

LA MIGRATION DES CÉPHALOPODES MÉDITERRANÉENS

par Katharina MANGOLD-WIRZ

INTRODUCTION

Nous nous limitons, dans le présent exposé, aux migrations qui ont comme but de gagner la zone où s'effectuera la ponte.

Comme de nombreux poissons, beaucoup de Céphalopodes quittent au printemps les eaux méridionales pour venir pondre dans des régions plus septentrionales. Tèl est, par exemple le cas, en Atlantique nord oriental, de *Loligo vulgaris*, dont nous savons, depuis le travail de L. TINBERGEN et J. VERWEY (1945), qu'il passe l'hiver au large de la côte portugaise, longe au printemps le littoral français pour pénétrer dans la Mer du nord où aura lieu la ponte. *Sepia officinalis* quitte également des eaux méridionales pour venir séjourner en été dans la partie sud de la Mer du nord (L. TINBERGEN et J. VERWEY ; J. KRISTENSEN, 1959).

Ces animaux appartiennent à un groupe de migrants dont les déplacements sont horizontaux et s'effectuent dans la direction sud-nord et nord-sud (J. VERWEY, 1960).

D'autres Céphalopodes de l'Atlantique se rapprochent de la côte au printemps, séjournent dans les eaux littorales pendant l'été, y pondent et se retirent en automne sur des fonds plus importants. Leurs migrations sont des déplacements verticaux ou bathiques. Les Céphalopodes méditerranéens qui viennent déposer leurs œufs dans les eaux côtières, appartiennent à ce type de migrants bathiques.

La migration comme phénomène biologique et physiologique a fait l'objet de très nombreuses recherches, notamment chez les oiseaux et les poissons et les crustacés parmi les invertébrés. De telles recherches ont depuis longtemps passé le stade de l'étude des routes suivies par les différentes espèces. Elles se sont tournées vers les causes et l'orientation de la migration. Chez les Céphalopodes par contre, nous sommes encore à l'étude des mouvements.

Les mouvements des Céphalopodes méditerranéens.

Nos observations ont été effectuées dans la région de pêche de Port-Vendres, comprise entre le cap Creux au sud, et l'étang de Salses au nord. Elle couvre le plateau qui s'étend vers l'est jusqu'à l'isobathe de 100 m et la partie supérieure de la pente, là, où celle-ci n'est pas trop accidentée (fig. 1). Le littoral est bordé par une bande de sable (sable littoral et côtier). La vase côtière s'étale jusqu'à l'isobathe de 80 à 90 m environ ; le détritique du large recouvre le plateau entre 90 et 100 m. Au-delà du rebord du plateau continental commence la vase du large.

Nous avons pu déceler l'existence, pour un certain nombre de Céphalopodes, de deux biotopes différents. Un est affecté en hiver, c'est-à-dire pendant la période non reproductrice, et un autre est peuplé, au moment de la reproduction, par les animaux adultes, et en été par les animaux juvéniles. Il est évident que l'on récolte toujours des animaux entre les deux habitats, ceux mêmes qui migrent.

Sepia officinalis, quittant au début du printemps les fonds détritiques et vaseux de 80 à 100 m, vient dans les eaux peu profondes des côtes sableuses. Attachant ses œufs de préférence sur des objets solides de forme allongée, elle est fortement attirée par une plante de la famille des Anacardiées, *Pistacia lentiscus*, dont les pêcheurs garnissent les nasses qu'ils immergent à quelques mètres de profondeur. Après la ponte, les animaux se retirent successivement sur des fonds plus importants.

Sepia elegans habite en hiver les fonds détritiques du large et la partie supérieure de la vase profonde. Elle vient pondre dans les eaux côtières sans cependant se rapprocher autant du bord que *Sepia officinalis*. La plus grande partie des œufs de cette espèce a été recueillie, dans la région de Port-Vendres, sur *Alcyonium palmatum*, forme typique des vases gluantes côtières.

