'éclosion obtenue en aquarium, mais il semble que les tentatives entreprises avant 1960 n'aient pas été couronnées de succès. Les premiers élevages dont nous avons connaissance ont été effectués dans le cadre de projets liés aux sciences de la pêche et à l'aquaculture, en Corée et au Japon. Ces travaux étaient bientôt suivis d'autres expériences d'élevages faites en Europe et aux Etats-Unis.

Dans le Tableau I, nous donnons la liste des principaux résultats publiés jusqu'ici. Il faut cependant souligner qu'il y a probablement, en plus, des rapports non publiés ou parus dans des revues locales s'adressant aux aquaculteurs des pays asiatiques.

Tous les Céphalopodes mentionnés dans le Tableau I sont des espèces littorales dont les animaux nouveau-nés sont pour la plupart benthiques. Seules deux espèces à jeunes animaux planctoniques ont été élevées jusqu'à l'adulte nectonique (*Sepioteuthis sepioidea*) ou jusqu'au stade benthique à partir duquel l'élevage ne pose pratiquement plus de problème (*Octopus vulgaris*). Dans les conditions artificielles, il est plus difficile de satisfaire à long terme les exigences de Céphalopodes planctoniques voire nectoniques que celles d'animaux nectobenthiques ou nettement benthiques. Il est évident que l'élevage d'espèces pélagiques de haute mer posera de grandes difficultés.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### a) SYSTÈMES D'ALIMENTATION EN EAU DE MER.

Les conditions optimales pour maintenir des Céphalopodes littoraux adultes et pour élever les jeunes animaux éclos en aquarium sont réalisées par l'emploi d'un système ouvert dont les réserves d'eau sont continuellement renouvelées en eau fraîche, non polluée, pompée à une profondeur de quelques dizaines de mètres au minimum. Chez les Céphalopodes littoraux susceptibles d'être maintenus et élevés en aquarium, les variations de salinité entre 30 et 40 ‰ n'ont pas d'effet décelable. Les particules en suspension qui rendent l'eau plus ou moins trouble aux périodes de tempête ne présentent aucun danger pour les espèces benthiques.



Le problème de la pureté de l'eau exigée pour l'élevage d'animaux planctoniques est résolu par l'utilisation de bacs de décantation et de filtres.

La plupart des élevages de Céphalopodes, y compris les nôtres, ont été effectués en circuit ouvert.

Dans le cas de circuits semi-fermés (cf. CAZAUX et COUTANT, 1972) et de circuits fermés (cf. SCHRÖDER, 1966; GOLDIZEN, 1970), il faut surveiller les paramètres physicochimiques tels la salinité, le pH et la teneur en  $\text{NH}_3$ . Les pompes, filtres, aérateurs, écumeurs, stérilisateurs et thermorégulateurs qui sont maintenant disponibles sur le marché spécialisé en aquariologie dispensent le chercheur qui veut installer un circuit

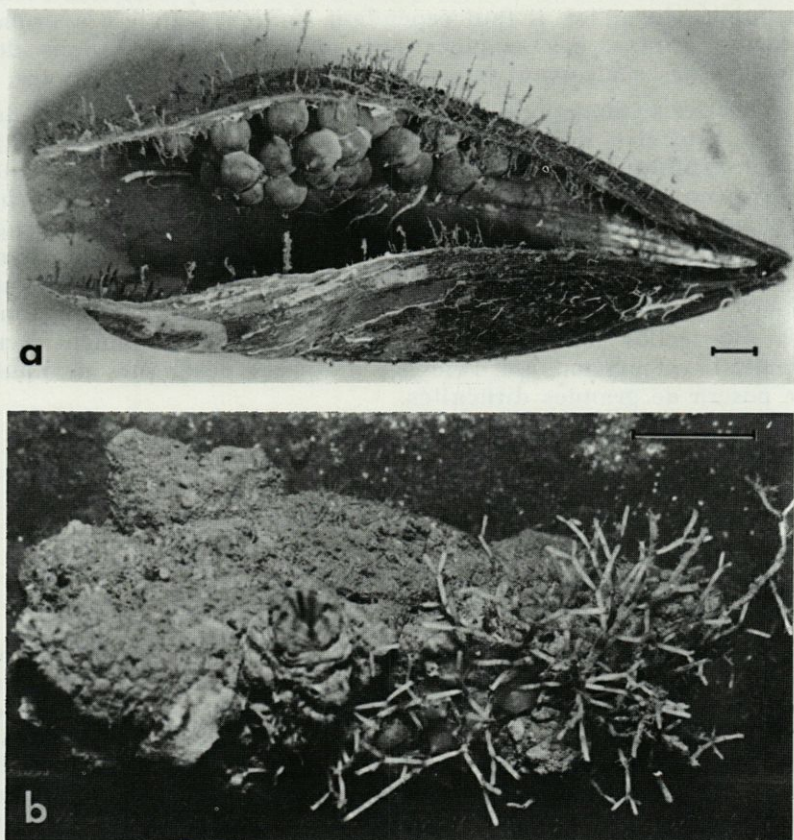


FIG. 1. — Pontes de Sépiolidés. a : œufs de *Rossia macrosoma* dans une coquille de *Pinna pectinata*; b : œufs de *Sepioloideus affinis* déposés (en aquarium) sous un *Microcosmus sabatieri*, entre des *Cellaria* sp. Echelle 1 cm.

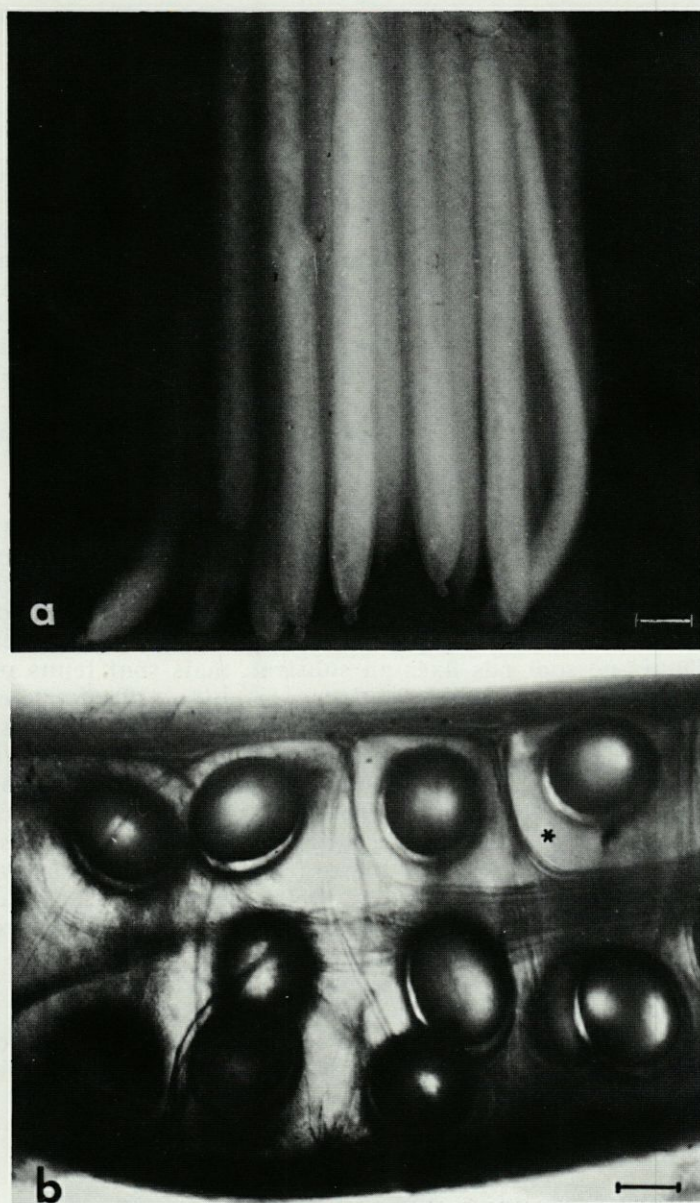


FIG. 2. — Ponte du Calmar *Loligo vulgaris*. a : touffe de cordons réunis en haut par la gélatine de fixation (échelle 1 cm); b : détail d'un cordon montrant les œufs entourés du chorion, de la gélatine de l'oviducte (\*) et emballés dans la bande (disposée en colimaçon) de la gélatine nidamentaire (échelle 1 mm).



fermé, de tous les travaux « de base » nécessaires pour la mise au point d'un système qui maintient une bonne qualité de l'eau de mer.

#### b) PONTES.

Rappelons d'abord la différence fondamentale entre la structure des pontes des Décapodes et celles des Octopodes. Chez les Décapodes (Sepioidea et Teuthoidea), l'œuf qui est toujours entouré d'une enveloppe « primaire » (le chorion) est inclus dans une gélatine sécrétée par la glande de l'oviducte, puis enveloppé par une bande gélatineuse formée par les glandes nidamentaires (JECKLIN, 1934). Chez les Sépioïdés, chaque œuf est ainsi enveloppé individuellement et fixé au substrat (Fig. 1). Chez les Teuthoïdés, un nombre plus ou moins grand est inclus dans une gélatine nidamentaire commune (Fig. 2) qui est ensuite fixée au substrat (Myopsida) ou abandonnée entre deux eaux (Oegopsida). Il n'y a pas de soins maternels chez les Décapodes.

