

DIMENSIONS ET CROISSANCE RELATIVES DE QUELQUES OMMATOSTRÉPHIDÉS MÉDITERRANÉENS

par K. MANGOLD-WIRZ

En 1929, G.C. ROBSON, éminent teuthologiste, a introduit la méthode des indices dans la systématique des Céphalopodes, remplaçant ainsi des indications de mesures fort imprécises par des chiffres exacts. Les indices sont les dimensions relatives, l'organe de référence étant la longueur dorsale du manteau. Cette méthode a été adoptée par tous les auteurs, et en particulier par W. ADAM, G.E. PICKFORD et G.L. VOSS. Se prêtant à une analyse statistique, les indices mettent en évidence d'une façon indiscutable la différence (ou l'absence de différences) entre animaux d'espèces, de races, de sexes ou simplement de taille divers. Ainsi, c'est grâce aux indices que G.E. PICKFORD, en 1949, a pu séparer deux espèces jumelles du genre *Octopus*, *Octopus bimaculatus* et *Octopus bimaculoïdes*, qui ne se distinguent, outre précisément leurs dimensions relatives, que par la taille des œufs. Le même auteur a démontré, toujours à l'aide des indices, qu'un *Octopus* décrit maintes fois comme espèce valable, *Octopus rugosus*, est en réalité identique à *Octopus vulgaris*.

En ce qui concerne les Ommatostrophidés, il ne s'agit évidemment pas de prouver que les trois représentants méditerranéens que nous avons choisis, *Illex illecebrosus coindetii*, *Todaropsis eblanae* et *Ommatostrephes sagittatus* sont bien des espèces différentes ; pour eux, le problème se pose d'une autre manière.

Todaropsis eblanae et *Ommatostrephes sagittatus*, tous deux répandus dans l'Atlantique oriental et en Méditerranée, sont des espèces bien définies, uniformes, ne présentant pas de races géographiques. La troisième espèce, *Illex illecebrosus*, par contre, est divisée en deux races : une orientale, *Illex illecebrosus coindetii*, dont l'aire de répartition s'étend de l'Afrique du sud jusqu'à la Mer du nord y compris la Méditerranée, et une occidentale, *Illex illecebrosus illecebrosus* qui vit sur la côte américaine et pénètre vers l'est jusqu'au canal de Bristol (W. ADAM, 1952). Ces deux races se distinguent essentiellement par l'existence chez l'une (*I. coindetii*) et l'absence chez l'autre (*I. illecebrosus*) d'un dimorphisme sexuel.

Comment se manifeste ce dimorphisme sexuel ?

- 1) Les femelles atteignent une taille plus importante que les mâles.
- 2) Les bras sessiles et leurs ventouses ainsi que la massue tentaculaire sont plus développés chez les mâles. La différence est particulièrement accusée pour les bras latéraux.
- 3) Les mâles ont la tête nettement plus large que les femelles.
- 4) Les nageoires sont plus longues chez les femelles mais plus larges chez les mâles.

A l'exception des ventouses tentaculaires, toutes les dimensions considérées diffèrent chez les deux sexes de la race *Illex illecebrosus coindetii*. Les différences sont hautement significatives (tabl. 1).

Les indices des *Illex coindetii* de provenance différente peuvent légèrement varier. Ainsi, les animaux de l'Afrique du sud se distinguent des *Illex* méditerranéens par une tête plus large et des nageoires plus longues mais moins larges (W. ADAM, 1952). Chez les animaux de l'Atlantique nord oriental et de la Mer du nord, les nageoires sont également plus longues que chez les *Illex* de la Méditerranée. Mais tous les *Illex coindetii*, quelle que soit leur provenance sont

caractérisés par un dimorphisme sexuel très prononcé qui est pour ainsi dire inexistant chez la race américaine, *Illex illecebrosus illecebrosus*. Les mâles d'*Illex illecebrosus coindetii* se distinguent donc et des femelles de leur propre race et de la race occidentale.

Notre deuxième espèce, *Todaropsis eblanae*, est très voisine d'*Illex* ; elles constituent la sous-famille des *Illicinae*. Les *Todaropsis* dont l'aire de répartition recouvre celle des *Illex* orientaux ressemblent fortement aux mâles de ces derniers. Ils s'en distinguent cependant par des bras plus longs et plus puissants et, en liaison avec le développement de l'appareil brachial, par une tête très large. Leurs nageoires sont plus longues mais surtout plus larges que celles d'*Illex coindetii*.