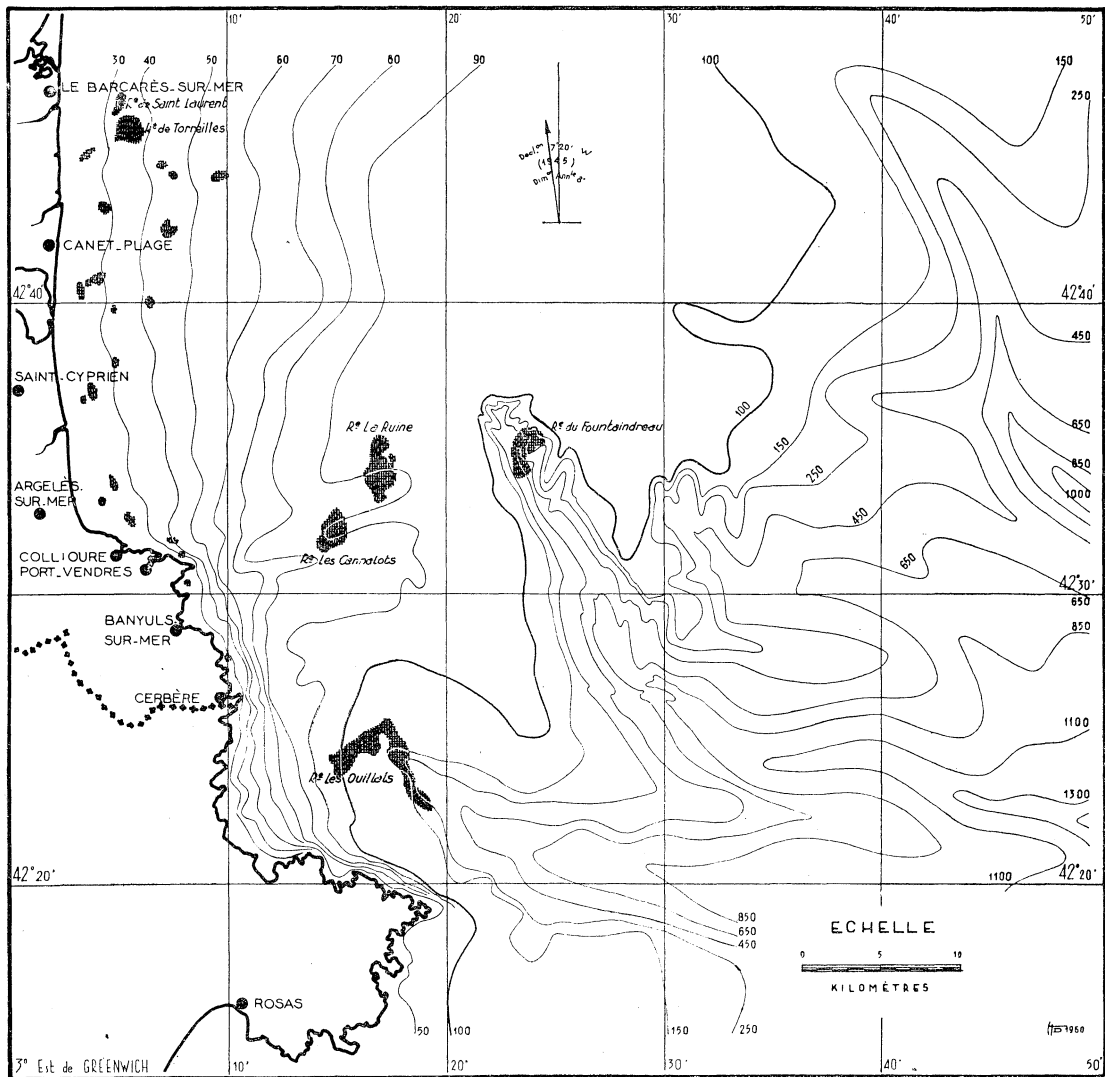


FIG. 1. — La région de pêche de Port-Vendres.

Sepia orbignyana, la troisième espèce du genre *Sepia*, ne semble pas se déplacer. Les pontes sont récoltées là où habite l'espèce pendant toute l'année : à la limite de la vase côtière et du détritique du large. Les œufs sont déposés, le plus souvent, dans des éponges communes à ces deux biotopes.

Rossia macrosoma affectionne en hiver les fonds supérieurs de la vase profonde. Elle vient pondre sur le détritique du large, ses œufs sont fixés sur *Pinna pernula*, qui, d'après J. M. PERES et J. PICARD (1958), constitue une des formes caractéristiques des fonds détritiques.

Sepietta oweniana qui montre dans la Méditerranée occidentale une préférence pour la vase profonde — on la récolte le plus souvent en compagnie de *Rossia macrosoma* ou de *Rossia caroli* — pénètre dès mars dans des eaux moins profondes. Ses œufs sont surtout recueillis sur *Microcosmus sulcatus*, mais également sur d'autres formes vivant dans la même zone, la vase de l'étage circalittoral.