Chez les Octopodes (dépourvus de glandes nidamentaires), une partie du chorion est différenciée en « tige » qui sert à la fixation au substrat (Fig. 3a) par des sécrétions de la glande de l'oviducte (FRÖSCH et MARTHY, 1975), ou à la formation de « cordons » d'œufs (Fig. 3b). Chez certaines espèces benthiques, les œufs ou les cordons d'œufs ne sont pas fixés au substrat, mais sont tenus par les ventouses de l'animal (*Hapalochlaena maculosa* [TRANTER et AUGUSTINE, 1973]). Tous les Octopodes pélagiques portent leurs œufs soit dans une chambre formée par la couronne brachiale (*Bolitaena microcotyla* [YOUNG, 1972]), soit sur une membrane brachiale spécialisée (*Tremoctopus violaceus*) ou dans une coquille sécrétée par deux bras (*Argonauta* spp.); chez *Ocythoe tuberculata*, les œufs se développent dans l'oviducte même (cf. NAEF, 1923, pour les trois derniers genres). Chez tous les Octopodes connus, la femelle s'occupe de sa ponte jusqu'à l'éclosion des jeunes animaux. Les pontes fixées à un substrat, dans des cavités naturelles ou artificielles (amphores, bouteilles, pneus de voiture, etc.), sont continuellement « manipulées » par la femelle (Fig. 3 a). L'action mécanique des ventouses et des jets d'eau de l'entonnoir empêche la fixation d'organismes sur le chorion des œufs et soutient une oxygénation optimale.

#### b 1) Récolte de pontes en mer.

Des pontes de Décapodes sont souvent ramenées par les chalutiers. Les œufs de Seiches et de Calmars se voient facilement dans le contenu du filet, au premier triage. Les grands œufs du Sépioïdité *Rossia macrosoma* se trouvent en général à l'intérieur

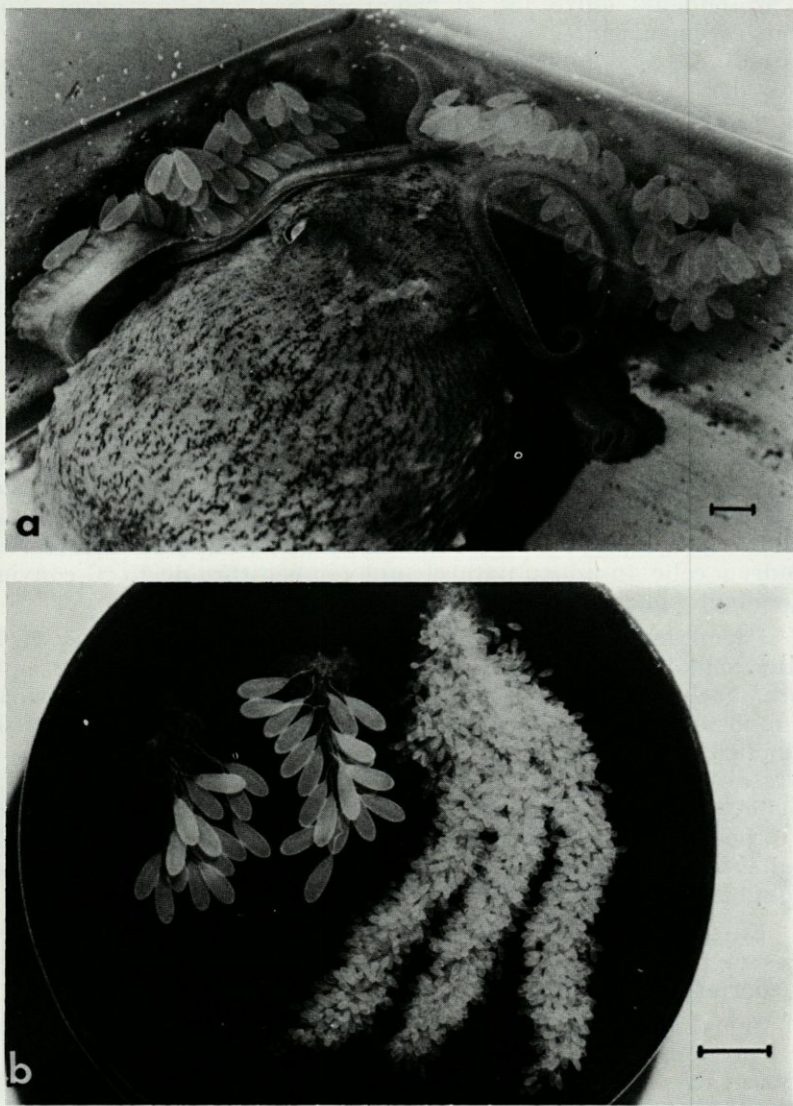


FIG. 3. — Pontes d'Octopodidés. a : femelle d'*Eledone moschata* « couvant » ses œufs; b : cordons d'œufs d'*Eledone cirrosa* (à gauche) et d'*Octopus vulgaris* (à droite). Echelle 1 cm.



des coquilles vides, entrouvertes de *Pinna* spp. (Fig. 1 a), ramenées de profondeurs entre 150 et 250 m environ (Méditerranée). Nous avons rarement vu les œufs de cette espèce fixés sur d'autres objets. Les œufs de *Sepiola* et *Sepietta*, beaucoup plus petits, sont déposés dans des coquilles vides, sur des Ascidies (Fig. 1 b), sur des racines et des troncs d'arbres et dans ou sous toute sorte d'objets en matière plastique provenant des décharges publiques !

Quant aux pontes d'Octopodes, il est assez rare qu'elles soient ramenées par le filet, puisque la plupart des espèces benthiques pondent en général sur des fonds qui ne sont pas chalutables. Des pontes d'*Octopus vulgaris* fixées dans une amphore ou dans un pneu d'automobile sont récoltées accidentellement par les pêcheurs. Par contre, la plongée en scaphandre autonome donne accès aux sites de ponte de cette espèce.

#### b 2) *La ponte en aquarium.*

Beaucoup d'espèces s'habituent à l'aquarium et s'y reproduisent. On maintient les animaux dans des bacs, aux parois opaques de préférence, illuminés par le haut (lumière du jour ou artificielle). La température de l'eau (toujours courante) doit correspondre à celle du milieu naturel; une température de 15 °C convient cependant pour la plupart des espèces.

Parmi les Décapodes, ce sont notamment les Seiches et les petits Sépiolidés qui peuvent facilement être maintenus en aquarium, à condition qu'ils soient ramenés en bon état. On couvre le fond des aquariums d'une couche de sable dans lequel les animaux peuvent s'enfouir le jour. Ils sont ainsi immobilisés de la façon la plus naturelle (cf. BOLETZKY et BOLETZKY, 1970). Les Seiches sont nourries de Crabes, de Crevettes ou de Poissons (voir c - 6 pour les détails concernant la nourriture). Les Sépiolidés adultes mangent des Crevettes dont la taille ne doit pas dépasser le double de la longueur du manteau du prédateur.

En général, les femelles capturées adultes se sont déjà accouplées et peuvent, par conséquent, pondre des œufs fécondés, car les spermatozoïdes peuvent survivre plusieurs mois.

*Sepia officinalis* attache ses œufs, par deux prolongements de l'enveloppe, autour d'objets longiformes dont le diamètre ne dépasse pas 10 à 15 % de la longueur du manteau du Céphalopode (Fig. 4 a, cf. GRIMPE, 1928; TINBERGEN, 1939). En l'absence de tels objets, les femelles laissent tomber leurs œufs sur le fond du bac. Si on dispose de grands bacs, on peut maintenir plusieurs animaux (y compris les mâles) dans le même bac.

*Sepiola* et *Sepietta* déposent leurs œufs sur les parois de l'aquarium (Fig. 4 b) s'il n'y a pas de substrat plus approprié

comme des Ascidies (*Microcosmus* sp.) ou des coquilles de Bivalves. Celles-ci doivent être placées de façon à permettre à l'animal de se glisser sous l'objet pour déposer ses œufs (cf. Fig. 1 b).

Les Calmars pêchés au chalut sont souvent morts quand ils arrivent au laboratoire. Une bonne méthode est la capture à la « turlute » (« squid jigger »). Elle a le très grand avantage d'éviter

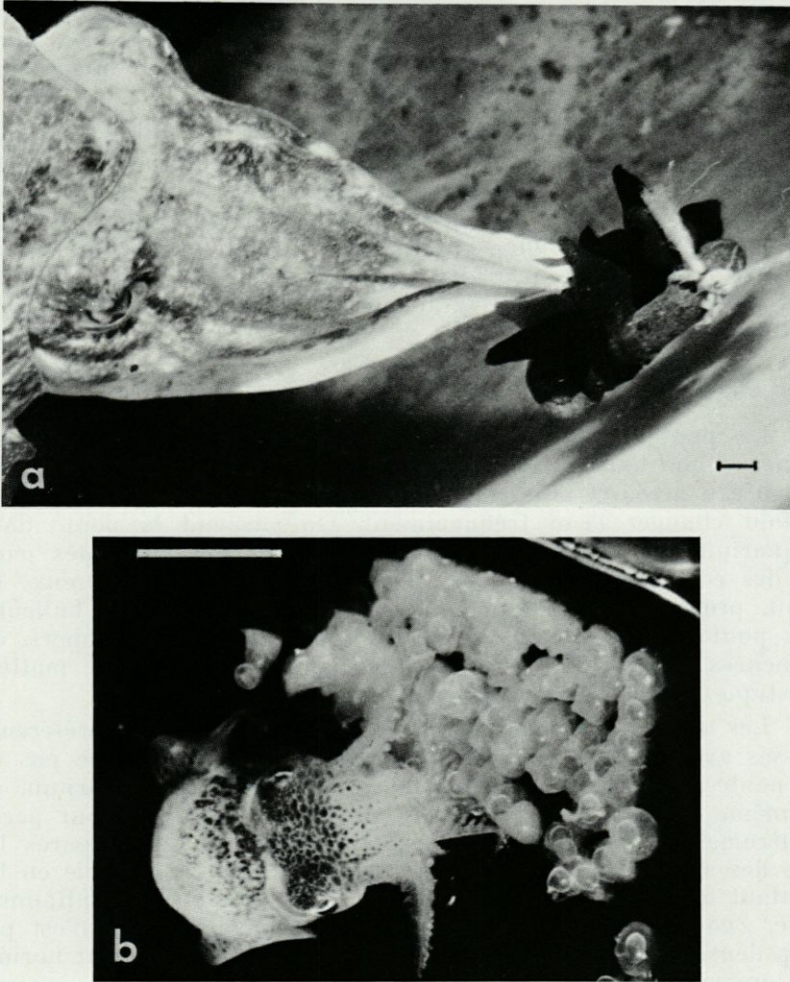


FIG. 4. — La ponte en aquarium, chez les Sépioidés. a : *Sepia officinalis* fixant des œufs autour d'une manille suspendue dans le bac; b : *Sepiolo robusta* en train de déposer ses œufs dans un coin du bac (remarquer quelques enveloppes mal formées, à gauche et en bas, à droite). Echelle 1 cm.



le stress que subissent les animaux pendant la remontée et la mise à bord du chalut.

