

REPRODUCTION DE LA SEICHE
***Sepia officinalis* LINNE, 1758**
(MOLLUSQUE, CEPHALOPODE) DU GOLFE DE TUNIS :

ETUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMETRIQUE

par

Soufia EZZEDDINE - NAJAI

تمتاز فصيلة الحبار *Sepia officinalis* بازدواج واضح في الشكل الجنسي مع وجود تساوي بين الجنسين في العدد . وتذكر النضج الجنسي بالنسبة لـ 50% من مجتمع الحبار في حجم 9 سنم أي أنها تنضج منذ السنة الأولى من عمرها . أما إذا اعتبرنا النضج من حيث الجنس فإن الذكور تصل إلى مرحلة التكاثر في حجم 8 سنم ، بيد أن الإناث لا تضع بيضها إلا عند بلوغها طول 10 سنم .

هذا ، ومن خلال دراسة مختلف العلاقات القائمة بين الوزن الكلي للحبار وأعضاء التكاثر أو محصول المناسل ، يتضح جليا أنه من الممكن تبين النضج الجنسي عن طريق متابعة نمو كيس اللقاح عند الذكور من جهة ونمو الأعضاء المتابعة للمنسل عند الإناث من جهة أخرى وهذه النتائج تعطي مدولا إيجابيا لتطبيقنا للمؤشرات الآتية في تتبع النضج الجنسي :
مؤشر المنسل (RGS) ومؤشر النضج الجنسي (M)

يمتد موسم وضع البيض عند إناث الحبار من شهر أفريل إلى شهر جويلية أي مع تأخير بشهر واحد بالنسبة لبدء موسم وضع الذكور لحياتها .

وأخيرا يتبين من خلال التطور الشهري لمؤشر الشكل الكلي النسبي K وأعدل هذا المؤشر K_m أنهما متوازنان بينهما ولكنهما متقابلان لتطور مؤشر المنسل RGS

* Institut national scientifique et technique d'océanographie et de pêche - 2025 - Salammbô, Tunisie.

RESUME

La seiche, *Sepia officinalis* est une espèce à proportions égales des sexes et se distingue par un dimorphisme sexuel très net. La maturation sexuelle correspondante à 50% de la population est atteinte à la taille moyenne de 9 cm soit dès la première année de vie de l'animal. Prise par sexe, la maturation du mâle est plus précoce que celle de la femelle à taille moyenne respective de 8 cm et 10 cm.

Des différentes relations métriques établies entre le corps de la seiche, les organes génitaux et les produits sexuels, il ressort que le développement gonadique peut être annoncé par la croissance pondérale du tractus chez le mâle et des glandes annexes chez la femelle et justifie ainsi l'application des indices suivants : le rapport gonado-somatique (R.G.S.) et l'indice de Maturation (M).

La période de pleine ponte s'étale chez la femelle du mois d'avril à juillet avec toutefois un mois de retard sur celle du mâle.

Les évolutions mensuelles des coefficients de condition relatif K et moyen Km sont synchrones mais sont opposées à celles du R.G.S.

ABSTRACT

The cuttlefish *Sepia officinalis* is an equal sex proportion specie and distinguishes itself by a very clear sexual dimorphism. Sexual maturation corresponding to 50% rate of the population is attained at 9cm of mean size; then, from the animal first life year. Considered by sexe, the male sexual maturation is more precocious than that of female respectively at 8 cm and 10 cm of mean size.

From different metrical relationships established between cuttlefish body, reproductive organs and sexual products, it appears that gonadic development may be forecasted in male by tractus growth and in female by appendage glands growth and otherwise, justifies the applying of index based in these parameters : gonado-somatic ratio (G.S.R.) and maturation index (M).

The female full egg-laying season spreads from april to july with, however, one month later on that of male.

The monthly evolution of relative condition index K and mean condition index Km are synchronous but are opposed to G.S.R. ratio.

1. INTRODUCTION

Le cycle biologique de la seiche peut être facilement suivi comparativement à celui d'autres espèces de Céphalopodes. Ayant une répartition strictement côtière (— 5 m à — 100 m de profondeur), elle est présente pratiquement toute l'année dans l'aire de pêche tunisienne (pêche côtière pendant la période de reproduction, pêche au chalut en dehors de cette période)

si bien qu'un échantillonnage biologique régulier est suffisant pour rendre compte de son évolution sexuelle.

L'étude de la maturation génitale et de la fécondité d'une espèce fournit non seulement des renseignements sur la durée de la ponte et la quantité d'œufs émis mais aussi des informations sur le stock recruté. Ces informations sont essentielles pour un aménagement propre au développement de la pêche de l'espèce.

Plusieurs méthodes sont utilisées pour décrire les stades de maturation sexuelle des Céphalopodes. Dans la plupart des cas, la maturation est déterminée soit par l'examen macroscopique des gonades et des glandes annexes, soit par les analyses histologiques des gonades (Richard, 1971). La deuxième méthode, qui constitue probablement l'indicateur le plus lié aux conditions de maturité, est fastidieuse et souvent même impossible dans certaines conditions de travail. Nous avons, pour notre part, étudié la maturation de la seiche en nous basant sur des critères morphométriques (taille et poids) et morphologiques (teintes des gonades et des glandes annexes) ainsi que sur un certain nombre d'indices de maturation.

2. MATERIEL ET METHODES

L'étude est basée sur un certain nombre de mesures métriques et pondérales de seiches, mâles et femelles, capturées dans le golfe de Tunis.

Les pesées portent sur le corps plein et éviscéré, sur les gonades et sur les glandes annexes représentées par le tractus chez le mâle et par les glandes nidamentaires et de l'oviducte chez la femelle.

Nous avons également déterminé le nombre et la taille des spermatophores et des ovocytes. Les mesures sont réalisées sous la loupe binoculaire à l'aide d'un micromètre oculaire étalonné sur un micromètre objectif. Un grand nombre de spermatophores et d'ovocytes est mesuré mais seuls les stades avancés sont retenus.

Le comptage est réalisé, à l'œil nu, avec un compteur manuel. Lorsque le nombre dépasse 300 à 400, nous procédons par échantillonnage gravimétrique : un échantillon est prélevé et pesé, le nombre d'éléments qui le compose, des ovocytes par exemple dans le cas d'un échantillon d'ovaire, est déterminé et le nombre total N d'ovocytes contenus dans tout l'ovaire est obtenu par la relation :

$$N = \frac{n.G}{g}$$

N, nombre total d'ovocytes dans l'ovaire; n, nombre d'ovocytes dans l'échantillon; G, poids total de l'ovaire; g, poids de l'échantillon dans les mêmes unités.

La méthode est surtout adoptée aux spermatophores. Généralement les ovocytes de diamètre supérieur à 2 mm sont directement comptés. Seuls les plus petits sont estimés par gravimétrie.

3. TERMES RELATIFS A LA MATURATION SEXUELLE

Certains termes ont été adoptés pour cette étude, nous tenons à les définir afin d'éviter tout risque de confusion. Les produits sexuels mâles désignent les spermatophores et non pas les spermatozoïdes pour la seule raison que les spermatozoïdes ne sont pas émis à l'état libre mais plutôt assemblés par paquets dans les spermatophores.

Le terme « œuf » désigne les ovocytes de l'ovaire non encore fécondés. Nous utilisons également des termes empruntés à la terminologie de Mangold-Wirz (1963) tels que « animal mûr » ou « animal mature » réservé strictement aux seiches qui sont aptes à se reproduire, et « animal adulte » qui désigne l'animal ayant atteint la maturité sexuelle, qu'il soit ou non en état de se reproduire.

Les stades de développement sont définis par le même auteur qui en distingue 5 pour la femelle et 3 pour le mâle.

Femelle

Femelle avec très petits œufs (t.p.o.)	: diamètre des œufs jusqu'à 2 mm;
Femelle avec petits œufs (p.o.)	: diamètre compris entre 2,1 et 4 mm;
Femelle avec œufs moyens (o.m.)	: diamètre compris entre 4,1 et 6 mm;
Femelle avec grands œufs (G.o.)	: diamètre compris entre 6,1 et 8 mm;
Femelle avec œufs lisses (o.L.)	: œufs sans réticules.

Mâle

Sur les trois stades nous en avons retenu deux :

mâle avec des spermatophores en formation (sp.f) : la sécrétion des spermatophores a commencé, le canal déférent est rempli de spermatozoïdes;

mâle avec des spermatophores (sp.) : les spermatophores sont mis en réserve dans la poche de Needham.

Nous distinguons ainsi trois stades de maturation pour les deux sexes.

● Les animaux juvéniles (juv.) chez lesquels le sexe ne peut être déterminé extérieurement.

● Les animaux non matures (n.m.) qui groupent les mâles avec des spermatophores en formation (sp.f.) et les femelles à très petits œufs (t.p.o.), à petits œufs (p.o.) ou à œufs moyens (o.m.).

● Les animaux matures (m) qui englobent les mâles dont la poche de Needham est remplie de spermatophores (sp.) et les femelles à grands œufs (G.o) ou à œufs lisses (o.L.).

4. MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL GENITAL

La seiche, comme tous les Céphalopodes, est une espèce gonochorique. Chez les deux sexes, la gonade est impaire et située dans la partie postéro-ventrale de la cavité viscérale. Les

glandes annexes, de formation précoce, existent chez les deux sexes mais leur fonction est très différente.

4.1. Appareil génital femelle (fig. 1)

4.1.1. *Ovaire*

Il se présente sous forme de follicule ovarien ramifié et débouche sur un conduit unique dont l'extrémité antérieure porte la glande de l'oviducte. Les ovocytes sont, chez les immatures, totalement réticulés mais au fur et à mesure qu'ils se développent, ils deviennent graduellement lisses (fig. 2). Parallèlement, la gonade augmente de taille jusqu'à atteindre un volume considérable et refoule les viscères vers la partie antérieure de la cavité abdominale.

4.1.2. *Glandes annexes*

Les formations glandulaires, glande de l'oviducte et glandes nidamentaires, sécrètent les substances nécessaires à la formation des enveloppes des ovocytes lors de leur émission.

4.1.2.1. *Glande de l'oviducte*

Elle se présente sous forme d'une masse glandulaire blanche entourant l'oviducte à sa partie antérieure. La structure, en lamelles rayonnantes visibles à la section, est comparable à celle des glandes nidamentaires principales. Les ovocytes, en passant par l'oviducte, compriment les cellules de la glande qui sécrètent une substance constituant la première enveloppe de l'œuf.

4.1.2.2. *Glandes nidamentaires*

Ce sont des formations glandulaires facilement repérables chez la femelle adulte. Placées en position symétrique médio-ventrale, elles couvrent les organes sous-jacents de la cavité palléale. Il existe deux types de glandes nidamentaires, les principales et les accessoires.

GLANDES PRINCIPALES

Au nombre de deux, symétriques, de forme oblongue et de couleur blanc-laiteux, elles présentent une structure en lamelles

régulièrement étagées, visible chez la femelle mature (fig. 1). Les sécrétions, libérées par un orifice antérieur béant au moment de la ponte, forment la deuxième enveloppe des œufs.