Parmi les Lolliginidés de la Méditerranée, deux viennent certainement pondre dans les eaux littorales : *Allotenthis media* et *Loligo vulgaris*. Le dernier arrive tôt au printemps et dépose ses œufs sur tout support solide de la zone de vase côtière et de sable côtier. En dehors de la saison de reproduction, les animaux vivent sur les fonds détritiques du large et la vase profonde.

En ce qui concerne les Octopodidés de la Méditerranée, c'est d'*Octopus vulgaris* seulement que nous pouvons affirmer qu'il vient pondre dans les eaux littorales. C'est le seul Octopodidé dont la ponte ait été trouvée. L'espèce vit en hiver sur les fonds de vase côtière entre 60 et 90 m. Il s'approche du bord dès février pour gagner la roche littorale et le coralligène. *Octopus vulgaris* exige pour sa ponte des formations particulières, fentes et trous dans les rochers, objets creux, où les femelles peuvent se retirer.

Les migrations d'*Eledone cirrosa* ne correspondent pas entièrement à ce schéma de remontée printanière et descente hivernale. Comme chez beaucoup de Céphalopodes méditerranéens, les jeunes animaux passent l'été dans les eaux côtières. En automne, les mâles se retirent sur des fonds plus importants que les femelles. Les dernières restent dans la zone de vase côtière, les mâles sur les fonds détritiques du large et la vase profonde pendant le printemps et l'été, c'est-à-dire pendant la période de ponte et les mois qui la précèdent. Nous ignorons cependant encore aujourd'hui où cette espèce, la plus commune de la Méditerranée occidentale, dépose ses œufs. Il est probable que la ponte ait lieu près des rochers comme les Cannelots ou la Ruine, par 90 à 100 m de profondeur, dans la zone de rencontre des deux sexes.

Nous n'avons jamais non plus recueilli les œufs d'*Eledone moschata*. Les animaux viennent au printemps dans les eaux peu profondes de 15 à 50 m environ. Il est possible qu'ils pondent près des rochers dispersés le long de la côte sableuse entre Argelès et les étangs. En hiver, *Eledone moschata* vit au large de la côte rocheuse entre 90 à 100 m environ.

Les Octopodidés de profondeur, *Bathypolypus sponsalis*, *Pteroctopus tetracirrhus* et *Scaeropus unicolor* ne semblent pas effectuer de migrations importantes.

Les déplacements des Céphalopodes méditerranéens sont de faible ampleur, ils ne dépassent probablement pas 20 à 30 milles dans le secteur de Port-Vendres. L'immigration dans les eaux côtières et l'émigration en profondeur ne sont pas deux mouvements bien définis. La période de ponte étant pour la plupart des espèces très étendue, les mouvements de descente et de remontée s'intriquent.

Quelques faits de portée générale pour l'ensemble des Céphalopodes se dégagent de l'étude de la migration en vue de la ponte. Le premier concerne l'arrivée des animaux murs par rapport à celle des animaux en cours de développement. En effet, chez tous les Céphalopodes dont les adultes se rapprochent de la côte au printemps, les grands animaux mûrs ou en état de maturation très avancée, arrivent les premiers, suivis, à un intervalle plus ou moins long, des animaux de taille moyenne dont les gonades sont encore en développement. Les plus grands se reproduisent les premiers et quittent ensuite la zone littorale. Ce fait se traduit chez les espèces régulièrement pêchées pendant la période de reproduction, par une diminution de la taille moyenne de la population.

Le deuxième problème se rapporte à l'arrivée en commun ou isolée sur les lieux de ponte des deux sexes. Chez certains Céphalopodes, mâles et femelles pénètrent ensemble dans les eaux côtières, chez d'autres, l'un des sexes précède l'autre. Il semble exister une relation entre l'arrivée simultanée ou isolée des deux sexes et l'endroit de l'accouplement. Chez les espèces qui s'accouplent avant d'arriver à l'endroit de la ponte, c'est-à-dire au cours de la migration vers la côte, les deux sexes pénètrent en même temps dans les eaux littorales. Si

l'accouplement a exclusivement lieu à l'endroit de la ponte même, l'un des sexes arrive avant l'autre. *Sepia officinalis* et *Octopus vulgaris* s'accouplent sur les lieux de ponte, où les mâles arrivent 2 à 3 semaines plus tôt que les femelles. Les *Loligo vulgaris*, chez lesquels les femelles ne viennent que quelques jours après les mâles — certaines années même en leur compagnie — s'accouplent pendant la migration et à l'endroit de la ponte. Chez *Alloteuthis media*, comme d'ailleurs chez *Alloteuthis subulata* de la Mer du nord (G. GRIMPE, 1925), les deux sexes arrivent ensemble. Les Céphalopodes qui s'accouplent pendant la migration sont ceux qui vivent en bancs, comme c'est le cas pour de nombreux Loliginidés. Les Céphalopodes plus solitaires, comme *Octopus vulgaris*, s'accouplent à l'endroit de la ponte seulement.