Les Calmars sont nourris de Crevettes et de Poissons vivants ou présentés suspendus. Des objets longiformes, de couleur claire, servent de stimulus visuel pour la ponte (ARNOLD, 1962).

Quant aux Octopodes de la Méditerranée, il est relativement facile d'obtenir différentes espèces d'*Octopus* et d'*Eledone*; elles supportent assez bien la capture au chalut et sont donc en général ramenées en bon état. On maintient les animaux dans les aquariums pourvus d'un couvercle verrouillé; ils sont nourris de Crabes ou de Crevettes, vivants ou morts.

Bien que la majorité des femelles capturées adultes se soient déjà accouplées, il est recommandé de placer un mâle pendant quelques jours dans leur bac. Le mâle doit être enlevé après l'accouplement, au plus tard quand la femelle commence à pondre. *Octopus* spp. et *Eledone* spp. fixent leurs pontes sur les parois ou sous le couvercle si le niveau d'eau le permet. Si on place un abri de taille suffisamment grande dans le bac, la femelle fixe sa ponte à l'intérieur de celui-ci.

### b 3) *Elevage des pontes jusqu'à l'éclosion.*

Les pontes de Décapodes sont facilement maintenues en aquarium pendant tout le développement embryonnaire, en eau courante ou en eau aérée et brassée par des bulleurs; dans ce dernier cas, il faut changer l'eau fréquemment. On suspend la ponte dans l'aquarium de façon à assurer, pour toute la surface des œufs ou des cordons, un mouvement continu (pas trop vigoureux) de l'eau, provoqué par l'apport d'eau fraîche ou par des bulleurs. Les pontes de Sépiolidés sont, ou laissées sur leur support, ou détachées et placées dans des filets (p. e. passoires en matière plastique) flottant à la surface.

Les œufs d'Octopodes pondus en aquarium sont de préférence laissés avec la femelle. Si l'animal meurt ou ne s'occupe pas de sa ponte, on suspend les cordons d'œufs dans un aquarium, de la même manière que les pontes de Calmars. Il faut tout particulièrement veiller à ce que les cordons soient bien séparés les uns des autres. Au moins une fois par jour, on les nettoie en les frottant doucement entre les doigts, dans l'eau. Une « épifaune » (p. e. *Zoothamnium*) ou « épiflore » (Phycomycètes) qui n'est pas trop dense n'entrave d'ailleurs nullement le développement normal des embryons.

La vitesse du développement embryonnaire est fonction de la température. La Figure 5 représente les taux de développement de quelques espèces, à différentes températures. Il est recommandé



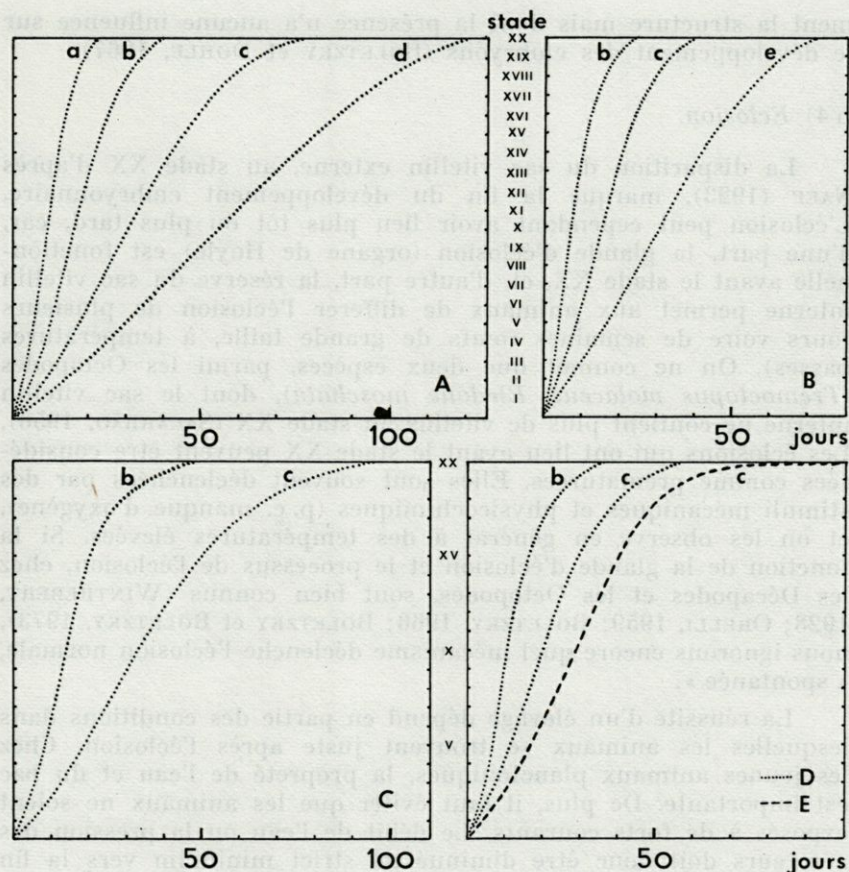


FIG. 5. — Taux de développement embryonnaire (maxima), à différentes températures, chez *Octopus vulgaris* (A), *Loligo vulgaris* (B), *Sepia officinalis* (C), *Sepiolo robusta* (D) et *Rossia macrosoma* (E). a = 25°, b = 20°, c = 15°, d = 13°, e = 10° C. Stades d'après NAEF, 1923.

de suivre de près ce développement, d'une part pour estimer la date approximative du début des éclosions (voir c), d'autre part pour se rendre compte d'éventuels cas de dégénérescence et de mortalité. Il est important d'éliminer tous les œufs dégénérés, notamment ceux qui sont déjà en voie de décomposition. L'aspect opaque des ganglions nerveux, la déformation de l'appareil vitellin (gonflement excessif du sac vitellin interne) et la déformation des chromatophores, aux stades de développement avancés, sont des symptômes de dégénérescence. Notons cependant que les pontes de Calmars sont souvent habitées par des Polychètes qui en défor-



ment la structure mais dont la présence n'a aucune influence sur le développement des embryons (BOLETZKY et DOHLE, 1967).

#### b 4) *Eclosion.*

La disparition du sac vitellin externe, au stade XX d'après NAEF (1923), marque la fin du développement embryonnaire. L'éclosion peut cependant avoir lieu plus tôt ou plus tard, car, d'une part, la glande d'éclosion (organe de Hoyle) est fonctionnelle avant le stade XX, et, d'autre part, la réserve du sac vitellin interne permet aux animaux de différer l'éclosion de plusieurs jours voire de semaines (œufs de grande taille, à températures basses). On ne connaît que deux espèces, parmi les Octopodes (*Tremoctopus violaceus*, *Eledone moschata*), dont le sac vitellin interne ne contient plus de vitellus au stade XX (SACARRÃO, 1956). Les éclosions qui ont lieu avant le stade XX peuvent être considérées comme prématurées. Elles sont souvent déclenchées par des stimuli mécaniques et physicochimiques (p. e. manque d'oxygène), et on les observe en général à des températures élevées. Si la fonction de la glande d'éclosion et le processus de l'éclosion, chez les Décapodes et les Octopodes, sont bien connus (WINTREBERT, 1928; ORELLI, 1959; BOLETZKY, 1966; BOLETZKY et BOLETZKY, 1973), nous ignorons encore quel mécanisme déclenche l'éclosion normale, « spontanée ».

La réussite d'un élevage dépend en partie des conditions dans lesquelles les animaux se trouvent juste après l'éclosion. Chez les jeunes animaux planctoniques, la propreté de l'eau et du bac est importante. De plus, il faut éviter que les animaux ne soient exposés à de forts courants. Le débit de l'eau ou la pression des aérateurs doit donc être diminué au strict minimum vers la fin du développement embryonnaire, ce qui exige une température ne dépassant pas 18 à 20 °C (rappelons que les températures plutôt basses favorisent l'éclosion normale). Le trop-plein (ou siphon) doit être entouré, à une certaine distance, d'un filet fin de grande surface qui diminue autant que possible le débit d'eau à la sortie.

Dans le cas des pontes d'Octopodes soignées par la femelle, l'eau qui se déverse du bac d'éclosion est captée dans un grand bac juxtaposé dans lequel les animaux planctoniques peuvent être récoltés (les jeunes animaux benthiques sont pris directement du bac d'éclosion). Ils sont ensuite transférés aux bacs d'élevage à l'aide d'une pipette à grande ouverture. Une autre méthode consiste à placer les pontes, bien avant l'éclosion, dans les bacs d'élevage.

Les jeunes animaux benthiques se posent sur le fond du bac, peu après l'éclosion; chez eux, le contact avec un fond vaseux ne présente pas de danger.



Pour l'élevage des jeunes animaux planctoniques, on choisit les individus qui ne sont pas posés sur le fond du bac et qui ne présentent pas d'affections du tégument, déformations de nageoires, etc. Ce dernier critère est également valable pour le choix des jeunes animaux benthiques.

Bien que les animaux fraîchement éclos survivent en général pendant quelques jours sans apport de nourriture, il est préférable de les nourrir dès l'éclosion. D'après nos expériences, les nombreuses descriptions indiquant que la prédation ne commence qu'après l'épuisement des réserves vitellines sont erronées; elles sont probablement basées sur l'observation d'animaux éclos prématurément. Les jeunes animaux éclos normalement ou même après avoir atteint le stade XX, commencent à se nourrir avant que le sac vitellin interne n'ait disparu, parfois dans les heures qui suivent l'éclosion.