GLANDES ACCESSOIRES

Elles sont disposées en amas de quatre rosettes colorées qui surmontent l'extrémité antérieure des glandes principales. La fonction de ces glandes est encore énigmatique et leur particularité essentielle réside dans leur coloration. Nous avons remarqué, au cours de la maturation sexuelle, une évolution de leur teinte : du blanc jaunâtre chez l'individu immature, elles passent successivement au jaune puis au rouge brique chez l'individu mature. Cette évolution tinctoriale bien décrite par Richard (1966, 1971) semble être d'origine bactérienne (Richard et Coll., 1979).

4.2. Appareil génital mâle (fig. 3)

4.2.1. *Testicule*

Chez l'adulte, le testicule est une masse cordiforme de couleur blanche abritée au creux de l'alvéole formée par la partie ventrale du phragmocône et par les bords latéraux du sépion. De la paroi cœlomique péri-testiculaire part un fin canal déférent unique qui relie la gonade à la glande annexe mâle et remonte vers la partie antérieure de la cavité palléale.

4.2.2. *Tractus mâle*

La glande annexe est représentée par le tractus mâle. Son anatomie générale est connue depuis les travaux de Cuvier (1817) mais la description originale est due à Needham (1745) à qui revient le nom de «Complexe de Needham» souvent employé pour désigner le tractus génital mâle. Celui-ci est composé d'un ensemble de trois vésicules séminales, la médiane étant bilobée. Les spermatozoïdes entraînés dans le canal déférent puis dans les vésicules vont subir des mouvements tortueux, s'enrober de substances visqueuses et enfin s'entourer de membranes qui formeront les parois de l'étui du spermatophore; la formation terminale s'achève dans la glande spermatophorique, glande

accessoire dorsale. Les spermatophores, une fois formés, s'acheminent vers une poche antérieure dite poche de Needham où ils seront stockés. Poussés par des contractions musculaires, ils sortent facilement par l'orifice génital situé à la partie antérieure de cette poche, passent à travers l'entonnoir et sont émis sous l'effet de la pression de l'eau refoulée par celui-ci. Ils sont ensuite recueillis par les bras ventraux du mâle et déposés sur la membrane buccale de la femelle au moment de l'accouplement.

4.2.3. *Structure du spermatophore*

D'après Fort (1937), Swammerdam et Needham semblent être les premiers à avoir décrit respectivement chez la seiche et le calmar, ces éléments stockés dans la poche de Needham. Delle Chiaje (1829) en fait des Helminthes et nomme ceux de la seiche *Scolex dibothrius*. C'est à Milne Edwards (1842) que revient le mérite d'avoir définitivement établi la nature de ces corps qu'il nomme «spermatophores». Nous donnons ici une description succincte du spermatophore de la seiche tout en nous référant à celle de Fort (1941). Le spermatophore, tel qu'il apparaît dans la poche de Needham est de forme tubulaire (fig. 4 A) et mesure selon la taille de l'animal 3 à 14,5 mm de long. Le spermatophore comprend deux enveloppes : une membrane externe ou étui dont les parois se continuent en doigt de gant, et une membrane interne séparée en deux par un connectif résultant de la dilatation de l'étui; la partie antérieure constitue le dispositif éjaculateur muni à son extrémité apicale d'une spirale représentant la ligature de l'ensemble; la partie postérieure est le réservoir spermatique du spermatophore. Au contact de l'eau et sous l'effet de l'endosmose, l'étui se gonfle et entraîne la dévagination de l'appareil interne par retournement en doigt de gant. Il se forme ainsi un réservoir spermatique secondaire plus ou moins sphérique où s'accumulent les spermatozoïdes. Cette formation porte le nom de spermatange et sa paroi externe gluante lui permet d'adhérer à la paroi buccale de la femelle. Selon Hamon (1939 a; b) il s'agirait de scléroprotéines particulières, dérivés très spéciaux des mucoprotides très abondants chez les Mollusques. Sous la pression du flux exercée par les spermatozoïdes sur le sac primitif de l'étui, le réservoir spermatique continue à augmenter de volume jusqu'à ce que la

membrane qui relie la spermatange à l'étui se rompe, les spermatozoïdes sont ainsi émis à l'extérieur. Cependant, il n'y a pas toujours formation de spermatange, les spermatozoïdes sont alors libérés de l'extrémité antérieure du spermatophore par simple rupture du dispositif éjaculateur.

5. DIMORPHISME SEXUEL

Des modifications sexuelles secondaires sont propres à la majeure partie des Céphalopodes et se manifestent par la transformation chez le mâle d'au moins un bras en un bras copulateur. D'autres sont particulières à la seiche et sont caractérisées par la modification de la taille du sépion et par le changement de la coloration du corps.

5.1. Bras hectocotyle (fig 4 B)

Dès le début de la maturation sexuelle, la partie proximale du bras ventral gauche de la quatrième paire s'élargit et les ventouses s'atrophient. Ce bras spécialisé est en relation avec le mode d'accouplement de l'espèce (fig. 5), il est ainsi particulièrement prêt à la réception et au transport des spermatophores jusqu'à la membrane buccale de la femelle.

5.2. Modification de la largeur relative du sépion

L'existence d'un dimorphisme sexuel dans la coquille de *Sepia officinalis* a été mise en évidence pour la première fois par Latagu (1888) puis par Cuénot (1917) sur des animaux adultes. Il est également signalé pour cette même espèce par Mangold (1966), par Richard (1971) et par Jeon (1982) et pour *Sepia elegans* par Nouvel (1937). Il se manifeste, chez la femelle adulte, par un élargissement du sépion. On le met en évidence en portant sur le même graphique (fig. 6) la largeur (l) en fonction de la longueur (L) des sépions d'animaux juvéniles, mâles et femelles et par l'établissement de l'équation de régression de la relation $l = f(L)$ (tabl.1). Au départ, la représentation graphique des juvéniles (spécimens de 6 cm au plus) est une droite de pente égale à 0,3057 commune aux deux sexes. La droite relative aux mâles de plus de 6 cm suit la même

allure que celle des juvéniles avec une pente presque égale évaluée à 0,3067. Par contre celle relative aux femelles de même classe de taille accuse une nette augmentation de la pente (0,3678) exprimant ainsi un élargissement notable du sépion des femelles par rapport à celui des juvéniles ainsi qu'à celui des mâles. Selon Richard (1971), c'est le sépion mâle qui, dès la longueur de 7 cm, devient plus étroit que celui de la femelle à même taille et attribue ainsi le dimorphisme au mâle.

Dans un échantillon de seiches de taille égale à 16 cm, la mesure des largeurs de tous les sépions donne pour les femelles (19 individus) une moyenne de 6,15 cm et pour les mâles (21 individus) une moyenne de 5,5 cm; le sépion de la femelle subit donc à cette taille un accroissement en largeur de 0,75 cm par rapport à celui du mâle. Par ailleurs, d'après l'étude de la maturation sexuelle, les femelles sont aptes à se reproduire à la taille moyenne de 10 cm. L'élargissement du sépion à partir de la longueur de 7 cm est par conséquent antérieur à la maturation sexuelle.

Jeon (1982) émet des remarques comparables sur le sépion de la seiche atlantique : la largeur relative du sépion des femelles est toujours plus importante que celle des mâles, elle atteint une valeur maximale au moment de la maturation et cette valeur persiste jusqu'à la mort; d'après cet auteur, ce caractère est lié au dimorphisme du sépion des femelles facilitant ainsi la mise en réserve de grandes quantités d'œufs.

5.3. Changement de la coloration du corps

Le mâle mature se distingue de la femelle par une intensification du contraste des teintes entre les rayures blanches et noires sur le dos, les flancs et les bras ventraux; qui lui donne un aspect zébré. Cette coloration s'accroît particulièrement pendant la parade nuptiale. D'après Wells (1962), les changements de couleur seraient destinés à éloigner d'autres mâles de la femelle plutôt qu'à attirer les femelles. Toutefois nous avons remarqué chez des seiches en captivité que le mâle manifeste ce caractère en présence d'une femelle, même si aucun autre mâle ne se trouve à proximité.

Les diverses couleurs de la seiche sont produites par des chromatophores capables de changements physiologiques des couleurs et ceci grâce à un contrôle des mécanismes neuromusculaires permettant la dilatation et la contraction des chromatophores. Van den Branden et Decler (1976) montrent l'existence dans les chromatophores de la seiche d'au moins trois sortes de pigments caractérisés par leur couleur (le jaune, le rouge-brun, le pourpre-violet), par leur solubilité et par leur propriété d'oxydo-réduction.

6. ACCOUPLEMENT ET PONTE

La seiche est ovipare. Les œufs émis sont fécondés au niveau de la membrane buccale avant d'être libérés dans l'eau.

L'accouplement qui est réalisé tête-tête (fig. 5) est précédé d'une parade nuptiale caractéristique chez la seiche (Bott, 1938; Tinbergen, 1939; Richard, 1967). Les deux partenaires entrecroisent les bras et dans cette position le mâle dépose à l'aide de son bras hectocotyle (fig. 4 B) les spermatophores sur la membrane buccale de la femelle. Les spermatozoïdes qui remplissaient le réservoir postérieur du spermatophore vont être libérés sous la pression de l'eau et s'emmagasiner dans une paire de poches copulatrices placées ventralement dans la membrane buccale. A l'examen, toutes les femelles matures montrent autour du bulbe buccal des touffes de spermatophores d'un blanc laiteux tapissant la membrane buccale; nous en avons également remarqué chez des femelles immatures. L'accouplement de la femelle avant sa maturation est donc possible, les spermatozoïdes demeurant conservés dans les poches copulatrices durant la période de développement de l'ovaire. Mangold (communication personnelle) a isolé une femelle immature après accouplement, trois mois plus tard cette seiche a pondu des œufs fécondés identiques à une ponte normale.

Le mode de ponte des œufs est également typique chez la seiche. Les œufs sont émis par l'entonnoir avec le jet d'eau refoulé par celui-ci. A la sortie, ils sont recueillis dans une « gouttière » formée par la juxtaposition des bras ventraux femelles de façon à recevoir les œufs qui s'acheminent ainsi dans

cette «gouttière» jusqu'à la membrane buccale où aura lieu la fécondation.

La coque externe des œufs (formée par la sécrétion des glandes nidamentaires) est le plus souvent imprégnée d'encre excrétée par la poche du noir lui donnant une teinte brunâtre.

Au fur et à mesure que les œufs sont émis, la femelle les fixe sur une tige d'herbier composant ainsi de véritables grappes auxquels on a donné le nom de « raisins de mer » (fig. 2 B). En absence d'un support filiforme, la ponte est fixée d'une façon éparse. Boletzky (communication personnelle) a obtenu en culture une ponte étalée en interposant dans le bassin d'élevage une grille horizontale.

7. TAILLE MOYENNE DES SEICHES A SEXE DISCERNABLE

Jusqu'à une certaine classe de taille, le bras ventral gauche du mâle n'est pas modifié en un bras hectocotyle et il est par conséquent impossible de différencier extérieurement les deux sexes. Anatomiquement, les gonades se présentent sous forme d'un filament fin transparent et les glandes annexes sont à peine décelées. Ce stade correspond aux juvéniles. Pour déterminer la taille à laquelle le sexe est morphologiquement identifiable, nous avons calculé le pourcentage des individus à sexe discernable dans un échantillon de seiches appartenant aux classes de taille de 3 cm à 8 cm (tabl. 2). Sur un total de 323, toutes les seiches de la classe 3 cm n'ont pas encore le bras modifié; par contre celles de la classe de 8 cm ont toutes le bras hectocotylisé. La proportion moyenne d'animaux à sexe discernable correspond à la classe de taille de 6 cm représentant 60,3% de l'échantillon.