Les causes de la migration.

Nous disions, au début de notre exposé, que l'étude de la migration chez les Céphalopodes ne s'est pas encore consacrée aux problèmes des facteurs qui la déclenchent. La difficulté de réaliser des expériences avec des animaux qui vivent mal ou pas du tout en aquarium, n'est certainement pas étrangère à ce retard.

De nombreuses expériences chez les poissons Téléostéens (pour ne citer qu'un groupe qui évolue dans le même milieu que les Céphalopodes) ont démontré que les migrations sont déclenchées par un jeu très subtil de facteurs externes et internes, ces derniers sensibilisant l'organisme aux changements des premiers. Il apparaît clairement que l'organisme est mis en état de migrer par une activité accrue de son système neuro-endocrinien.

Les principaux facteurs externes rendus responsables de la mise en route de la migration, une fois l'organisme disposé, sont la température et la quantité quotidienne d'éclairement.

Dans le cas des Céphalopodes méditerranéens, on ne peut guère attribuer un rôle important à la température. Les déplacements des espèces migratrices de cette mer débutent entre fin janvier et mars. A cette époque, les animaux se trouvent sur des fonds où règne toute l'année une température de l'ordre de 13°C. Les températures de la surface et des eaux très côtières sont plus basses que celles à 100 m, au moins jusqu'en mars. Ce n'est qu'en avril-mai que les couches superficielles commencent vraiment à se réchauffer, quand les animaux se trouvent déjà dans la zone de ponte. Il nous paraît donc exclu que la température joue un rôle déterminant dans le déclenchement de la migration.

Le début des migrations coïncidant avec l'allongement des jours, il est probable que la lumière, c'est-à-dire, une certaine quantité quotidienne d'éclairement, soit le ou l'un des facteurs responsables de la migration. Manquant encore entièrement de données expérimentales, c'est par simple déduction que nous sommes amenée à lui attribuer ce rôle. D'une part, la lumière intervient de façon déterminante chez les poissons (J. VERWEY et collaborateurs) ; d'autre part, aucune autre condition du milieu ne change en Méditerranée, à la profondeur où se trouvent les animaux, de manière appréciable au moment précédant la migration.

L'importance de la lumière dans un autre cycle annuel des Céphalopodes vient d'être mise en évidence tout récemment par J. M. WELLS et J. WELLS (1959). Les auteurs ont démontré que chez *Octopus vulgaris*, la maturation des gonades est déterminée par la sécrétion d'une glande, la glande optique qui est contrôlée par un centre du lobe basal du cerveau, lui-même sous l'influence directe du lobe optique, et par là de la lumière.

Les migrations coïncident souvent avec la maturation ou la régression des gonades. Aussi a-t-on admis pendant longtemps que l'état des gonades déclenche les mouvements migratoires. Mais il a été prouvé que la migration chez les animaux castrés n'est pas inhibée. Il était donc logique de penser que les mêmes facteurs sont responsables et de la maturation des gonades et de la migration.

Quant aux facteurs internes, M. FONTAINE et ses collaborateurs, W. S. HOAR, et d'autres, ont démontré que c'est le système hypophyso - thyroïdien qui est à la base des migrations chez les Téléostéens ; les migrations sont déclenchées par une modification dans le fonction-

nement de ce système. Chez les invertébrés examinés jusqu'ici, la migration est également assurée par un mécanisme neuro-endocrinien (glande du sinus chez les crustacés, P. DRACH, 1947).

On peut envisager favorablement l'hypothèse que chez les Céphalopodes, la même glande qui détermine la maturation des gonades, la glande optique, se trouve également à la base de la régulation hormonale (interne) de la migration.

Nous avons vu que chez un bon nombre de Céphalopodes méditerranéens qui viennent pondre dans les eaux côtières, la période de l'immigration dans ces eaux est très longue. Les animaux mûrs arrivent les premiers, ceux à gonades en développement suivent à quelques semaines d'intervalle. Il est connu de certains Téléostéens que les animaux castrés migrent également mais avec un léger retard par rapport aux animaux normaux (voir par exemple B. BAGGERMAN 1957, pour *Gasterosteus aculeatus*). Les gonades développées ont donc une influence favorable sur le comportement migratoire. On conçoit que chez les Céphalopodes, les gonades agissant dans le même sens, les animaux mûrs migrent les premiers et que les autres se déplacent au fur et à mesure que leurs gonades mûrissent.