#### c) ELEVAGE A PARTIR DE L'ÉCLOSION.

Les travaux concernant l'élevage de Céphalopodes ne sont pas encore nombreux, comme le montre le Tableau I. Les résultats présentés par les différents auteurs ont été obtenus dans des conditions assez variables. Or, pour vraiment connaître les meilleures conditions d'élevage pour une seule espèce, il faudrait l'analyse de tous les facteurs qui peuvent intervenir au cours du développement des animaux; ceci représenterait un travail en équipe de plusieurs années.

Les indications données dans les paragraphes suivants ne sont donc que quelques éléments de méthodes encore très simples qui ont été employées avec plus ou moins de succès (p. e. mortalité souvent très élevée !), méthodes qui sont susceptibles d'être modifiées et perfectionnées suivant les exigences d'un travail expérimental particulier.

##### c 1) Bacs d'élevage.

Tout bac en matière non toxique peut servir d'aquarium d'élevage. Les différents auteurs se sont servis pour leurs élevages d'aquariums en verre, en matière plastique, en bois verni ou en ciment, de forme ronde ou rectangulaire, de profondeurs variables et de volumes qui se situent entre 10 000 et 5 litres.

Le plus grand bac se rapproche évidemment le plus des conditions naturelles en ce qui concerne la liberté de mouvement dont jouissent les animaux. Mais suivant le type d'animal (benthique ou nectonique), le nombre d'animaux en élevage (cf. c 7)



et la nourriture offerte, le petit aquarium peut avoir l'avantage considérable d'assurer une densité élevée de la nourriture vivante dans tout le bac. Toutes les espèces que nous avons élevées ont été maintenues dans des bacs de 5 ou 45 l (pour certains travaux, même des Seiches adultes de taille moyenne étaient maintenues séparément dans des bacs de 45 l, de  $40 \times 60 \times 20$  cm). Tous les bacs en verre et en matière plastique transparente étaient peints de l'extérieur, ou leurs parois étaient couvertes (cf. c 4).

Les animaux planctoniques sont de préférence élevés dans des bacs ronds, couverts contre la poussière par une plaque en verre ou en matière plastique transparente. Dans les bacs rectangulaires, les animaux ont tendance à se concentrer dans les coins du bac. Pour l'élevage des jeunes animaux planctoniques de *Loligo vulgaris* et d'*Octopus vulgaris*, nous nous sommes servis de cristallisoirs de 5 l et de bacs ronds de 45 l. Ces derniers étaient hauts de 40 cm, avec un diamètre de 40 cm; ils étaient fabriqués au laboratoire à partir de tubes en PVC gris, les sections étant soudées à des plaques en matière plastique claire. Le fond clair présente de meilleures conditions pour l'observation des animaux qu'un fond également gris.

Pour l'élevage d'animaux benthiques, la forme du bac n'a pas d'importance. Les bacs utilisés pour l'élevage d'Octopodes benthiques doivent être pourvus d'un couvercle étanche qui empêche les animaux de s'échapper. Enfin, pour tous les élevages, le trop-plein est entièrement couvert d'un filet résistant.

#### c 2) Alimentation en eau.

L'apport d'eau de mer fraîche ou recyclée et oxygénée doit entraîner un renouvellement rapide de l'eau du bac d'élevage sans que les animaux soient dérangés par un fort courant d'eau.

Pour l'élevage de jeunes animaux planctoniques, l'entrée d'eau est toujours placée sous la surface. Pour éviter que l'eau ne soit injectée sous pression, on peut se servir de tubes dont le diamètre se rétrécit à une certaine distance de l'ouverture, ou bien de pipettes prolongées par un tube en plastique qui baisse la puissance du jet d'eau. Un débit de 10 à 20 l/h, suivant la température, suffit pour maintenir une bonne qualité de l'eau à condition que la densité des animaux en élevage ne soit pas trop élevée (c 7) et que les déchets de nourriture ainsi que les animaux morts soient enlevés tous les jours.

A des températures ambiantes qui ne dépassent pas 20 °C, on peut élever des animaux de petite taille en eau « stagnante », éventuellement aérée par des bulleurs (très faible pression pour les jeunes animaux planctoniques !), changée tous les jours par un



renouvellement partiel, matin et soir, à partir d'une réserve d'eau bien oxygénée qui est à la température ambiante.

### c 3) Température.

Pour la plupart des espèces littorales des régions tempérées, les températures entre 15 et 20 °C conviennent à tous les stades du développement. Cependant, chez *Rossia macrosoma* qui vit en profondeur, à des températures basses, nous avons constaté qu'à une température de 20 °C, les animaux nouveau-nés ne survivaient pas beaucoup plus d'un mois, alors que le développement était normal à 15 °C. La température peut influencer, chez certaines espèces, la vitesse de croissance. RICHARD (1966) a constaté que la croissance de *Sepia officinalis* est accélérée par des températures élevées; chez *Octopus vulgaris*, on observe le même phénomène (MANGOLD et BOLETZKY, 1973). Chez les Sepiolinae, par contre, la vitesse de croissance est indépendante de la température, qu'elle varie au cours de l'élevage (BOLETZKY *et al.*, 1971) ou qu'elle soit maintenue constante pour différents lots d'animaux (Fig. 9; BOLETZKY, 1974 a). Chez les jeunes animaux planctoniques de *Loligo vulgaris* et d'*Octopus vulgaris* qui vivent, en mer, à des températures entre 13 et 23 °C environ, la croissance était plus rapide en élevage à des températures de 20 à 23 °C qu'à des températures plus basses. Cependant nos résultats concernant ces deux espèces sont encore trop fragmentaires pour permettre des conclusions sur l'influence de la température.

### c 4) Lumière.

La lumière du jour offre évidemment les conditions d'éclairement les plus naturelles pour un élevage. Il est difficile de reproduire, par un éclairage artificiel, tous les éléments d'un cycle comprenant non seulement l'obscurité totale et l'éclairement intense, mais aussi les périodes de pénombre de l'aube et du crépuscule. Or, les Céphalopodes sont capables de s'habituer aux conditions d'éclairement les plus artificielles (cf. BOLETZKY, 1974 a; MANGOLD, 1974), de sorte que le problème de l'éclairement se pose uniquement s'il s'agit de définir son influence éventuelle sur le développement des animaux vivant dans leur milieu naturel (cf. RICHARD, 1967, 1971). Il semble bien que les réactions physiologiques à différents cycles d'obscurité totale, alternant avec une illumination intense, ne soient pas directement comparables aux réactions « naturelles », sans doute plus différenciées, des animaux vivant en mer.

Lorsqu'il s'agit d'élever les animaux dans les conditions les plus naturelles possible, on se sert en tout cas de la lumière du



jour (éventuellement tamisée). Les Décapodes littoraux et tous les jeunes animaux planctoniques dépendent de la lumière pour la prédation (attaque visuelle); les périodes d'illumination peuvent cependant être extrêmement courtes. Nous avons élevé *Sepiola affinis* à un régime d'éclairement qui comprenait, au cours de 24 heures, deux périodes de faible lumière artificielle (6 V - 1,5 W) de 15 minutes seulement.

Si l'on doit utiliser un éclairage artificiel intense, la source de lumière doit être placée bien au-dessus du bac; elle ne doit en aucun cas causer un réchauffement de l'eau.

Nous avons déjà mentionné (c 1) que les parois des bacs transparents sont de préférence teintées ou couvertes. Ceci est particulièrement important pour l'élevage d'animaux planctoniques; l'incidence de la lumière par le haut du bac assure une bonne répartition des animaux en élevage et de leurs proies (cf. BLAXTER, 1968).

#### c 5) « Garniture » des bacs.

Lorsqu'on s'efforce de créer un « environnement » varié dans les bacs d'élevage, il faut veiller à ce que les objets placés dans les aquariums ne servent pas d'abri aux proies. Nous avons constaté un tel effet au cours d'un élevage expérimental de *Sepiola affinis*. Les animaux élevés dans un bac garni uniquement d'un fond de sable se développaient normalement. Après 4 mois environ, nous avons placé un petit bac transparent (dont la hauteur dépassait le niveau de l'eau) dans le bac d'élevage; il en résultait un ralentissement net de la croissance des animaux. Quand l'objet était enlevé après 50 jours, le taux de croissance augmentait à nouveau (BOLETZKY, 1974 a). Les proies (*Leander serratus*), toujours présentes en abondance, avaient simplement la possibilité de tourner autour du bac transparent. Il est évident que tout objet offrant un vrai abri aux proies devait accentuer l'effet observé, surtout si les animaux en élevage se sont habitués auparavant à des conditions « faciles », comme dans le cas cité.

Nous avons élevé *Sepia officinalis*, *Sepiola* spp. et *Sepietta* spp. dans des bacs garnis d'un fond de sable dans lequel les animaux s'enfouissent le jour (Fig. 6). A l'exception de l'expérience que nous venons de mentionner, nous n'avons placé des objets (pour la fixation des œufs) qu'à l'approche de la maturité sexuelle (cf. b 2). Les *Rossia macrosoma* s'enfouissent rarement dans le sable, et nous leur avons offert des coquilles vides (translucides) de *Pinna pectinata*; les animaux ainsi que leurs proies se retiraient alors sous ces coquilles.

LA ROE (1971) a garni les bacs de ses élevages du Lolidinidé *Sepioteuthis sepioidea* d'« herbiers artificiels » en matière plastique





FIG. 6. — L'enfouissement dans le sable, chez les Sépioidés. a : *Sepia officinalis* nouveau-née, en train de s'enfouir par des jets d'eau de l'entonnoir qui soulèvent le sable en tourbillons; b : *Sepietta neglecta* adulte, enfouie dans le sable (par la même méthode que la Seiche), en train de compléter sa couverture en ramassant du sable avec les bras dorso-latéraux (comportement propre aux Sépiolidés).



verte, de gravier et de sable; ce décor avait un effet « calmant » sur les animaux.