8. PROPORTION DES SEXES

Dans un échantillon de 3200 seiches prélevées sur deux années, nous avons dénombré 1630 femelles et 1570 mâles. Le sex-ratio par rapport au pourcentage des femelles est égal à :

$$\% \text{ } \text{♀} \quad \frac{1630}{3200} \quad \times 100 = 50,94 \%$$

La proportion des femelles dépasse de 0,94% le taux théorique de 50 %. Cette différence est-elle significative ou s'agit-il d'une différence due à de simples fluctuations fortuites ? Pour le connaître, nous avons déterminé l'erreur standard d et le rapport t de la différence à son erreur standard (Lamotte, 1967).

Dans le cas d'une différence non significative, le pourcentage estimé Q_e est tel que :

$$Q_e = \frac{n_1 q_1 + n_2 q_2}{n_1 + n_2}$$

avec $q_1 = 0,5094$ (taux expérimental)

$q_2 = 0,500$ (taux théorique)

$n_1 + n_2 = 2$

La variance standard et l'erreur standard correspondant à Q_e sont respectivement obtenues comme suit :

$$\sigma_d^2 = Q_e (1 - Q_e) \left[\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right]$$

$$\sigma_d = \sqrt{Q_e (1 - Q_e) \left[\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right]}$$

Le rapport t est alors égal à :

$$t = \frac{q_1 - q_2}{\sigma_d}$$

Les résultats obtenus à partir de nos données sont les suivants :

$$Q_e = 0,7520$$

$$\sigma_d^2 = 0,0125$$

$$\sigma_d = 0,0002$$

$$t = 0,5047$$

t étant inférieur au seuil $T = 2$ pour une sécurité de 95%, nous pouvons par conséquent considérer *à priori* que la proportion

au facteur de la température. En effet, d'après Richard (1966), la température joue le rôle d'accélérateur dans la maturation sexuelle. Ainsi, étant donné que les eaux du golfe de Tunis sont plus chaudes que celles des secteurs signalés, la seiche tunisienne présenterait une maturation sexuelle précoce par rapport à celle de la mer catalane et encore plus précoce par rapport à celle de la seiche atlantique.

10. — RELATIONS METRIQUES ENTRE LA TAILLE DU CORPS L'APPAREIL REPRODUCTEUR ET LES PRODUITS SEXUELS

Certaines mesures ont été effectuées sur la taille du corps de la seiche (en poids et en longueur), des gonades, des glandes annexes et des produits sexuels. Elle ont permis d'étudier la corrélation entre ces différents paramètres chez le mâle et la femelle. Ces relations sont les suivantes :

Chez la femelle

1) Poids de l'ovaire (Wov) en fonction de la longueur dorsale du manteau (lmd) : $Wov = f(lmd)$

2) Poids de l'ovaire (Wov) en fonction du poids plein du corps (W pcorps) : $Wov = f(W pcorps)$

3) Poids de l'ovaire (Wov) en fonction du poids éviscéré du corps (W ev corps) : $Wov = f(W ev corps)$

4) Poids des glandes nidamentaires (Wgn) en fonction du poids de l'ovaire (Wov) : $Wgn = f(Wov)$

5) Poids de la glande de l'oviducte (Wgo) en fonction du poids de l'ovaire (Wov) : $Wgo = f(Wov)$

6) Logarithme décimal du diamètre moyen des œufs (lw) en fonction du logarithme décimal du poids de l'ovaire (Wov) : $\log lw = f(\log Wov)$.

Chez le mâle

1) Poids du testicule (W tes) en fonction de la longueur dorsale du manteau (lmd) : $W tes = f(lmd)$

2) Poids du testicule (W tes) en fonction du poids plein du corps (Wp corps) : $W tes = f(Wp corps)$

3) Poids du testicule (W tes) en fonction du poids éviscéré du corps (W_{ev corps}) : $W_{tes} = f(W_{ev corps})$

4) Poids du tractus mâle (W tm) en fonction du poids du testicule (W tes) : $W_{tm} = f(W_{tes})$

5) Logarithme décimal de la longueur des spermatophores (lspph) en fonction du logarithme décimal du poids du testicule (W tes) : $\log lspph = f(\log W_{tes})$.

Les résultats de ces relations sont groupés dans le tableau 6.

10.1. Corrélation chez la femelle

La corrélation qui existe entre le poids de l'ovaire et la taille de l'individu est de 0,6719; elle est significative mais loin d'être parfaite du fait que la maturation sexuelle n'est pas atteinte à partir d'une certaine classe de taille précise mais qu'elle se trouve étalée sur plusieurs classes. Autrement dit, la maturité sexuelle ne pourrait pas être définie uniquement à partir de la taille individuelle.

Il existe également une corrélation significative évaluée à 0,6315 entre le poids corporel et le poids de l'ovaire; elle est légèrement supérieure ($r = 0.6512$) entre le poids du corps éviscéré et celui de l'ovaire.

Les meilleures corrélations sont obtenues d'une part, entre le poids de l'ovaire et les glandes nidamentaires et d'autre part, entre le poids de l'ovaire et la glande de l'oviducte; les coefficients sont respectivement de 0,9266 et 0,9272.

Le logarithme des diamètres des œufs est également lié au logarithme du poids de la gonade, mais avec un coefficient ($r = 0,5877$) beaucoup plus faible que celui des glandes annexes. Ces dernières sont par conséquent les meilleures indicatrices de l'état sexuel de la seiche femelle. En effet leur croissance en poids évolue en rapport direct avec le développement de l'ovaire. Cependant cette corrélation ne résulte pas de la croissance métrique (en longueur et en poids) de l'animal puisque l'équation de régression établie entre l'ovaire et la taille corporelle donne un coefficient plus faible.

10.2. Corrélation chez le mâle

D'après les relations métriques, il existe une corrélation positive entre le poids corporel et la gonade ($r = 0,8610$) et les coefficients sont plus élevés que ceux des femelles. Il en est de même de la relation entre la longueur en logarithme des spermatophores et le poids logarithmique du testicule ($r = 0,7899$) mais le coefficient positif le plus élevé est déterminé entre le tractus mâle et le testicule ($r = 0,9208$).

De toutes ces relations, il ressort que la maturation sexuelle de la seiche peut être déterminée indirectement par la croissance pondérale du tractus pour le mâle et par la croissance pondérale des glandes nidamentaires et de l'oviducte pour la femelle. Chez le mâle, tout comme chez la femelle, l'évolution des glandes annexes est par conséquent en rapport direct avec le développement gonadique. En pratique, grâce à leur aspect plus compact, les glandes annexes de la femelle se prêtent mieux que la gonade à la pesée. Les corrélations, étant positives et hautement significatives ($r > 0,92$), justifient l'application, par plusieurs auteurs, des indices représentatifs de la maturation sexuelle qui sont basés sur l'évolution pondérale de la gonade et des glandes annexes. Ces indices sont le rapport gonado-somatique et l'indice de maturation.

11. — EVOLUTION DU RAPPORT GONADO-SOMATIQUE (R.G.S.)

Le rapport gonado-somatique, exprimé en pourcentage, est calculé pour les deux sexes sur deux cycles sexuels (de juillet 1978 à juillet 1980) à partir des relations suivantes :

$$\text{R.G.S. femelle} = \frac{W_{ov} + W_{gn} + W_{go}}{W_{ev \text{ corps}}} \times 100$$

$$\text{R.G.S. mâle} = \frac{W_{tes} + W_{tm}}{W_{ev \text{ corps}}} \times 100$$

Nous étudions le R.G.S. global et par classe de taille d'une population femelle et d'une population mâle.

11.1. Femelle

Les valeurs varient mensuellement sur une grande échelle allant de 0,009 à 18,21 (tabl. 7, fig. 8).

L'évolution mensuelle du rapport global présente un minimum de septembre à décembre, il croît ensuite jusqu'à atteindre un maximum au mois d'avril puis il diminue à nouveau et les valeurs du R.G.S. les plus basses coïncident avec les mois de septembre à décembre. Ces quatre phases successives reflètent les différents stades d'évolution sexuelle :

- de septembre à décembre, période du repos sexuel représenté par un R.G.S. global faible;

- de janvier à mars, période de la maturation sexuelle correspondant à un accroissement progressif du R.G.S.;

- le maximum du R.G.S. est atteint au mois d'avril pour l'année 1979 avec un retard d'un mois pour 1980, il correspond ainsi à la pré ponte.

- la période de ponte fait suite représentée par une diminution progressive du R.G.S.

Les pics représentatifs de l'évolution mensuelle du R.G.S. par classe de taille (fig. 8) montrent que les premières pontes de l'année sont celles émises par les plus grandes seiches composant la population et inversement, les pontes des plus jeunes sont les plus tardives. En effet, les seiches de la classe supérieure à 14 cm participent à la ponte de mars à mai, celles de la classe 10-14 cm font suite (avril-juillet) et ce n'est qu'à partir du mois de juin que les plus jeunes (< 10 cm) émettent leurs œufs. Les seiches de taille inférieure à 14 cm participent à la ponte le long du cycle sexuel, les grandes seiches, par contre, disparaissent après le mois de juin.

11.2. Mâle

Les variations du R.G.S. ne sont pas aussi importantes que celles obtenues chez la femelle, les valeurs extrêmes étant de 0,16 et 4,13 (tabl. 8, fig. 9).

Le R.G.S. global évolue mensuellement de la même manière que celui de la femelle mais la maturation sexuelle mâle atteint

son maximum un mois avant celle de la femelle. La période d'accouplement maximal reflété par un R.G.S. maximal, débute donc à partir de mars et se poursuit durant la période de ponte de la femelle de manière à ce que le repos sexuel coïncide en septembre, avec celui de la femelle.

La maturation, plus tardive chez la femelle que chez le mâle n'est certainement pas due à un retard dans le déclenchement du processus de développement de l'ovaire mais plutôt à la lenteur de celui-ci.

Bakhayokho (1980) signale l'existence dans l'année de deux pics du R.G.S. chez les seiches sénégalaises de taille inférieure à 22 cm; au principal, apparaissant d'avril à juin succède un pic secondaire vers le mois d'août; ce dernier fait défaut chez les seiches tunisiennes.

12. — EVOLUTION DE L'INDICE DE MATURATION (M)

Un deuxième indice a été adopté pour suivre l'évolution de la maturation sexuelle chez les Céphalopodes. C'est l'indice de maturation M appelé aussi indice d'Hayashi du nom de l'auteur qui l'a proposé pour la première fois dans l'étude de maturation de *Todarodes pacificus* (Hayashi, 1970; 1971). Guerra (1975) applique cet indice à *Octopus vulgaris*, Worms (1979) à *Loligo vulgaris*, Moriyasu (1981) à *Eledone cirrhosa* et enfin Macy (1982) à *Loligo pealei*.