L'orientation de la migration.

Un dernier problème sur lequel de nombreux auteurs se penchent depuis plusieurs années (J. VERWEY et son école, A. D. HASLER, etc.), est celui de l'orientation de la migration.

Chez certains poissons, l'orientation est olfactive (A. D. HASLER, 1956). D'autres semblent pouvoir trouver leur route d'après le soleil (A. D. HASLER, J. VERWEY). Les courants et leurs qualités physiques et chimiques sont utilisés par des poissons et des invertébrés (J. VERWEY, 1958, 1960).

L'orientation chez les Céphalopodes est encore inconnue. J. VERWEY pense que ces animaux sont capables de trouver leurs routes grâce au soleil. Cette hypothèse ne nous paraît pas dénuée de fondement pour certaines formes comme les Loliginidés, les Sépiidés et les Architeuthacés. Chez elles, le sens visuel est hautement développé comme le prouve à la fois la taille de leurs yeux et surtout la structure des parties « optiques » du système nerveux central (K. WIRZ, 1959). L'orientation olfactive peut être utilisée chez les formes benthiques comme les Octopodidés. Mais ce ne sont, pour le moment, que des hypothèses qui demandent à être vérifiées par des recherches ultérieures.

RÉSUMÉ

Les Céphalopodes méditerranéens qui viennent pondre dans les eaux côtières, appartiennent au type des migrants bathiques dont les déplacements sont donc verticaux.

De nombreuses espèces viennent au printemps dans les eaux peu profondes, y déposent les œufs et se retirent en automne sur les fonds plus importants. L'endroit de la ponte est précisé.

Les grands animaux mûrs arrivent les premiers, ce qui peut être mis en relation avec les développements des gonades qui stimulent le comportement migratoire.

Les deux sexes arrivent en même temps à l'endroit de la ponte chez les espèces qui s'accouplent pendant la migration, ce sont celles qui vivent en bancs. Chez les solitaires, un des sexes précède l'autre (ici, le mâle précède la femelle), l'accouplement a uniquement lieu à l'endroit de la ponte.

Parmi les facteurs externes déclenchant la migration, la quantité quotidienne de lumière doit intervenir de façon déterminante.

La glande optique est susceptible de garantir le fonctionnement hormonal des mouvements migratoires.

Parmi les moyens d'orientation, l'orientation visuelle d'après le soleil et l'orientation olfactive sont envisagés favorablement.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGGERMAN (B.), 1957. — En experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). — *Arch. zool. Néerl.*, **XII** (2), p. 105.
- DRACH (P.), 1947. — Rapport général sur l'endocrinologie des Crustacés. — *Colloques int. C.N.R.S. IV. Endocrinologie des Arthropodes*, p. 177.
- FONTAINE (M.), 1954. — Du déterminisme physiologique des migrations. — *Biol. Rev.*, **XXIX** (4), p. 390.
- GRIMPE (G.), 1925. — Zur Kenntnis der Cephalopoden-Fauna der Nordsee. — *Wiss. Meeresunt. Kiel*, N.F. 16, **III** (1), p. 1.
- HASLER (A.D.), 1956. — Perception of pathways by Fishes in migration. — *Quart. Rev. Biol.*, **XXXI** (3), p. 200.
- HOAR (W.S.), 1953. — Control and timing of fish migration. — *Biol. Rev.* **XXVIII**, p. 437.
- KRISTENSEN (I.), 1959. — The Coastal Waters of the Netherlands as an Environment of Molluscan Life. — *Basteria* **XXIII**, suppl., p. 18.
- TINBERGEN (L.) et VERWEY (J.), 1945. — Zur Biologie von *Loligo vulgaris* Lam. — *Arch. Néerl. zool.*, **VII** (1-2), p. 213.
- VERWEY (J.), 1958. — Orientation in migrating marine animals and a comparison with that of other migrants. — *Arch. Néerl. zool.*, **XIII**, suppl., p. 418.
- 1960. — Über die Orientierung wandernder Meerestiere. — *Helgol-Wiss. Meeresunt.*, **VII** (2), p. 51.
- WELLS (M.J.) and WELLS (J.) 1959. — Hormonal control of sexual maturity in Octopus. — *J. Exp. Biol.*, **XXXVI**, p. 1.
- WIRZ (K.), 1959. — Étude biométrique du système nerveux des Céphalopodes. — *Bull. biol. France Belg.*, **XCIII** (1), p. 78.