Quant aux Octopodes benthiques, on place des « cachettes » dans les bacs d'élevage (fragments de briques, coquilles vides de Bivalves et de Gastéropodes, etc.), mais il faut vérifier au cours de l'élevage si ces objets ne forment pas de « pièges », surtout s'il s'agit d'abris à petite ouverture. Chez *Octopus briareus*, nous avons observé que d'un lot de 10 animaux nouveau-nés qui s'étaient tous retirés dans un test d'Oursin, il ne restait qu'un animal au bout de cinq semaines; cet individu — très probablement cannibale — était nettement plus gros que les animaux d'autres lots élevés parallèlement (BOLETZKY, non publié).

#### c 6) Nourriture.

Le poids de la nourriture ingérée par jour, par un jeune Calmar, peut être égal à son propre poids (LA ROE, 1971). Les jeunes Seiches mangent chaque jour une quantité de nourriture dont le poids peut atteindre 40 % de leur propre poids (ЧОЕ, 1966 a). De façon générale, le taux d'ingestion est moins élevé chez les Octopodes (cf. ITAMI *et al.*, 1963; NIXON, 1966).

Ces chiffres montrent bien combien la réussite d'un élevage « naturel » dépend de l'apport régulier de nourriture en quantités considérables. Beaucoup d'espèces supportent bien le jeûne partiel ou total, même prolongé, mais la croissance est alors sensiblement ralentie voire arrêtée (cf. BOLETZKY, 1974 b).

La nourriture principale des Octopodes et des Sépioïdés sont des Crustacés, celle des Teuthoïdés adultes consiste apparemment en Poissons qui figurent également parmi les proies des Seiches (Cf. RAO, 1954; BRADBURY et ALDRICH, 1969). Quelques Octopodes se nourrissent en partie de Mollusques (WODINSKY, 1968). Tous les Céphalopodes dépendent d'un apport régulier de cuivre pour synthétiser leur hémocyanine (GHIRETTI et VIOLANTE, 1964). Il n'est pas certain que le cannibalisme intraspécifique représente un comportement normal (élimination d'individus âgés et/ou faibles ?).

Une large réserve d'animaux utilisés comme nourriture est indispensable. On peut élever ces animaux en parallèle ou ravitailler la réserve par les apports des pêches. Parmi les espèces de Crustacés qui peuvent être utilisées comme nourriture, on choisit celles qui sont disponibles toute l'année en quantité suffisante. Il s'agit en général de Mysidacés, et — parmi les Crustacés Décapodes — de Palaemonidés et de Canceridés. Les auteurs mentionnés dans le Tableau I se sont principalement servis de représentants de ces trois groupes.

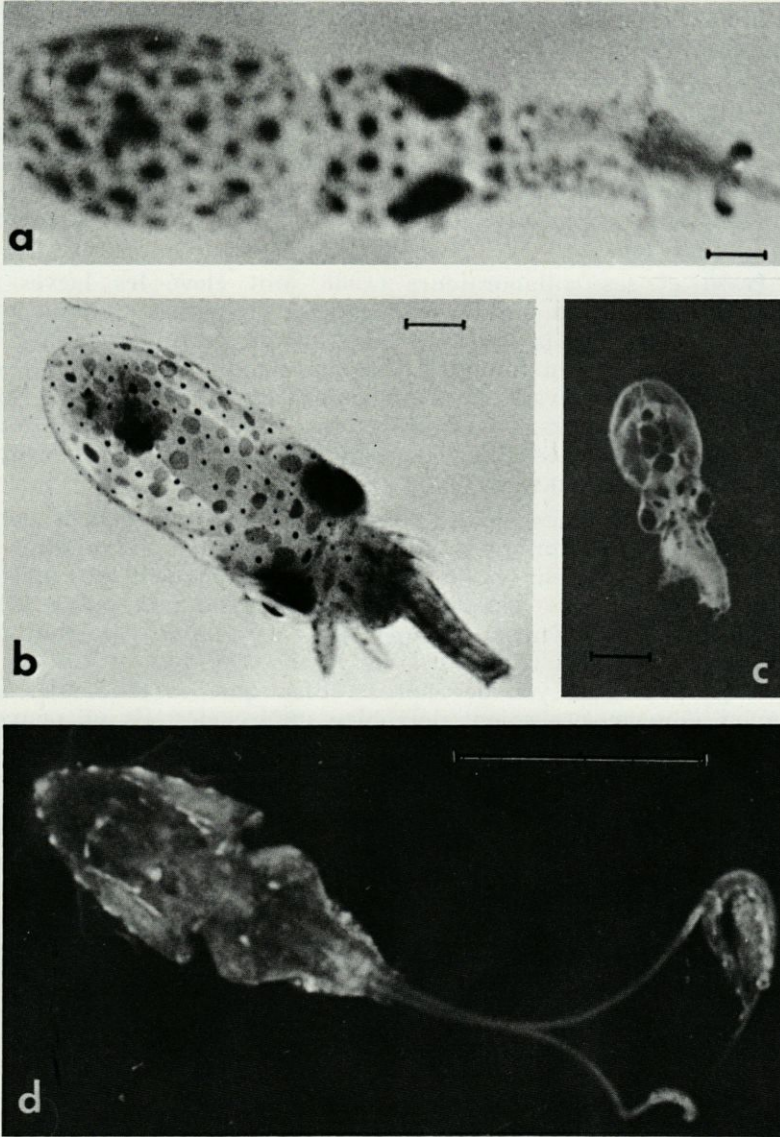


FIG. 7. — Prédation chez les jeunes Céphalopodes. a : *Loligo vulgaris*, âgé de 28 jours, au moment de la capture (Mysis « préparée », cf. b); b : même individu en train de manger sa proie; c : *Octopus vulgaris*, deux jours après l'éclosion, en train de manger une Artémie; d : *Sepia officinalis* nouveau-née, au moment de capturer une Mysis à l'aide de ses tentacles (ici un seul tentacule a saisi la proie).



Pour l'élevage de jeunes animaux planctoniques de *Loligo vulgaris* et d'*Octopus vulgaris*, les jeunes larves de Crustacés Décapodes ne peuvent suffire que pendant les premiers jours de l'élevage. Puisque les jeunes Céphalopodes planctoniques attaquent très rapidement des proies d'une taille égale à la leur si celles-ci sont disponibles, on peut considérer que les petites larves de Crustacés, même présentes en grande quantité, ne peuvent satisfaire que très partiellement les exigences nutritives, du moins chez les espèces mentionnées ici.

ITAMI et ses collaborateurs (1963) ont élevé les larves de *Palaemon serrifer* en parallèle à l'élevage de jeunes *Octopus vulgaris*. Jusqu'ici c'est la seule méthode qui ait permis d'amener les jeunes animaux planctoniques jusqu'au stade benthique; il est évident qu'un tel élevage de la nourriture est très laborieux. Nous avons essayé d'autres nourritures telles que des *Artemia salina* sub-adultes et adultes (Fig. 7c) sans aboutir au même résultat (MANGOLD et BOLETZKY, 1973).

Un des problèmes qui se posent dans l'élevage de ces petits Céphalopodes planctoniques est le rapport entre la rapidité de l'attaque du prédateur et la vitesse du mouvement des proies. Alors que les jeunes Sépioïdés, même ceux de très petite taille (Sepiolinae), réussissent à attraper des Mysis par l'éjection des tentacules rétractiles (Fig. 7d), les jeunes *Octopus* et *Loligo* ne possèdent pas ce moyen de capture. Bien que les tentacules des Calmars nouveau-nés soient déjà bien différenciés, ils ne peuvent être étirés que très légèrement (Fig. 7a). Par conséquent, les jeunes Calmars comme les jeunes Octopodes planctoniques attaquent leurs proies en se lançant sur elles à l'aide de leur appareil « réacteur » (manteau et entonnoir). Ils capturent ainsi facilement les larves de Crustacés Décapodes et des Artémies qui n'effectuent pas de mouvements de fuite brusques.

Pour rendre accessibles aux jeunes animaux planctoniques les Mysis (*Leptomysis mediterranea*) qui échappent normalement par un « bond » latéral, nous leur avons coupé la palette caudale (telson et uropodes) ce qui a l'effet de ralentir le mouvement de fuite (cf. Fig. 7b). Cette méthode nous a permis d'élever un petit nombre d'animaux pendant quelques semaines. Les Mysis, d'une taille égale à la taille des Céphalopodes en élevage, forment des repas très copieux, et l'énergie dépensée par le prédateur pour obtenir cette quantité de nourriture est évidemment très inférieure (dans le cas des proies « préparées ») à celle qu'il dépense lors de nombreuses attaques menées sur des proies de petite taille.

Chez les jeunes Sépioïdés benthiques, la taille de la proie (Mysis et Palaemonidés) peut même atteindre le double de la longueur du manteau du prédateur. Alors que *Sepia* mange des



Crabes (largeur de la carapace jusqu'à 50 % de la longueur du manteau) et des Crevettes, les Sépiolidés n'acceptent que Crevettes et Mysis (Crevettes presque exclusivement chez *Rossia macrosoma*). Chez tous les Céphalopodes Décapodes, la proie doit être vivante ou en mouvement. Des proies mortes peuvent être présentées dans un tourbillon d'eau qui les maintient en suspension. Chez *Sepia officinalis*, nous avons même observé la capture de proies (vivantes ou mortes) présentées au-dessus de l'eau (BOLETZKY, 1972).

Les Octopodes benthiques, par contre, acceptent aussi des proies mortes immobiles (GRIMPE, 1928; WODINSKY, 1971). Nous avons élevé les jeunes animaux benthiques d'*Octopus joubini*, *O. briareus* et d'*Eledone moschata* avec des morceaux de Crabes et de Crevettes. Souvent les animaux prennent cette nourriture directement de la main du chercheur. Lorsqu'on élève les jeunes animaux benthiques nourris aux Crevettes et aux Mysis dans un grand bac, il est indiqué de maintenir le niveau de l'eau assez bas afin de concentrer la nourriture vivante près du fond.

#### c 7) Densité d'animaux en élevage.

En parlant des bacs d'élevage (c 1), nous avons fait allusion au problème de la densité en élevage. Les expériences faites jusqu'ici ne permettent pas de donner des chiffres exacts concernant le rapport entre le nombre d'animaux et le volume d'eau (animaux planctoniques et nectoniques) ou entre le nombre d'animaux et la surface du fond (animaux benthiques). Ce rapport est fonction à la fois de la taille et du comportement des espèces en élevage.