Les expressions de l'indice sont basées sur le poids des gonades et des glandes annexes selon les formules suivantes :

$$\begin{aligned} \text{M femelle} &= \frac{W_{go}}{W_{go} + W_{ov}} & \begin{array}{l} W_{go} : \text{poids de la glande de} \\ \text{l'oviducte} \\ W_{ov} : \text{poids de l'ovaire} \end{array} \\ \\ \text{M mâle} &= \frac{W_{tm}}{W_{tm} + W_{tes}} & \begin{array}{l} W_{tm} : \text{poids du tractus mâle} \\ W_{tes} : \text{poids du testicule} \end{array} \end{aligned}$$

12.1. Femelle

L'indice varie entre un minimum de 0,030 et un maximum de 0,410. Un suivi de l'indice global sur plusieurs mois depuis

juillet 1978 jusqu'à juillet 1980 (fig. 10) montre deux pics qui coïncident avec les mois d'octobre (1978 et 1979), et entre lesquels l'indice subit une diminution dont les minimums sont atteints en avril et mai. Comparés à la courbe du R.G.S. global, les minima de *M* correspondent aux maxima du R.G.S. avec un décalage de quelques mois et inversement. Si nous tenons compte d'une part, du fait que la maturation sexuelle de la seiche se manifeste par une croissance pondérale simultanée de tout le système génital y compris la glande de l'oviducte, et d'autre part, du fait que le coefficient de corrélation établi entre la gonade et la glande de l'oviducte est positif et proche de l'unité ($r = 0,7299$), comment pouvons-nous expliquer l'allure inverse des courbes représentatives du rapport gonado-somatique et de l'indice de maturation chez la femelle ?

L'ovaire et la glande de l'oviducte croissent effectivement d'une façon concomittante durant la maturation sexuelle, mais cette croissance n'est pas directement proportionnelle à cause de la taille de la glande de l'oviducte. En effet, celle-ci étant de petite taille, son développement pondéral va être très faible par rapport à celui de l'ovaire qui peut occuper les 2/3 du volume de la cavité viscérale; autrement dit l'inversion des deux indices n'est qu'apparente résultant d'un accroissement pondéral de la glande qui est négligeable relativement à celui de la gonade.

12.2. Mâle

Chez le mâle, les variations de l'indice de maturation sont plus importantes que celles chez la femelle puisque, d'une part, le tractus mâle atteint un poids beaucoup plus grand que la glande de l'oviducte et d'autre part, à maturité sexuelle totale, le testicule n'atteint jamais le poids que présente l'ovaire à ce stade.

L'évolution mensuelle de l'indice (fig 11) suit la même allure que celle du rapport gonado-somatique. Faible du mois d'août à novembre, il augmente ensuite progressivement jusqu'à atteindre son maximum de février à juin. Ces variations résultent d'une augmentation pondérale du tractus mâle par

rapport au poids du testicule. En effet, au cours de la maturation sexuelle, la gonade mâle produit des spermatozoïdes qui passent dans le tractus puis sont stockés à l'intérieur des spermatophores dans la poche de Needham. Le transfert continu va entraîner donc un aggrandissement pondéral du tractus qui devient manifestement supérieur à celui du testicule et par conséquent un accroissement de l'indice de maturation qui atteint son maximum à la maturation totale.

13. — EVOLUTION DES COEFFICIENTS DE CONDITION RELATIF (K) ET MOYEN (Km)

13.1. Choix du coefficient de condition

Les lois quantitatives de la croissance et en particulier la notion d'allométrie sont applicables à la relation longueur-poids définie par l'expression :

$$W = al^b \text{ d'où } a = \frac{W}{l^b} \quad (1)$$

Le coefficient, a , exprime dans l'équation (1) la déviation individuelle par rapport à la relation taille-poids ajustée (Le Cren, 1951). Une autre notion est couramment employée, celle du coefficient de condition K tel que :

$$K = \frac{W}{l^3} \quad (2)$$

On peut admettre que K est très proche de a si, pour une espèce donnée, b est constante dans toutes les conditions et très voisine de 3 c'est à dire le cas d'un individu idéal isométrique. Si ces conditions sont remplies pour quelques espèces de poissons telles que *Lates niloticus* (Daget, 1964), il n'est pas le cas pour la plupart des espèces marines entre autres pour la seiche chez laquelle nous avons montré que b est significativement différente de 3 et varie selon le sexe et la saison (Najaï, 1983).

Les deux formules (1) et (2) sont évidemment liées entre elles et permettent d'écrire :

$$Kl^3 = al^b \text{ d'où } K = al^{b-3} \quad (3)$$

Dans la relation (3), K se présente comme une fonction de l et varie avec celle-ci dans les proportions d'autant plus grandes que b s'écarte de 3 (Laurent et Moreau, 1973). Son application se limite aux cas où l varie peu; sinon, dans les autres cas il est possible de définir, pour un intervalle compris entre les longueurs l_1 et l_2 , un coefficient de condition moyen K tel que :

$$K = \frac{\int_{l_1}^{l_2} K' dl}{l_2 - l_1}$$

$$\int_{l_1}^{l_2} K' dl = \int_{l_1}^{l_2} al^{b-3} \cdot dl = \frac{1}{b-2} al^{b-2}$$

$$\text{d'où } K_m = \frac{a}{b-2} \cdot \frac{l_2^{b-2} - l_1^{b-2}}{l_2 - l_1} \quad (4)$$

La valeur de K ainsi calculée, constitue une meilleure estimation du coefficient de condition pour un échantillon dont l'éventail des tailles est quelconque à condition que a et b ne varient pas dans l'intervalle l_1 et l_2 .

13.2. Application des coefficients K et Km

Dans le tableau 9, nous avons établi pour chaque sexe, une comparaison mensuelle entre les coefficients de condition calculés à partir de la relation (4) qui exprime le coefficient Km et celui de la relation (2) qui exprime le coefficient K déterminé habituellement à partir de la moyenne individuelle.

La différence obtenue entre K et Km résulte du fait que K reflète la condition d'un individu isométrique alors que Km se situe par rapport à une valeur moyenne; l'évolution mensuelle des deux coefficients est, par contre, synchrone (fig. 12

et fig. 13). Dans l'interprétation de la variation mensuelle de la condition des deux sexes, nous nous référons à celle du Km.

13.2.1. *Femelle*

Km est minimal entre janvier et juin, puis il augmente de juillet à décembre en subissant en octobre une nouvelle chute (fig. 12). Comparée au rapport gonado-somatique, la condition de la femelle varie pratiquement à l'encontre du R.G.S. Elle est minimale durant la maturation et maximale à la suite de la ponte. L'explication que l'on pourrait donner à ce phénomène est que pendant l'activité sexuelle, la femelle puise dans ses réserves somatiques afin de compenser l'énergie nécessaire au développement de la gonade et des glandes annexes. Chez les quelques seiches qui arrivent à survivre à la suite de la ponte, les pertes somatiques vont être récupérées par l'augmentation de la condition.

Par ailleurs, les résultats obtenus par O'Dor et Wells (1978) à partir des expériences d'injection d'acides aminés marqués au poulpe *Octopus vulgaris*, viennent appuyer nos conclusions et apportent des explications nouvelles au procédé de l'action de la maturation sexuelle sur la croissance somatique : le développement de l'ovaire s'accompagne d'une sécrétion hormonale qui a pour rôle de déclencher la libération, à partir des muscles somatiques, d'acides aminés en quantité suffisante au développement de la gonade.

13.2.2. *Mâle*

La même variation de la condition est constatée chez le mâle (fig. 13). Cependant, la divergence enregistrée après l'émission des produits sexuels entre la condition Km et le rapport R.G.S. est beaucoup moins importante que chez la femelle après la ponte; ceci laisserait à penser que les dépenses fournies aux dépens du soma pour le développement gonadique mâle sont moins importantes que celles nécessaires au développement de l'ovaire. De même, l'allure plus étalée de la courbe représentative du Km femelle rend compte de la durée du processus de la maturation sexuelle et en même temps de la durée de l'épuisement énergéti-

que qui est plus longue chez la femelle que chez le mâle. Ces résultats confirment la précocité de la maturité sexuelle du mâle par rapport à celle de la femelle.

14. — DISCUSSIONS ET CONCLUSIONS

La seiche *Sepia officinalis* est une espèce à proportion égale des sexes et se distingue par un dimorphisme sexuel très net à partir de la classe de taille de 6 cm. La maturation sexuelle des 50 % de la population est atteinte à la taille de 9 cm soit dès la première année de sa vie. Considérée par sexe, la maturation du mâle est plus précoce que celle de la femelle à taille respective de 8 cm et 10 cm.

La divergence entre les tailles de maturation sexuelle constatée chez la seiche des différents secteurs marins, confirme les résultats expérimentaux obtenus chez la même espèce en capture et soumise à des conditions hydrologiques variées. Les facteurs ambiants exercent une influence sur le déclenchement de la maturation sexuelle; le principal est le facteur température qui joue le rôle d'accélérateur; c'est la raison pour laquelle la seiche du golfe de Tunis est plus précoce que celle de la mer Catalane et encore plus précoce que celle de l'Atlantique.

Des différentes relations métriques établies entre la taille du corps, l'appareil reproducteur et les produits sexuels, il ressort que le développement gonadique peut être annoncé par la croissance pondérale du tractus chez le mâle, et des glandes (de l'oviducte et nidamentaires) chez la femelle. Elles justifient par ailleurs, notre adoption des indices basés sur l'évolution pondérale de la gonade et des glandes annexes: le rapport gonado-somatique (R.G.S.) et l'indice d'Hayashi (M). Ces indices étant parallèles, ils reflètent à égale importance les différents stades de la maturation sexuelle (fig. 14 et 15). Chez la femelle, l'allure symétrique de la courbe de l'évolution de M et celle du R.G.S. n'est qu'apparente; elle résulte du fait que l'accroissement pondéral de l'ovaire est nettement plus important que celui de la glande de l'oviducte.

La représentation graphique globale de ces indices en fonction du temps indique que la période de pleine ponte de la sei-

che femelle s'étale du mois d'avril au mois de juillet alors que le mâle commence à émettre ses produits sexuels à partir du mois de mars.

Les premières pontes de l'année (mars-avril) sont issues des plus grandes seiches (taille moyenne supérieure à 14 cm) tandis que les dernières (mai-juillet) sont émises par celles des classes inférieures. Un étalement aussi important de la période de ponte laisserait supposer que la ponte précoce de mars et avril donne naissance à la dernière ponte de l'année qui suit, alors que celle des mois de juin et juillet serait à l'origine de la première ponte de l'année d'après comme l'indique le schéma ci-dessous.

Ponte de mars-avril émise
par des seiches de taille supérieure à 14 cm et âgées de plus de 13 mois

↓ 2 mois

Eclosion en mai-juin

↓

Croissance rapide de juillet à décembre

↓

Maturation précoce de mars à mai

↓

Ponte de juin-juillet par des seiches de taille inférieure à 14 cm et âgées de moins de 12 mois

Ponte de juin - juillet émise
par des seiches de taille inférieure à 14 cm et âgées de moins de 13 mois

↓ 1 mois

Eclosion en juillet-août

↓

Croissance lente de septembre à octobre de l'année suivante

↓

Maturation tardive de novembre à février

↓

Ponte très tôt de l'année (de mars à avril) par des seiches de taille supérieure à 14 cm et âgées de 18 mois

L'évolution mensuelle des coefficients de condition relatif K et moyen Km est opposée à celle du R.G.S.; il en résulte donc que, durant son activité sexuelle, la seiche puise dans ses réserves somatiques au profit du développement de la gonade et des glandes annexes.