ITAMI et ses collaborateurs (1963) ont maintenu 200 jeunes animaux planctoniques d'*Octopus vulgaris* dans un bac de 8 litres. D'après nos expériences, une densité initiale du même ordre est également indiquée pour les jeunes animaux de *Loligo vulgaris* (cf. aussi PORTMANN et BIDDER, 1929). Le taux de mortalité assez élevé chez les jeunes Céphalopodes planctoniques en élevage ne semble pas être dû à la densité qui est évidemment plus élevée qu'en mer, mais plutôt au contact fréquent, inévitable, des animaux avec le substrat et les parois du bac; ceci cause souvent des infections du tégument qui entraînent la mort des animaux.

Chez *Octopus vulgaris* et *Loligo vulgaris*, les jeunes animaux planctoniques en élevage s'attaquent fréquemment, mais nous n'avons jamais vu qu'un animal attaqué ait été effectivement saisi et mangé. Les ventouses de ces animaux n'ont de prise que sur des surfaces résistantes (comme l'exosquelette de Crustacés), et non pas sur le tégument glandulaire, très souple d'autres jeunes Céphalopodes (nous en avons fait l'expérience concluante en présentant de jeunes *Loligo vulgaris* à des Seiches âgées de quelques jours; ces



dernières attaquaient vivement les petits Calmars sans que les ventouses de leurs tentacules aient pu se fixer sur la proie).

En mer, les jeunes animaux planctoniques se dispersent probablement dès l'éclosion. Dans les semaines suivant l'éclosion, les jeunes *Loligo vulgaris* en élevage ne montrent pas de tendance à se grouper en « bancs » comme on l'observe chez les adultes (cf. LANE, 1957). Pour permettre aussi aux jeunes Calmars en élevage de se disperser et pour diminuer ainsi les attaques entre les animaux, nous avons essayé de les élever dans des bacs de 300 l, mais l'avantage offert était annulé par l'impossibilité de maintenir une haute densité de nourriture vivante.

Chez les jeunes animaux benthiques, bien nourris, nous avons rarement observé des attaques, même entre animaux de taille très différente (mais voir c 5, cas d'*Octopus briareus*). D'après nos expériences, une surface du fond de  $(5 \times \text{longueur du manteau})^2$  environ par individu est suffisante pour l'élevage des Sépioïdés qui s'enfouissent dans le substrat meuble. Bien que les jeunes *Rossia macrosoma* et les jeunes Octopodes benthiques se regroupent souvent sur une surface extrêmement limitée, on maintient autant que possible le rapport indiqué ci-dessus afin de permettre aux animaux de se mouvoir librement dans le bac.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

Pour considérer les possibilités et les limites de l'étude de Céphalopodes élevés en aquarium, nous choisirons ici quelques exemples, en tenant compte des questions posées au début de notre article. Nous avons mentionné les problèmes concernant la croissance et la durée du cycle de reproduction des Céphalopodes. Quelles sont alors les précisions apportées par l'étude d'animaux en élevage ?

L'analyse statistique de pêches régulières a amené MANGOLD-WIRZ (1963) à admettre que le cycle de reproduction (comprenant le développement embryonnaire et le développement postembryonnaire aboutissant à la reproduction) dure un an au minimum. L'élevage de la Seiche *Sepia officinalis*, effectué par SCHRÖDER (1966) et par RICHARD (1966-1971), a effectivement montré que le cycle de cette espèce ne se termine en moins d'un an que dans des conditions nettement artificielles, notamment à des températures élevées auxquelles les animaux ne sont pas continuellement exposés en mer.

Cependant JAECKEL (1958) supposait que les Sepiolineae, formes de petite taille adulte, ne vivent que six mois, de sorte qu'il y aurait



deux périodes de reproduction par an. Les résultats d'élevage publiés par CHOE et OSHIMA (1963) et par CHOE (1966) indiquaient également que la durée du cycle de reproduction pourrait être, chez certaines espèces, beaucoup plus courte qu'un an. Il fallait cependant des élevages qui duraient jusqu'à la reproduction des animaux pour confirmer cette hypothèse.

#### OCTOPODIDAE.

L'élevage d'une petite espèce d'*Octopus* de la côte de Floride nous a fourni les premières indications précises (BOLETZKY et BOLETZKY, 1969). Une femelle qui survivait d'un lot d'*Octopus joubini* pondait à l'âge de cinq mois environ. Plusieurs arguments nous ont alors amené à supposer que la durée entre l'éclosion et la ponte pourrait même être plus courte, dans des conditions optimales, de sorte que le cycle de reproduction se terminerait en six mois seulement; la durée du développement embryonnaire, aux températures toujours élevées de la région en question, était d'un mois environ (BOLETZKY, 1969). Cette supposition a été confirmée par des études ultérieures qui ont montré que la durée entre l'éclo-

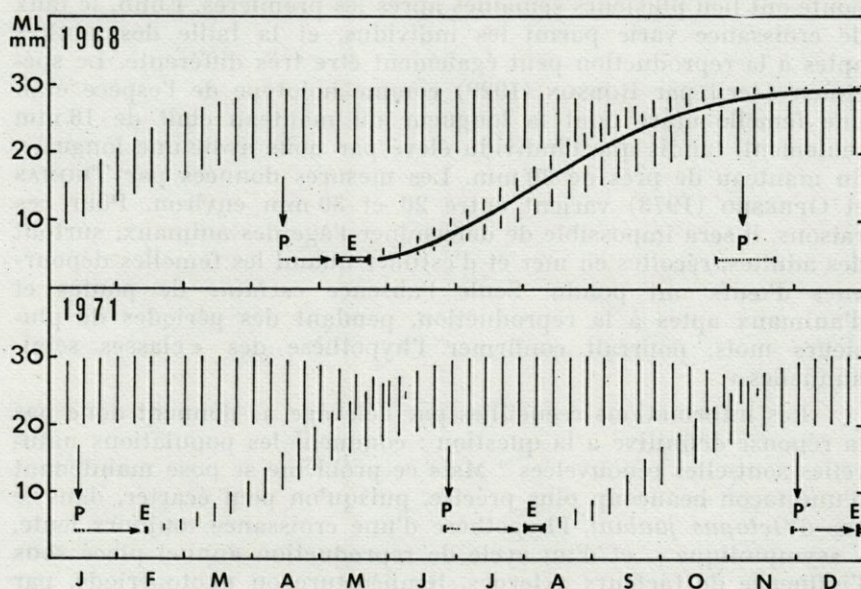


FIG. 8. — Présentation schématique de générations successives d'*Octopus joubini*, basée sur des indications de BOLETZKY et BOLETZKY (1969) (en haut) et de THOMAS et OPRESKO (1973) (en bas). ML : longueur dorsale du manteau, P : pontes récoltées en mer, P' : ponte en aquarium, E : éclosions.



sion et la reproduction est de 4 à 4 mois 1/2 (THOMAS et OPRESKO, 1973).

La question qui se pose alors est de savoir s'il y a, en mer, des populations représentant des générations successives se suivant à des intervalles de 6 mois, par synchronisation des périodes de ponte (« classes semi-annuelles »). La figure 8 montre une présentation schématique, basée sur les quelques données disponibles jusqu'ici, de la distribution probable des animaux d'âge différent, au cours de l'année. En 1968, une ponte a été récoltée en avril (BOLETZKY et BOLETZKY, 1969). En 1971, THOMAS et OPRESKO (1973) ont trouvé une ponte dès janvier. L'écartement entre ces périodes de l'année est donc de trois mois, soit la moitié du cycle de reproduction. Si cette situation se trouve dans une même année, il est pratiquement impossible de déceler les différentes générations. On serait alors amené à admettre que la reproduction se poursuit tout au long de l'année. Dans le cas (peu probable) d'une synchronisation des périodes de ponte, il serait néanmoins difficile de reconnaître les « classes semi-annuelles » hypothétiques, et ceci pour plusieurs raisons. D'abord, les adultes peuvent atteindre un âge de 9 mois environ. Puis, la ponte d'une seule femelle se poursuit pendant plusieurs semaines, de sorte que les dernières éclosions de cette ponte ont lieu plusieurs semaines après les premières. Enfin, le taux de croissance varie parmi les individus, et la taille des adultes aptes à la reproduction peut également être très différente. Le spécimen décrit par ROBSON (1929) comme holotype de l'espèce était une femelle mûre dont la longueur du manteau était de 16 mm seulement, tandis que l'individu élevé par nous avait une longueur du manteau de près de 30 mm. Les mesures données par THOMAS et OPRESKO (1973) varient entre 20 et 30 mm environ. Pour ces raisons, il sera impossible de déterminer l'âge des animaux, surtout des adultes, récoltés en mer et d'estimer quand les femelles dépourvues d'œufs ont pondu. Seule l'absence *certaine* de pontes et d'animaux aptes à la reproduction, pendant des périodes de plusieurs mois, pourrait confirmer l'hypothèse des « classes semi-annuelles ».

Les informations recueillies par l'élevage ne donnent donc pas la réponse définitive à la question : comment les populations naturelles sont-elles renouvelées ? Mais ce problème se pose maintenant d'une façon beaucoup plus précise, puisqu'on peut écarter, dans le cas d'*Octopus joubini*, l'hypothèse d'une croissance toujours lente, « asymptotique », et d'un cycle de reproduction annuel placé sous l'influence de facteurs externes, température ou photopériode, par exemple.

Il s'est avéré, par ailleurs, que le problème existe également chez les grandes espèces dont le cycle de reproduction comprend



un an ou plus. Chez *Octopus vulgaris*, par exemple, on ne peut pas déceler des « classes annuelles », car la période de reproduction est longue, les lieux de ponte sont situés entre la surface et 80 à 90 m de profondeur (durée du développement embryonnaire de 1 à 4 mois, suivant la température !), et les taux de croissance individuels sont très variables (MANGOLD et BOLETZKY, 1973).