La classification des stades de maturation de la seiche peut être établie, comme nous l'avons prévue à partir de l'étude

des coefficients de maturation, mais également à partir de l'examen morphologique et des teintes de la gonade, des glandes annexes et des produits sexuels. Le tableau 10 présente une clef de détermination des différents stades basée sur ces paramètres.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKHAYOKHO M. (1980). — Pêche et Biologie des Céphalopodes exploités sur les côtes du Sénégal (12°20'N-16°03'N). *Thèse 3ème cycle, Univ. Bretagne occidentale*. 119 p.
- (1983). — Biology of the Cuttlefish *Sepia officinalis* hierredda of the Senegalese coast. In : Advances in assessment of world Cephalopod resources. *F.A.O. Fish. Tech. Pap.*, 231 : 204-263.
- BOTT R. (1938). — Kopula und Eiablage von *Sepia officinalis* L. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 34 : 150-160.
- CUENOT L. (1917). — *Sepia officinalis* est une espèce en voie de dissocation: *Arch. Zool. exp. gén.*, 56 : 315-346.
- CUVIER G. (1817). — Mémoire sur les Céphalopodes et sur leur anatomie. Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie de Mollusques, Paris : 1-54.
- DAGET J. (1964). — Notes sur les *Lates niloticus* (Poissons, Centropomidae) immatures de la région de Mopti. *Bull. Inst. fr. Afr. Noire*, sér. A, 26 (2) : 1320-1339.
- DELLE CHIAJE S. (1829). — Memoria sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. *Napoli*, 1-4 : 154 p.
- FORT G. (1937). — Le spermatophore des Céphalopodes. Etude du spermatophore d'*Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 71 (3) : 357-373.
- FORT G. (1941). — Le spermatophore des Céphalopodes. Etude du spermatophore d'*Eledone moschata* (Lamarck, 1799). *Bull. biol. Fr. Belg.*, 75 (3) : 249-256.
- GARCIA-CABRERA G. (1968). — Biología y pesca del pulpo y choco en aguas del Sahara español. *P. tecn. Junta de estudios de pesca*, 7 : 141-148.
- GUERRA A. (1975). — Determinación de las diferentes fases del desarrollo sexual de *Octopus vulgaris* Lamarck, mediante un índice de madurez. *Inv. Pesq.*, 39 (2) : 397-416.
- HAMON M. (1939a). — Les constituants chimiques des enveloppes des spermatophores des Céphalopodes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 208 : 387-389.

- IAMON M. (1939 b). — Caractérisation de quelques acides aminés entrant dans la constitution des spermatophores des Céphalopodes. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 208 : 835-837.
- HAYASHI Y. (1970). — Studies on the maturity condition of the common squid. 1. A method of expressing maturity condition by numerical values. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 36 (10) : 995-999.
- HAYASHI Y. (1971). — Studies on the maturity condition of the common squid. 3. Ponderal index and weight indices of internal organs during maturation and exhaustion. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 37 (5) : 960-963.
- JEON I. (1982). — Etudes de populations de seiches (*Sepia officinalis* Linné, 1758) du golfe de Gascogne. *Thèse 3ème cycle, Univ. Caen*.
- JOUBIN L. (1900). — Zoologie descriptive des Invertébrés. 2 — Céphalopodes. La sèche officinale. Paris : Doin. 624 p.
- LAMOTTE M. (1967). — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Paris : Masson et Cie. 144 p.
- LATAGU H. (1888). — Caractères distinctifs de l'espèce et du sexe dans les coquilles type de quatre *Sepia*. *Act. Soc. linn. Bordeaux*, 42 : 1-105.
- LAURENT M., MOREAU G. (1973). — Influence des facteurs écologiques sur le coefficient de condition d'un Téléostéen (*Cottus gobio* L.). *Ann. hydrobiol.*, 4 (2) : 211-228.
- LE CREN Ed., (1951). — The length - weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20 (2) : 201-219.
- MACY W.K. (1982). — Development and application of an objective method for classifying long-finned squid, *Loligo pealei* into sexual maturity stages. *Fish. Bull.*, 80 (3) : 449-459.
- MANGOLD K. (1966). — *Sepia officinalis* de la mer Catalane. *Vie et Milieu* 17 (2-A) : 961-1012.
- MANGOLD-WIRZ K. (1963). — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer Catalane. *Vie et Milieu, suppl.* 13 : 1-285, 4 pl., 2 cartes.
- MILNE EDWARDS M.H. (1842). — Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacés des côtes de France. 4. — Sur les spermatophores des Céphalopodes. *Ann. Sci. nat.*, 18 : 321-350.
- MONTALENTI G., VITAGLIANO G. (1946). — Ricerche sul differenziamento dei sessi negli embrioni di *Sepia officinalis*. *Publ. Staz. zool. Napoli*. 20 : 1-18.
- MORIYASU M. (1981). — Biologie des pêches des Céphalopodes benthiques. Application aux éledones; *Eledone cirrhosa* (Lam., 1798) du golfe du Lion. *Thèse 3ème cycle, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier*, 225 p.

- NAJAI S. (1983). — Contribution à l'étude de la biologie des pêches des Céphalopodes de Tunisie. Application à l'espèce *Sepia officinalis* Linné, 1758. *Thèse 3ème cycle, Univ. Tunis*, 229 p.
- NEEDHAM J.T. (1745). — An account of some new microscopical discoveries. *Lond.*, 5-6 : 39-59.
- NOUVEL H. (1937). — Etude du développement d'un caractère secondaire des seiches : la largeur relative de la coquille chez *Sepia elegans*. *C.R. Soc. Biol.*, 124 : 739.
- O'DOR R.K., WELLS M.J. (1978). — Reproduction versus somatic growth : Hormonal control in *Octopus vulgaris*. *J. exp. Biol.*, 77 : 15-31, 5 fig.
- RICHARD A. (1966). — Action de la température sur l'évolution génitale de *Sepia officinalis*. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 263 — D : 1998-2001.
- (1967). — Biologie de la seiche. Film (couleur) 16 mm *S.F.C.R.*
- (1971). — Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). *Thèse Univ. Lille I* : 304 p., annexes pl.
- RICHARD A., VAN DEN BRANDEN C., DECLEIR W. (1979). — The cycle of activity in the accessory nidamental glands from Cephalopods, in *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, Naylor E. & Hartnoll R.G. Ed. : 173-180. Oxford; New York : Pergamon Press.
- TINBERGEN L. (1939). — Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. néerl. Zool.*, 3 : 323-364.
- TOMPSETT D.H. (1939). — *Sepia L.M.B.C. Memoirs. Depart. Oceanogr. Univ. Liverpool*, 32 : 1-184, 24 pl.
- VAN DEN BRANDEN C., DECLEIR W. (1976). — A study of the chromatophore pigments in the skin of the Cephalopod *Sepia officinalis*. *Biol. Jb. Dadonaea*, 44 : 345-352
- WELLS M.J. (1962). — Brain and behaviour in Cephalopods. *Heinemann studies in Biology, London*. 163 p.
- WORMS J. (1979). — L'utilisation des prises commerciales en biologie des pêches. Application à l'étude d'une population de *Loligo vulgaris* (Cephalopoda. Theuthoidea). du golfe du Lion. *Thèse 3ème cycle Univ. Sci. Tech. Languedoc*, 200 p.

TABLEAU 1

*Variation de la largeur (l) en fonction de la longueur (L)
du sépion chez les juvéniles, les mâles et les femelles de Sepia officinalis*

Auteur	Sexe	Effectif	Coefficient de corrélation r	Equation de la droite de régression $l = F(L)$
Richard (1971)	Juvénile	220	0,883	$l = 0,3568 L + 0,3328$
	Mâle	530	0,971	$l = 0,3274 L + 0,6597$
	Femelle	539	0,994	$l = 0,4024 L + 0,1300$
Jeon (1982)	Mâle	645	—	$l = 0,298 L - 0,305$
	Femelle	598	—	$l = 0,336 L - 0,0205$
Présent travail	Juvénile	480	0,744	$l = 0,3057 L + 0,4930$
	Mâle	440	0,974	$l = 0,3067 L + 0,6619$
	Femelle	430	0,990	$l = 0,3678 L + 0,2392$

TABLEAU 2

*Proportion en pourcentage et par classe de taille
des seiches à sexe extérieurement discernable*

Classe de taille (cm)	Effectif par classe	Pourcentage d'individus à sexe discernable
3	19	0
4	36	11,1
5	93	35,8
6	73	60,3
7	50	78
8	52	100
9	323	—

TABLEAU 3

Proportion des sexes chez Sepia officinalis

Auteur	Effectif total	Nombre de mâles	pourcentage en mâles	nombre de femelles	pourcentage en femelles	Différence entre le pourcentage trouvé et 50%	Observations
Montalenti et Vitagliano (1946)	133	64	48,12	69	51,88	non significative	Animaux à l'éclosion
Mangold-Wirz (1963)	?	104	50,98	100	49,02	non significative	Animaux à l'éclosion
Richard (1971)	1032	493	47,77	559	52,23	d = 0,0158 t = 1,42 non significative	Animaux à l'éclosion
Résultats personnels	3200	1570	49,06	1630	50,94	d = 0,0125 t = 0,752 non significative	Animaux prélevés du golfe de Tunis

TABLEAU 4

*Effectif par classe de taille des différents stades de maturation
et pourcentage des femelles matures de Sepia officinalis*

Classe de taille (cm)	t. p. o.	p. o.	o. m.	G. O.	o. L.	n. m.	m.	nt	% m.
5	27	1	—	—	—	28	—	28	—
6	67	—	—	—	—	67	—	67	—
7	79	1	1	—	—	81	—	81	—
8	87	16	7	5	—	110	5	115	4,3
9	42	15	9	25	4	66	29	95	30,5
10	33	4	8	31	16	45	47	92	51,1
11	34	6	7	32	23	47	55	102	53,9
12	16	3	2	24	10	21	34	55	61,8
13	3	6	6	8	10	15	18	33	54,5
14	9	1	1	6	7	11	13	24	54,2
15	8	—	1	4	7	9	11	20	55,0
16	2	1	1	3	1	4	4	8	50,0
17	1	—	—	—	4	1	4	5	80,0
18	—	—	1	—	2	1	2	3	66,7
19	—	—	—	—	1	—	1	1	100
20	—	—	—	1	3	—	4	4	100

(t.p.o. : très petits œufs ; p.o. : petits œufs ; o.m. : œufs moyens ; G.O. : grands œufs ; o.L. : œufs lisses ; n.m. : femelles non matures (= t.p.o. + p.o. + o.m.) ; m. : femelles matures (= G.O. + o.L.) ; nt = nombre total d'individus par classe de taille).

TABLEAU 5

Effectif par classe de taille des différents stades de maturation et pourcentage des mâles matures de Sepia officinalis

Classe de taille (cm)	Sp. f. n. m.	Sp. m.	nt	% m.
4	13	—	13	—
5	34	2	36	5,6
6	42	7	49	14,3
7	59	31	90	34,4
8	55	60	115	52,2
9	18	79	97	81,4
10	5	82	87	94,3
11	1	83	84	98,8
12	1	40	41	97,6
13	1	30	31	96,8
14	—	17	17	100
15	—	14	14	100
16	—	6	6	100
17	—	4	4	100
18	—	3	3	100
19	—	1	1	100
20	—	4	4	100

(sp. f : Spermatophores en formation; sp. : spermatophores formés et stockés dans la poche de Needham; nt : nombre total par classe de taille; n.m. : mâles non matures; m. : mâles matures.

TABLEAU 6
Corrélations établies entre les paramètres sexuels mâles et femelles de la seiche *Sepia officinalis*

Sexe	Paramètres de corrélation $y = f(x)$	Nom- bre de couple n	coeffi- cient de corréla- tion r	Pente a	Ordonnée à l'origine b	$\bar{x}$	σ_x	$\bar{y}$	σ_y	Signifi- cation de r à 95 % Sr
femelle	$W_{ov} = f(lmd)$	367	0,6719	1,9402	— 14,8505	9,6594	2,0873	3,6378	5,9458	0,1045
	$W_{ov} = f(Wp \text{ corps})$	347	0,6315	0,0387	— 1,4651	136,3217	99,9064	3,8215	6,1344	0,1070
	$W_{ov} = f(W_{ev} \text{ corps})$	332	0,6512	0,0572	— 3,2970	127,0362	60,5389	3,9695	6,6756	0,1100
	$W_{gn} = f(W_{ov})$	355	0,9266	0,7858	0,9040	3,8826	5,6219	3,9554	4,7682	0,1060
	$W_{go} = f(W_{ov})$	324	0,9272	0,0283	0,0540	3,5408	5,6962	0,1264	0,1707	0,1110
	$\log lw = f(\log W_{ov})$	270	0,5877	0,1181	3,6900	4,9673	5,1539	4,2769	3,1951	0,1219
mâle	$W_{tes} = f(lmd)$	270	0,7743	0,5109	— 3,2313	9,1869	2,0027	1,4631	1,3216	0,1229
	$W_{tes} = f(Wp \text{ corps})$	293	0,8610	0,0153	— 0,1770	114,4550	84,9270	1,5731	1,5081	0,1170
	$W_{tes} = f(W_{ev} \text{ corps})$	288	0,6537	0,092	— 0,6729	105,3480	51,6409	1,8328	1,5419	0,1181
	$W_{tm} = f(W_{tes})$	290	0,9208	0,5472	0,0302	1,5659	1,5034	0,8872	0,8936	0,1176
	$\log lspph = f(\log W_{tes})$	189	0,7899	1,3974	4,7234	2,0320	1,3236	7,5731	2,6811	0,1459

(W_{ov} : Poids de l'ovaire ; lmd : longueur dorsale du manteau ; $Wp \text{ corps}$: poids plein du corps ; $W_{ev} \text{ corps}$: poids éviscéré du corps ; W_{gn} : poids des glandes nidamentaires ; W_{go} : poids de la glande de l'oviducte ; lw : diamètre des œufs ; W_{tes} : poids du testicule ; W_{tm} : poids du tractus mâle ; $lspph$: longueur des spermatophores) ; Sr : Signification de r à 95 % : $Sr = \frac{2}{\sqrt{n-1}}$

N.B. : Poids en grammes ; longueur du manteau en centimètres ; longueur des produits génitaux en millimètres.

TABLEAU 7

*Evolution mensuelle globale et par classe de taille du rapport
gonado-somatique de la femelle de Sepia officinalis*

Classe de taille Mois				R.G.S. global
	4 - 10cm	10,1 à 14cm	sup. à 14cm	
Juillet 1978	1,173	5,486	0,502	2,387
Août	0,700	2,986	0,396	1,361
Septembre	0,170	0,295	0,330	0,265
Octobre	0,243	0,368	0,638	0,416
Novembre	0,149	0,157	1,500	0,149
Décembre	0,493	1,195	2,475	0,387
Janvier 1979	1,087	1,219	10,000	4,102
Février	1,789	8,358	11,511	7,219
Mars	3,039	6,620	17,875	9,177
Avril	4,866	13,088	14,479	11,677
Mai	3,184	15,135	10,925	9,748
Juin	10,310	12,911	—	11,611
Juillet	4,169	8,203	—	6,186
Août	2,000	4,700	—	4,350
Septembre	0,065	1,471	0,540	0,692
Octobre	0,122	0,363	1,620	0,702
Novembre	0,049	0,593	4,475	1,703
Décembre	0,009	1,722	5,336	2,353
Janvier 1980	1,421	6,207	10,421	6,016
Février	1,228	2,462	11,620	5,103
Mars	1,755	2,988	17,940	7,561
Avril	4,602	10,150	18,210	10,987
Mai	8,018	17,094	12,809	12,640
Juin	9,480	13,006	4,772	9,086
Juillet	6,395	9,057	—	7,726

TABLEAU 8

*Evolution mensuelle globale et par classe de taille
du rapport gonado-somatique du mâle de Sepia officinalis*

Classe de taille Mois	4 - 10cm	10,1 - 14cm	sup. à 14 cm	R.G.S. global
Juillet 1978	2,937	3,071	—	3,004
Août	0,500	2,000	—	1,250
Septembre	0,244	0,538	0,895	0,559
Octobre	0,551	0,929	0,886	0,789
Novembre	1,100	0,918	1,267	1,095
Décembre	1,739	2,073	2,217	2,010
Janvier 1979	2,409	2,800	2,500	2,669
Février	2,862	2,969	2,721	2,851
Mars	3,290	3,161	2,800	3,084
Avril	3,178	2,831	2,700	2,904
Mai	4,300	3,700	2,650	3,555
Juin	3,423	2,964	2,489	2,959
Juillet	1,757	2,088	—	1,925
Août	1,250	1,650	—	1,450
Septembre	0,162	0,942	—	0,552
Octobre	0,379	1,200	—	0,787
Novembre	1,124	1,122	—	1,123
Décembre	1,491	2,093	2,189	1,924
Janvier 1980	2,374	2,853	2,165	2,464
Février	2,575	3,919	2,818	3,104
Mars	3,229	3,504	2,784	3,172
Avril	3,180	4,060	2,950	3,387
Mai	3,308	2,775	1,981	2,683
Juin	2,970	2,650	—	2,810
Juillet	2,686	2,400	—	2,543

TABLEAU 9

*Variations mensuelles des coefficients de condition de la seiche
Sepia officinalis estimés selon K et Km*

Mois	Femelles		Mâles	
	K	Km	K	Km
Janvier 1979	0,125	0,144	0,130	0,131
Février	0,130	0,122	0,127	0,121
Mars	0,126	0,133	0,132	0,123
Avril	0,126	0,120	0,116	0,108
Mai	0,128	0,122	0,132	0,123
Juin	0,122	0,124	0,120	0,122
Juillet	0,130	0,144	0,131	0,132
Août	0,134	0,142	0,130	0,127
Septembre	0,139	0,137	0,128	0,122
Octobre	0,133	0,123	0,127	0,130
Novembre	0,128	0,130	0,126	0,122
Décembre	0,135	0,131	0,127	0,123
Janvier 1980	0,121	0,129	0,126	0,157
Février	0,141	0,123	0,156	0,154
Mars	0,118	0,119	0,112	0,122
Avril	0,120	0,118	0,112	0,115
Mai	0,121	0,118	0,112	0,113
Juin	0,127	0,125	0,140	0,127
Juillet	0,131	0,131	0,143	0,140

$$K = \frac{W}{l^3}$$

$$K_m = \frac{a}{b-2} \cdot \frac{l_2^{b-2} - l_1^{b-2}}{l_2 - l_1}$$

TABLEAU 10

*Echelle des stades de maturation chez Sepia officinalis :
caractères morphologiques et morphométriques*

Femelle

Stade	Période	Indice M	Indice RGS	Diamètre des œufs lisses (d mm)	Nombre des œufs lisses (n)	Aspect de l'ovaire et des glandes annexes
non mature	Septembre - novembre	$M \leq 0,410$	$RGS \leq 1,703$	pas d'œufs lisses	0	Ovaire filiforme plaqué contre la face dorsale de la cavité viscérale; œufs de très petite taille (< 2 mm); glandes nidamentaires principales blanches translucides, les accessoires à peine visibles blanc à blanc crémeux.
en voie de maturation	Novembre - février	$0,410 > M \geq 0,292$	$1,703 < RGS \leq 9,177$	$5,5 \leq d < 6,5$	$19 \leq n \leq 89$	Ovaire ramifié; œufs de taille croissante les plus gros faisant sailli; glandes nidamentaires principales d'un blanc opaque, les accessoires plus visibles de couleur jaune à orange clair.
mature	Mars - juin	$0,292 \geq M$	$9,177 < RGS \leq 12,64$	$6,5 < d \leq 10,2$	$89 < n \leq 543$	Ovaire volumineux occupant les 2/3 de la cavité; présence d'œufs lisses libres dans le coelome ovarien, oviducte avec œufs en voie d'émission; glandes nidamentaires d'un blanc laiteux et à structure lamellaire apparente, les accessoires en rosettes de couleur rouge à corail.

Tableau 10 (suite)

*Echelle des stades de maturation chez Sepia officinalis :
caractères morphologiques et morphométriques*

Mâle

Stade	Période	Indice M	Indice RGS	Longueur des sperma- tophores (l mm)	Nombre des sper- matophores (n)	Aspect du testicule et du tractus
non mature	Septembre - novembre	$M < 0,385$	$RGS \leq 1,123$	pas de sper- matophores	0	Testicule blanc translucide, plaqué contre la face dorsale de la cavité viscérale, tractus de petite taille.
en voie de maturation	Décembre - février	$0,385 < M \leq 0,450$	$1,123 < RGS \leq 3,104$	$3,5 \leq l < 7$	$15 < n \leq 630$	Testicule d'un blanc plus opaque, canal déférent rempli de sperme, tractus contenant quelques spermatophores de petite taille.
mature	Février - mai	$0,450 < M$	$3,104 < RGS$	$7 < l < 14,8$	$630 < n \leq 2522$	Testicule volumineux, poche de Needham bourré de spermatophores en réserves, orifice génital béant.