Un facteur dont il faut également tenir compte dans l'étude de la dynamique des populations est la différence entre la durée de la maturation chez les mâles et chez les femelles. D'une façon générale, les mâles sont mûrs plus tôt que les femelles, sinon en même temps. Chez *Eledone moschata*, par contre, l'élevage a montré que les mâles qui ont le même âge et la même taille que les femelles qui pondent, sont loin de la maturité sexuelle (BOLETZKY, 1974 c). Dans les deux cas extrêmes, maturité très précoce ou très tardive des mâles, il y a un chevauchement entre différentes générations, facteur supplémentaire qui empêche la formation de « classes annuelles » distinctes.

#### SEPIOLIDAE.

Chez les Sépiolidés élevés en aquarium, nous avons constaté que les espèces de petite taille (Sepiolinae) ont un cycle de reproduction de 6 à 9 mois environ. Le cycle de *Rossia macrosoma*, espèce de taille relativement grande et dont le taux de croissance est égal à celui des Sepiolinae (Fig. 9), comprend un an au minimum; il est assez probable que le cycle des autres représentants de la sous-famille des Rossiinae corresponde à celui de *R. macrosoma*. Le cycle des Heteroteuthinae, seuls Sépiolidés pélagiques, devrait être comparable à celui des Sepiolinae; la taille des adultes et la taille des œufs sont similaires dans ces deux sous-familles (cf. BOLETZKY, 1974 a).

Les espèces de *Sepiola* et *Sepietta* commencent à pondre 5 mois environ après l'éclosion. La question s'est donc également posée, au début de nos recherches, de savoir si l'on peut admettre l'existence de « classes semi-annuelles » que JAECKEL (1958, p. 556) avait déjà supposée. Le fait que nous ayons trouvé, par la suite, les pontes de Sepiolinae à toutes les périodes de l'année, est la réponse négative à cette question. Or, les conclusions tirées des seules observations faites en aquarium pourraient effectivement aboutir à la même réponse.

La durée minimale entre l'éclosion et le début de la ponte, observée en élevage, était de 4 mois 1/2, chez *Sepiola rondeleti*, et de 5 mois, chez *Sepiola affinis* — indépendamment de la température. Celle-ci n'influence pas (entre 12 et 22 °C environ) la



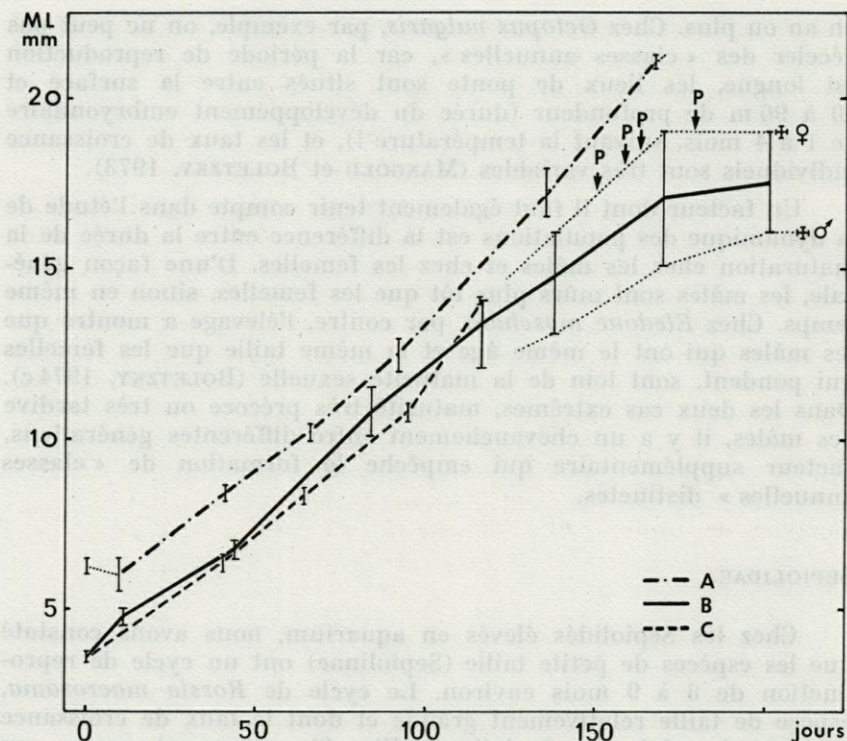


FIG. 9. — Taux de croissance de Sépiolidés élevés en aquarium (ML : longueur dorsale du manteau). A : *Rossia macrosoma*, à 15 °C; B : *Sepiolo affinis*, à 20 °C; C : *S. affinis*, à 15 °C; P : ponte.

vitesse de croissance chez les Sepiolinae; par contre, la durée du développement embryonnaire est fonction de la température, comme chez tous les Céphalopodes étudiés jusqu'ici. Chez *Sepiolo spp.*, cette durée est de 1 à 1 mois 1/2 environ, à 20 °C, température estivale de l'eau à faible profondeur. A 15 °C, la durée du développement embryonnaire est de 2 à 2 mois 1/2, donc trop longue pour entrer dans un cycle semi-annuel. Dans tous les cas, il faut ajouter le délai, de quelques semaines en général, entre le début et la fin de la ponte, délai auquel correspond l'écartement entre le début et la fin des éclosions — si celles-ci ne sont pas retardées davantage par d'autres facteurs (p. e. développement plus lent, probablement dû à l'oxygénation plus faible, des œufs de la couche inférieure d'une ponte « épaisse » : retard d'un mois observé chez *Sepietta obscura*, à 15 °C). Partant de ces données, on pourrait donc envisager un cycle semi-annuel uniquement pour les mois d'été, à condition que les œufs soient déposés à faible profondeur. Cepen-



dant, on trouve la plupart des pontes à des profondeurs où la température varie entre 13 et 15 °C environ, pendant toute l'année.

L'ensemble des données obtenues en mer et en élevage indiquent donc que la reproduction des Sepiolineae se poursuit, du moins en Méditerranée, tout au long de l'année, indépendamment de facteurs externes. En plus de l'écartement des éclosions, mentionné plus haut, il y a d'autres facteurs qui favorisent cette continuité, tout en assurant le « brassage génétique » d'une population. Si, d'une part, les mâles sont en général mûrs avant les femelles, celles-ci, d'autre part, peuvent différer la ponte de quelques semaines, voire même de mois, lorsqu'elles n'ont pas pu s'accoupler; l'élevage de femelles isolées l'a bien démontré. On peut donc admettre que la reproduction est assurée même à une très faible densité d'animaux.

Parmi les conditions défavorables susceptibles d'intervenir dans le renouvellement d'une population de Sépiolidés, on devrait considérer le manque temporaire de nourriture, puisque ces animaux sont apparemment spécialisés à un type de proie (c 6). MANGOLD et BOUCHER-RODONI (1973) et MANGOLD *et al.* (1974) ont constaté que le jeûne accélère la maturation sexuelle chez *Eledone cirrosa* et chez *Illex illecebrosus*. La taille relativement petite des œufs chez *E. cirrosa*, et très petite chez *I. illecebrosus*, permet toujours la formation d'un très grand nombre d'œufs, même chez les petites femelles mal nourries. Chez les Sépiolidés, par contre, la taille relative des œufs est très grande, de sorte que le nombre d'œufs mûrs d'une femelle de taille adulte normale est déjà limité (toujours inférieur à 100 chez les Sepiolineae). Un manque de nourriture qui causerait à la fois un ralentissement de la croissance et une accélération de la maturation sexuelle, devrait donc sensiblement diminuer le nombre d'œufs. Nos élevages de *Sepiola affinis* nous ont montré qu'il n'en est pas ainsi, du moins chez cette espèce (cf. BOLETZKY, 1947 a). La maturité sexuelle des femelles est liée à la taille adulte normale. Chez les femelles dont la croissance est ralentie par la sous-nutrition, la maturation sexuelle est retardée jusqu'à ce que la taille de l'animal permette la formation simultanée d'un nombre d'œufs important.

Il n'est pas encore possible de vérifier si ce « mécanisme de sécurité » intervient effectivement dans les populations naturelles; la sous-nutrition, même prolongée, ne laisse pas de marques décelables comme chez la Seiche (BOLETZKY, 1974 b). Nous pouvons donc uniquement constater qu'il existe et qu'il pourrait être important dans le cas de conditions défavorables. Il n'y a aucune raison, par contre, d'admettre que ce mécanisme intervient régulièrement et de façon extrême en étendant le cycle de reproduction des Sepiolineae sur un an.



## CONCLUSIONS

Seule l'étude « directe », démographique, des populations naturelles permet de définir le cycle biologique d'une espèce de Céphalopode. Cette étude est rendue difficile, voire impossible, par des problèmes d'ordre technique (observation en plongée, identification d'individus de tout âge, etc.). On est donc amené à interpréter des données obtenues par la récolte d'animaux, données largement aléatoires. Dans cette recherche « indirecte », l'étude d'animaux maintenus ou élevés en aquarium fournit des indications qui permettent d'évaluer certaines hypothèses. Mais, par principe, l'application des résultats obtenus dans les conditions artificielles reste hypothétique jusqu'à ce que la connaissance étendue et approfondie des cycles biologiques tels qu'ils se manifestent dans le milieu naturel fournisse les confirmations, pour chaque espèce en question.

D'autre part, les recherches physiologiques et éthologiques qui ne sont pas consacrées à l'étude des cycles biologiques peuvent apporter des informations importantes pour cette étude. Même les résultats les plus « artificiels » sont susceptibles de mettre en relief des phénomènes qui passeraient autrement inaperçus.

En définitive, le maintien en aquarium et notamment l'élevage sont des méthodes indispensables à l'étude approfondie de la biologie des Céphalopodes, donc à la connaissance de leurs cycles naturels et à l'analyse physiologique et éthologique de l'organisme détaché de son milieu naturel.