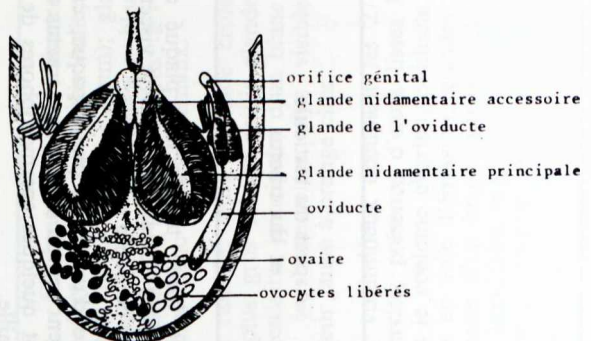


Fig. 1. Appareil génital femelle (d'après JOUBIN, 1900)

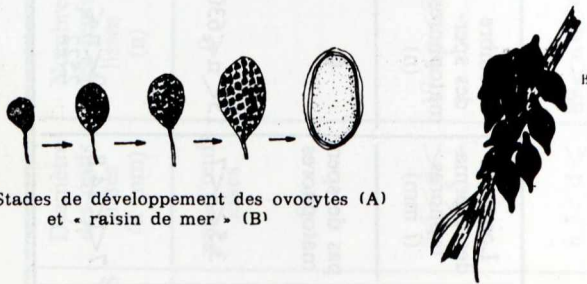


Fig. 2. Stades de développement des ovocytes (A) et « raisin de mer » (B)

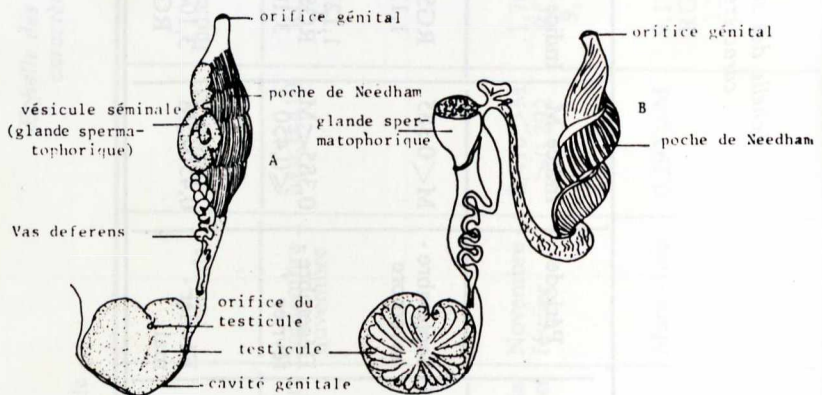


Fig. 3. Appareil génital mâle (A) et tractus mâle dévaginé (B) (d'après JOUBIN, 1900)

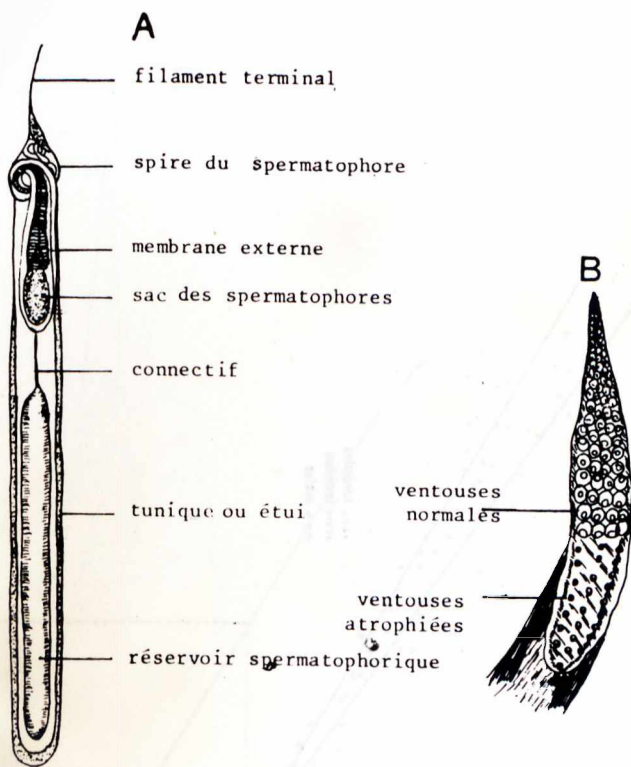


Fig. 4. Spermatophore (A) (d'après TOMPSETT, 1939) et bras hectocotyle (B) du mâle de la seiche

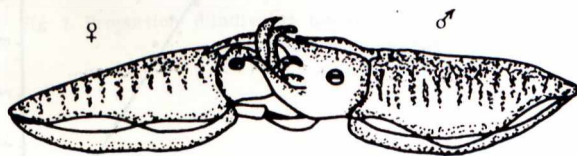


Fig. 5. Mode d'accouplement tête-tête chez la seiche

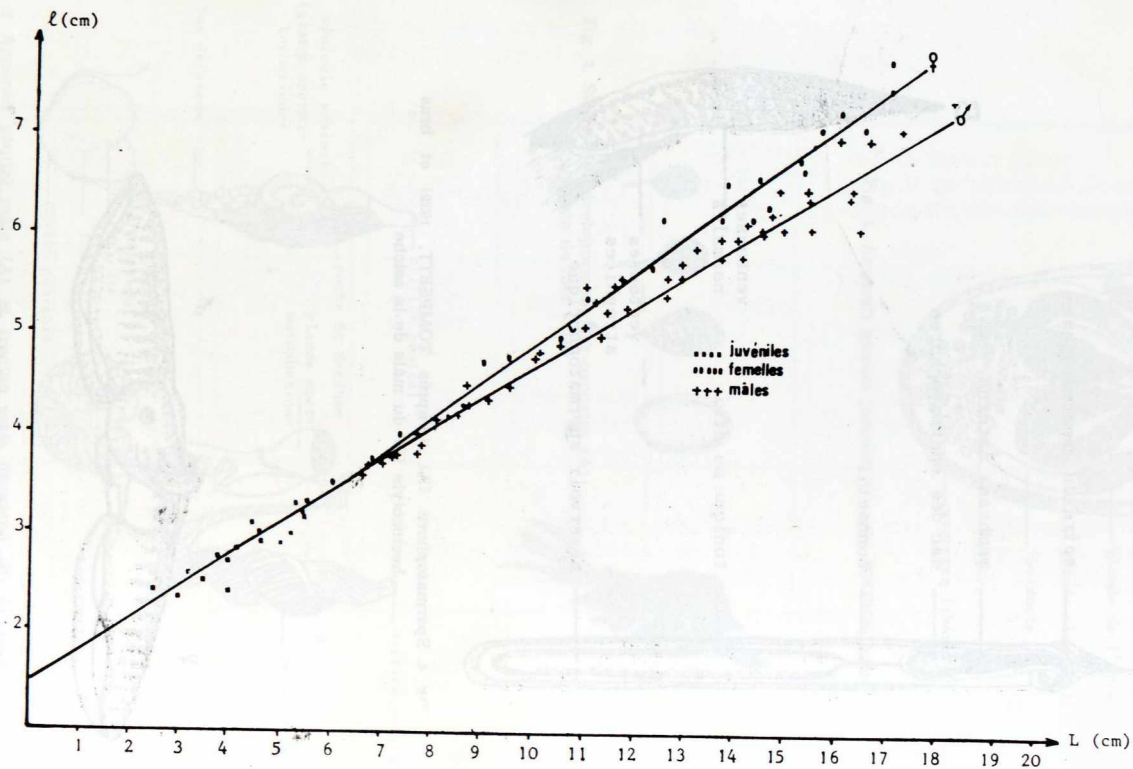


Fig. 6. Variation, selon le sexe, de la largeur (l) en fonction de la longueur (L) du sépion de *Sepia officinalis*

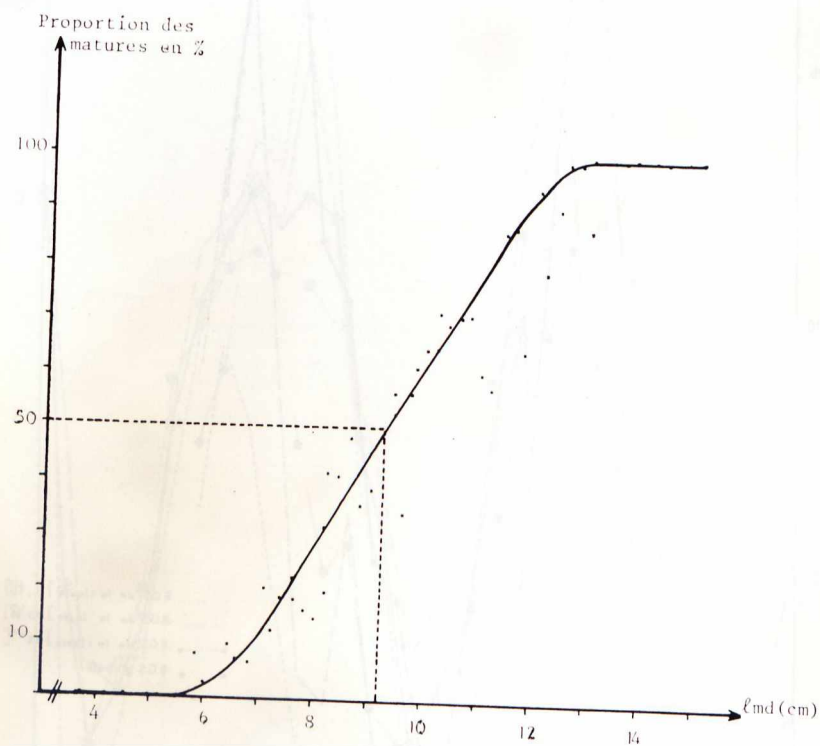


Fig. 7. Proportion d'individus matures par classe de taille dans un échantillon de seiches

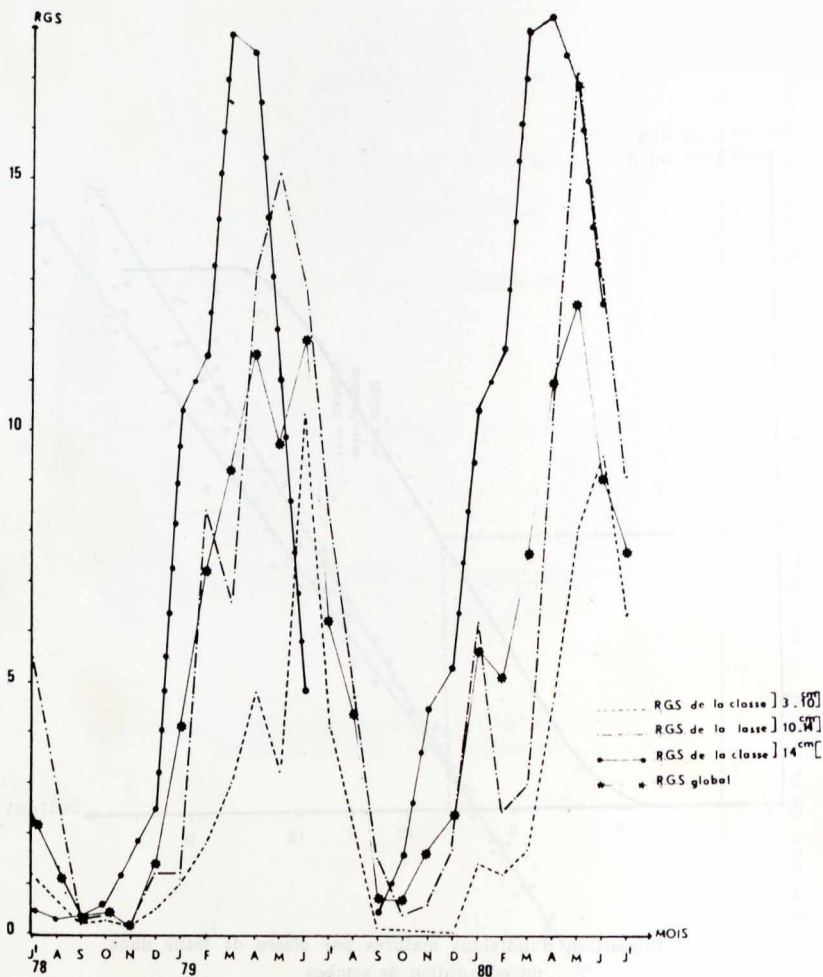


Fig. 8. Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique global et par classe de taille chez la femelle de *Sepia officinalis* (Juillet 1978 - Juillet 1980)

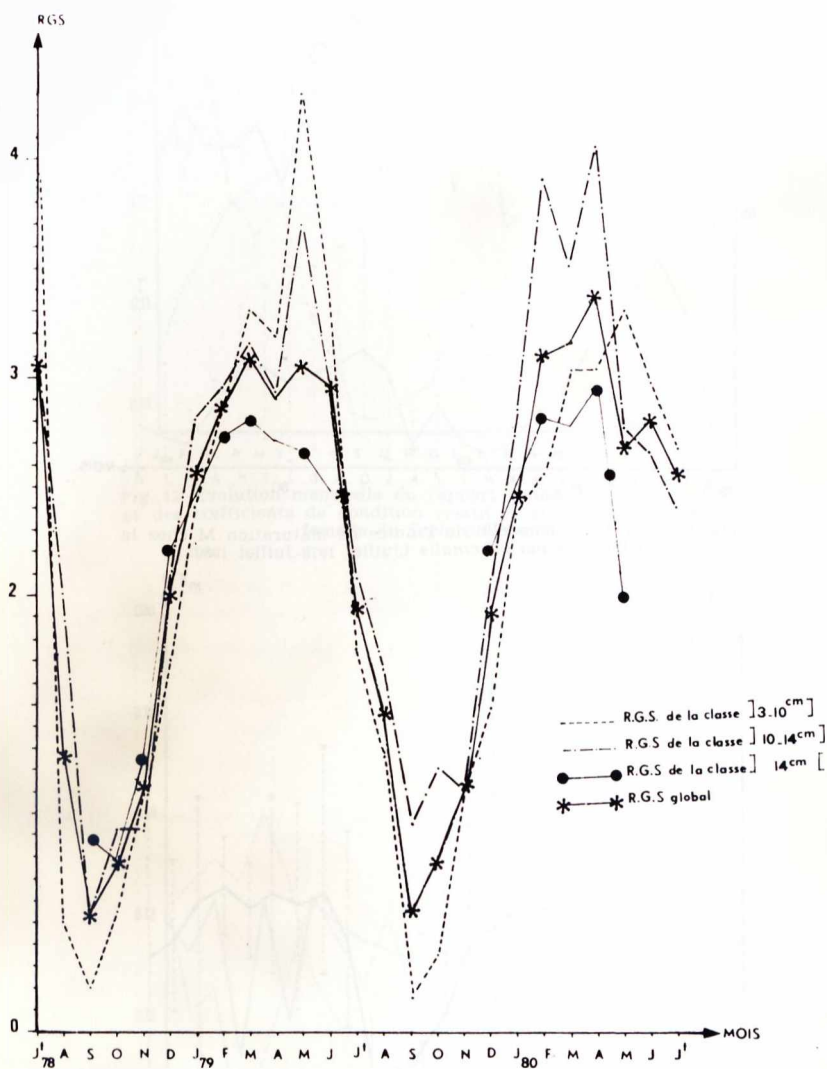


Fig. 9 Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique global et par classe de taille chez le mâle de *Sepia officinalis* (Juillet 1978 - Juillet 1980)

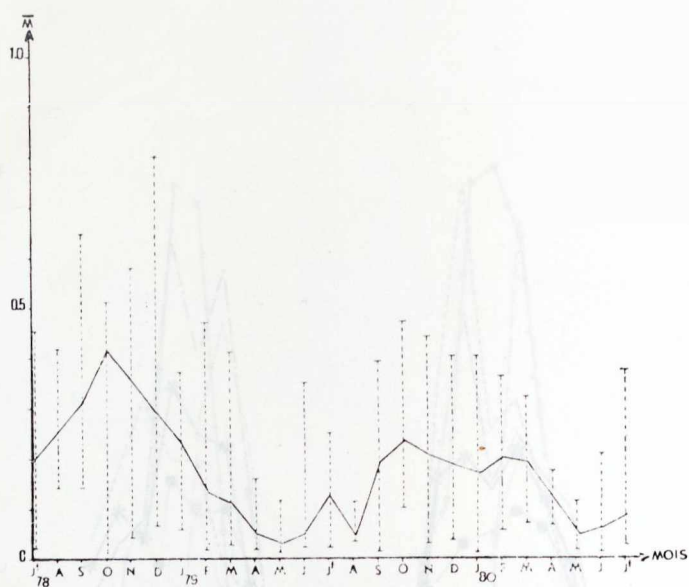


Fig. 10. Evolution mensuelle de l'indice de maturation M chez la femelle de *Sepia officinalis* (Juillet 1978-Juillet 1980)

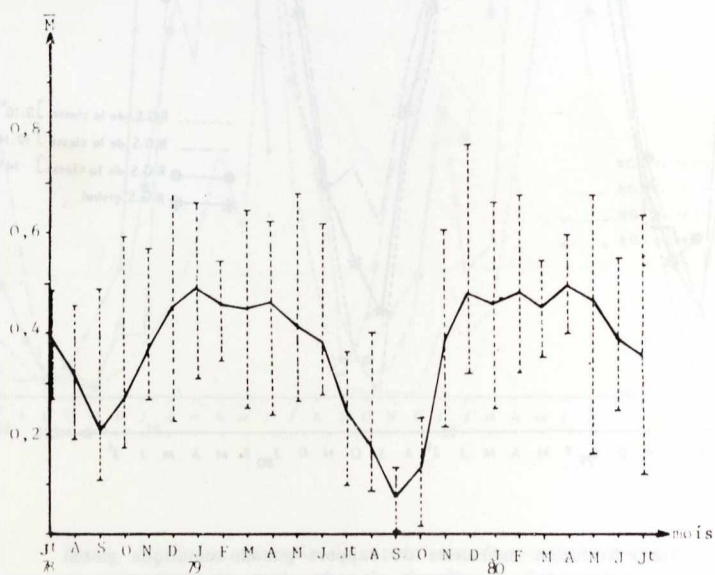


Fig. 11. Evolution mensuelle de l'indice de maturation M chez le mâle de *Sepia officinalis* (Juillet 1978-Juillet 1980)

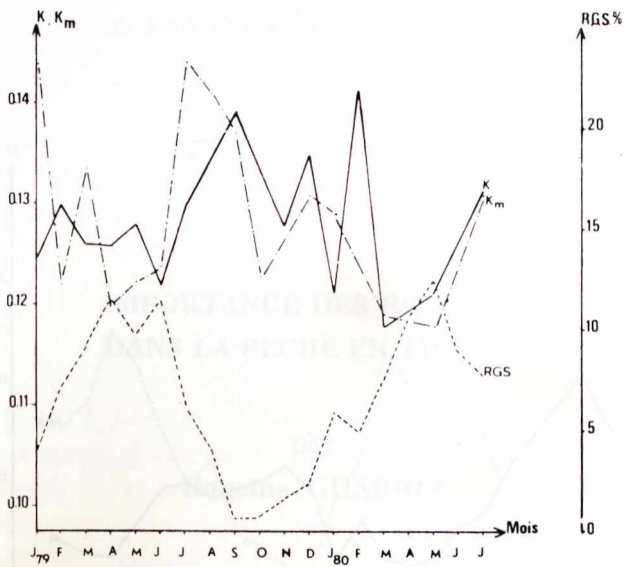


Fig. 12. Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique R.G.S. et des coefficients de condition relatif K et moyen Km chez la femelle de *Sepia officinalis*

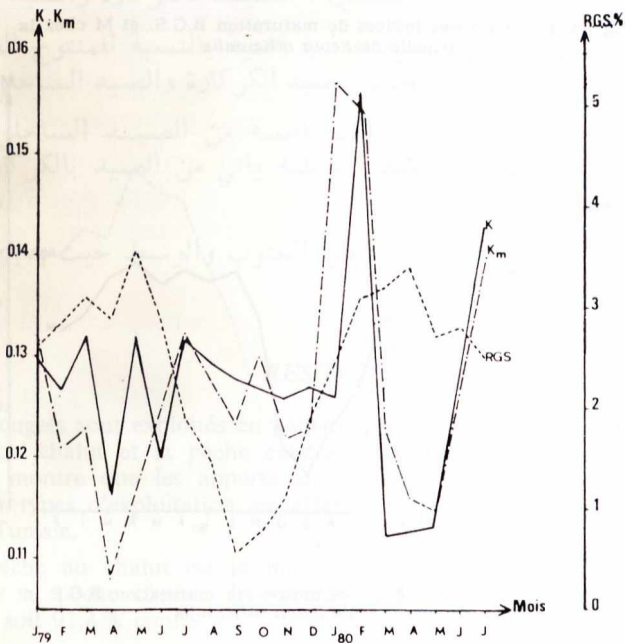


Fig. 13. Evolution mensuelle du rapport gonado-somatique R.G.S. et des coefficients de condition relatif K et moyen Km chez le mâle de *Sepia officinalis*

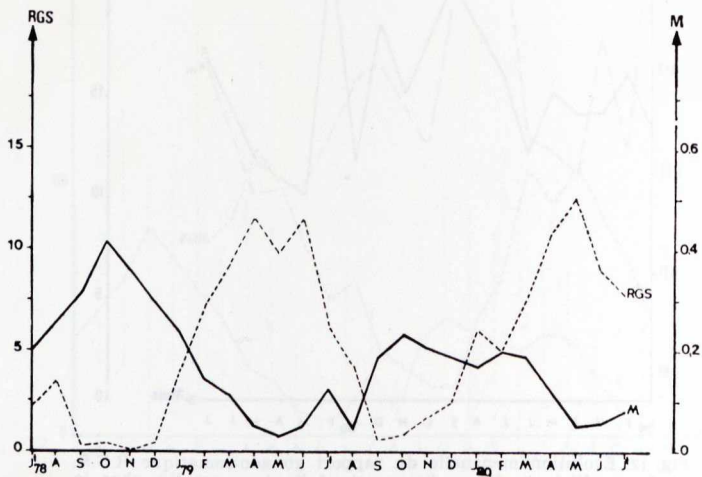


Fig. 14. Evolution des indices de maturation R.G.S. et M chez la femelle de *Sepia officinalis*

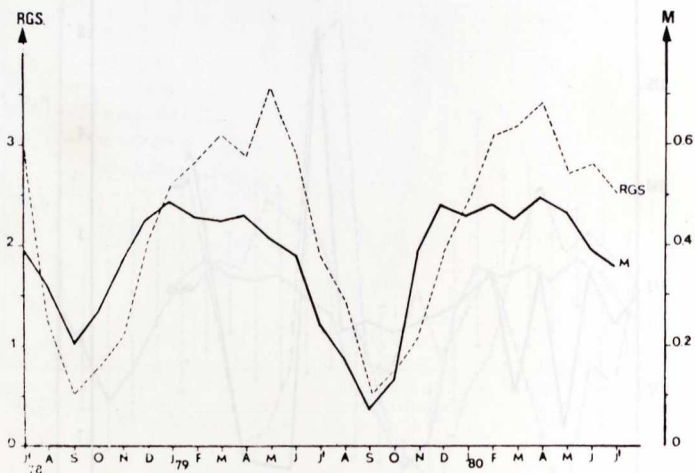


Fig. 15. Evolution mensuelle des indices de maturation R.G.S. et M chez le mâle *Sepia officinalis*