## RÉSUMÉ

L'auteur donne un aperçu des méthodes d'élevage de Céphalopodes littoraux. Quelques résultats obtenus en aquarium sont discutés en vue de leur application dans l'étude du cycle biologique et de la dynamique des populations de Céphalopodes. Tout en soulignant l'importance des connaissances acquises par l'élevage en aquarium, l'auteur insiste sur le fait que celles-ci ne peuvent pas être la base unique de l'interprétation de données isolées recueillies en mer.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor gibt einen kurzen Ueberblick über Methoden der Laboraufzucht litoraler Cephalopoden. Einige Ergebnisse werden



im Hinblick auf ihre Anwendung in der Untersuchung der Lebenszyklen und der Populationsdynamik diskutiert. Dabei wird betont, dass Laborergebnisse allein, so wichtig sie auch für diese Untersuchungen sind, nicht ausreichen, um vereinzelte Feldbeobachtungen völlig schlüssig zu interpretieren.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement M<sup>me</sup> K. MANGOLD, Maître de recherche au C.N.R.S. de ses précieux conseils et d'avoir bien voulu lire notre manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD, J.M., 1962. Mating behaviour and social structure in *Loligo pealii*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, **123** (1) : 53-57.
- ARNOLD, J.M., C.T. SINGLEY, L.D. WILLIAMS-ARNOLD, 1972. Embryonic Development and Post-Hatching Survival of the Sepiolid Squid *Euprymna scolopes* under Laboratory Conditions. *Veliger*, **14** (4) : 361-364.
- BLAXTER, J.H.S., 1968. Rearing herring larvae to metamorphosis and beyond. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 17-28.
- BOLETZKY, S. v., 1966. Zum Schlüpfen von *Octopus vulgaris* Lam. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **77** : 165-170.
- BOLETZKY, S. v., 1969. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. *Revue suisse Zool.*, **76** : 716-726.
- BOLETZKY, S. v., 1972. A note on aerial prey-capture by *Sepia officinalis* (Mollusca, Cephalopoda). *Vie Milieu*, **23** (1 A) : 133-140.
- BOLETZKY, S. v., 1974a. The reproductive cycle of Sepiolidae (Mollusca, Cephalopoda). *Pubbl. Staz. zool. Napoli* (sous presse).
- BOLETZKY, S. v., 1974b. Effets de la sous-nutrition prolongée sur le développement de la coquille de *Sepia officinalis* L. (Mollusca, Cephalopoda). *Bull. Soc. zool. Fr.* (sous presse).
- BOLETZKY, S. v., 1974 c. Le développement d'*Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) élevée au laboratoire. *Bull. Soc. zool. Fr.* (sous presse).
- BOLETZKY, S. v. & W. DOHLE, 1967. Observations sur un Capitellidé (*Capitella hermaphrodita* sp. n.) et d'autres Polychètes habitant la ponte de *Loligo vulgaris*. *Vie Milieu*, **18** (1 A) : 79-98.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1969. First Results in Rearing *Octopus joubini* Robson, 1929. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **80** (1) : 56-61.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1970. Das Eingraben in Sand bei *Sepiolo* und *Sepietta* (Mollusca, Cephalopoda). *Revue suisse Zool.*, **77** : 536-548.



- BOLETZKY, S. v., M.V. v. BOLETZKY, D. FRÖSCH & V. GÄTZI, 1971. Laboratory rearing of Sepiolinae (Mollusca : Cephalopoda). *Mar. Biol.*, 8 (1) : 82-87.
- BOLETZKY, S. v. & M.V. v. BOLETZKY, 1973. Observations on the embryonic and early post-embryonic development of *Rossia macrosoma* (Mollusca, Cephalopoda). *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 25 : 135-161.
- BRADBURY, H.E. & F.A. ALDRICH, 1969. Observations on locomotion of the shortfinned squid *Illex illecebrosus illecebrosus* (Lesueur, 1821), in captivity. *Can. J. Zool.*, 47 (5) : 741-744.
- CAZAUX, C. & R. COUTANT, 1972. Les élevages marins en circuit semi-fermé. *Bull. Soc. linn. Bordeaux*, 2 (3) : 53-58.
- CHOE, S., 1966a. On the growth, feeding rates and the efficiency of food conversion for cuttlefishes and squids. *Korean J. Zool.*, 9 (2) : 72-80.
- CHOE, S., 1966b. On the eggs, rearing, habits of the fry and growth of some Cephalopoda. *Bull. mar. Sci.*, 16 (2) : 330-348.
- CHOE, S. & Y. OSHIMA, 1963. Rearing of squids (*Sepioteuthis lessoniana*, *Euprymna berryi*) and cuttlefishes (*Sepia esculenta*, *Sepia subaculeata*, *Sepiella maindroni*). *Nature, Lond.*, 197 (4864) : 307.
- CLARKE, M.R., 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic squids. *Adv. mar. Biol.*, 4 : 91-300.
- FRÖSCH, D. & H.J. MARTHY, 1975. On the structure and function of the oviducal glands in Octopods (Cephalopoda). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 188 : 95-101.
- GHIRETTI, F. & U. VIOLANTE, 1964. Ricerche sul metabolismo del rame in *Octopus vulgaris*. *Boll. Zool. Torino*, 31 : 1081-1092.
- GOLDIZEN, V.C., 1970. Management of closed-system marine aquariums. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 20 : 637-641.
- GRIMPE, C., 1928. Pflege, Behandlung und Zucht der Cephalopoden für zoologische und physiologische Zwecke. *Hand. biol. ArbMeth.*, 9 (5) : 331-412.
- ITAMI, K., Y. IZAWA, S. MAEDA & K. NAKAI, 1963. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 29 : 514-520.
- JAECKEL, S.G.A., 1958. Die Cephalopoden. *Tierwelt N.-u. Ostsee*, IX b 3 : 479-723.
- JECKLIN, L., 1934. Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden. *Rev. suisse Zool.*, 41 (37) : 593-673.
- LANE, F.W., 1957. The Kingdom of the Octopus. London : Jarrolds.
- LAROE, E.T., 1971. The culture and maintenance of the loliginid squids *Sepioteuthis sepioidea* and *Doryteuthis plei*. *Mar. Biol.*, 9 (1) : 9-25.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu, suppl.* 13, 285 pp.
- MANGOLD, K. & S. v. BOLETZKY, 1973. New Data on Reproductive Biology and Growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, 19 : 7-12.



- MANGOLD, K. & R. BOUCHER-RODONI, 1973. Rôle du jeûne dans l'induction de la maturation génitale chez les femelles d'*Eledone cirrosa* (Cephalopoda : Octopoda). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 276 D : 2007-2011.
- MANGOLD, K., D. FRÖSCH, R. BOUCHER-RODONI & L. ROWE, 1974. Factors affecting sexual maturation in cephalopods. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* (sous presse).
- MANGOLD, K., 1974. Croissance et maturation sexuelle chez *Eledone moschata*. *Mar. Biol.* (sous presse).
- NAEF, A., 1923. Die Cephalopoden. Fauna Flora Golf. Neapel, 35 (1) : v-xiv, 1-863.
- NIXON, M., 1966. Changes in body weight and intake of food by *Octopus vulgaris*. *J. Zool. Lond.*, 150 : 1-9.
- ORELLI, M. v., 1959. Ueber das Schlüpfen von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris*. *Rev. suisse Zool.*, 66 : 330-343.
- PORTMANN, A. & A. BIDDER, 1929. Yolk-Absorption in *Loligo* and the function of the embryonic liver and pancreas. *Q. Jl microsc. Sci.*, 72 (2) : 301-324.
- RAO, K.V., 1954. Biology and fishery of the Palk Bay squid, *Sepioteuthis arctipinnis*. *Indian J. Fish.*, 1 : 37-66.
- RICHARD, A., 1966a. La température, facteur externe essentiel de croissance pour le Céphalopode *Sepia officinalis* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 263 D : 1138-1141.
- RICHARD, A., 1966b. Action de la température sur l'évolution génitale de *Sepia officinalis* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 263 D : 1998-2001.
- RICHARD, A., 1967. Rôle de la photopériode dans le déterminisme de la maturation génitale femelle du Céphalopode *Sepia officinalis* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 264 D : 1315-1318.
- RICHARD, A., 1971. Action qualitative de la lumière dans le déterminisme du cycle sexuel chez le Céphalopode *Sepia officinalis* L. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, 272 D : 106-109.
- 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, Université Lille*.
- ROBSON, G.C., 1929. A Monograph of recent Cephalopoda. Part I. Octopodinae. London. 236 pp.
- SACARRÃO, G.F., 1956. Sobre a evolução ontogenética das relações embrião-órgão vitelino nos Cefalópodos. *Archos Mus. Bocage*, 26 : 1-126.
- SCHRÖDER, W., 1966. Beobachtungen bei der Zucht von Tintenfischen (*Sepia off. L.*). *Sber. Ces. naturf. Freunde (N.F.)*, 6 : 101-107.
- THOMAS, R.F. & L. OPRESKO, 1973. Observations on *Octopus joubini* : Four Laboratory reared Generations. *Nautilus*, 87 (3) : 61-65.
- TINBERGEN, L., 1939. Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. Néerl. Zool.*, 3 : 323-364.



- TRANter, D.J. & O. AUGUSTINE, 1973. Observations on the Life History of the Blue-Ringed Octopus *Hapalochlaena maculosa*. *Mar. Biol.*, 18 : 115-128.
- WINTREBERT, P., 1928. L'éclosion par digestion de la coque chez les poissons, les amphibiens et les céphalopodes. *C. r. Ass. Anat.*, 23 : 496-503.
- WODINSKY, J., 1968. Drilling and feeding of gastropods by *Octopus*. *Am. Zool.*, 8 : 798-799.
- WODINSKY, J., 1971. Movement as a Necessary Stimulus of *Octopus* Predation. *Nature, Lond.*, 299 (5285) : 493-494.
- WOLTERDING, M., 1971. The rearing and maintenance of *Octopus briareus* in the laboratory with aspects of their behavior and biology. *M.S. thesis, Univ. Miami*, 120 pp.
- YOUNG, R.F., 1972. Brooding in a bathypelagic Octopus. *Pacif. Sci.*, 26 : 400-404.

Reçu le 22 mars 1974