| Mensurations | <i>Illex coindetii</i> | | | <i>Todaropsis eblanae</i> | | | <i>Ommatostrephes sagittatus</i> | | |
|--|------------------------|------|-------|---------------------------|-------|-------|----------------------------------|-------|-------|
| | ♂ | ♀ | P | ♂ | ♀ | P | ♂ | ♀ | P |
| Longueur des nageoires (N. lo.) | 33,5 | 34,3 | 0,001 | 40,9 | 40,4 | — | 44,5 | 45,0 | — |
| Largeur des nageoires (N. la.) | 58,8 | 56,0 | 0,001 | 82,4 | 80,0 | 0,01 | 62,2 | 63,9 | — |
| Largeur de la tête (T. la.) | 18,0 | 16,5 | 0,001 | 31,5 | 29,2 | 0,001 | 20,8 | 20,1 | — |
| Longueur des bras dorsaux (B.1) | 62,9 | 51,8 | 0,001 | 87,1 | 81,2 | 0,01 | 56,4 | 61,8 | 0,01 |
| dorso-latéraux (B.2) | 79,9 | 64,3 | 0,001 | 113,3 | 107,6 | — | 65,1 | 73,9 | 0,001 |
| ventro-latéraux (B.3) | 79,4 | 64,1 | 0,001 | 106,3 | 101,9 | — | 68,4 | 75,0 | 0,01 |
| ventraux (B.4) | 70,4 | 57,7 | 0,001 | 98,0 | 91,2 | 0,01 | 58,5 | 63,7 | 0,01 |
| Longueur de la massue (M.) | 60,8 | 52,4 | 0,001 | 76,6 | 75,5 | — | 93,2 | 104,3 | 0,001 |
| Diamètre de la plus grande ventouse des bras dorsaux (V.1) | 1,72 | 1,50 | 0,01 | 1,86 | 1,79 | — | 1,38 | 1,50 | — |
| dorso-latéraux (V.2) | 3,13 | 2,11 | 0,001 | 2,52 | 2,05 | — | 1,63 | 1,69 | — |
| ventro-latéraux (V.3) | 3,06 | 2,08 | 0,001 | 2,70 | 2,16 | 0,001 | 1,61 | 1,73 | — |
| ventraux (V.4) | 1,60 | 1,36 | 0,001 | 1,47 | 1,54 | — | 1,29 | 1,41 | — |
| Diamètre de la plus grande ventouse de la massue (V.M.) | 2,52 | 2,28 | — | 3,69 | 3,75 | — | 2,75 | 2,81 | — |
| Longueur du plus grand animal mesuré (en mm) | 200 | 263 | | 155 | 204 | | 320 | 375 | |
| Longueur du plus petit animal mesuré (en mm) | 64 | 69 | | 90 | 92 | | 103 | 158 | |
| Nombre des animaux mesurés | 358 | 332 | | 61 | 60 | | 31 | 60 | |

TABLEAU I.- Dimensions relatives (indices) des mâles et des femelles et niveau de probabilité des différences (P.).

Les bras se suivent pour leur taille dans l'ordre 2, 3, 4, 1, comme chez *Illex coindetii*. Les bras latéraux atteignent ou même dépassent la longueur dorsale du manteau (tabl. 1). Mais chez *Todaropsis*, seule la longueur des bras dorsaux et ventraux diffère, faiblement, chez les deux sexes. Les femelles ont donc des bras presque aussi puissamment développés que les mâles. Il en est de même pour la massue tentaculaire qui est, comme les bras, nettement plus longue que chez *Illex*. La tête, nous l'avons dit, est plus large chez les deux sexes de *Todaropsis* que chez *Illex*. La différence entre les mâles et les femelles est significative, les dernières ont la tête plus étroite (tabl. 1).

La longueur relative de la nageoire constitue, d'après A. NAEF, un des caractères qui permet de séparer aisément *Illex coindetii*, les mâles y compris, de *Todaropsis eblanae*. Elle comprend 34% chez *Illex*, 40% chez *Todaropsis*. La différence est en effet hautement significative. Mais un caractère bien plus saillant est fourni par la largeur relative des nageoires : elle comporte 57% chez *Illex* contre 81% chez *Todaropsis*.

Si les bras sont plus puissants chez *Todaropsis* que chez *Illex*, et ceci chez les deux sexes, il n'en est pas de même pour les ventouses. Celles-ci sont en effet sensiblement de la même taille chez les femelles des deux espèces, mais elles sont plus grandes chez les mâles d'*Illex* que chez les mâles de *Todaropsis*. Ceci est surtout valable pour les ventouses des bras latéraux. L'agrandissement des ventouses des bras latéraux que l'on observe chez les mâles des deux espèces, est nettement plus accusé chez ceux d'*Illex*.

Par contre, la taille des ventouses tentaculaires de *Todaropsis* dépasse de loin celle des mêmes ventouses d'*Illex*.

Todaropsis eblanae ressemble donc, de prime abord, aux mâles d'*Illex illecebrosus coindetii*. Il se distingue cependant de cette espèce par une tête plus large, des nageoires plus longues et surtout plus larges et par un appareil brachial plus puissamment développé. Le dimorphisme sexuel de *Todaropsis eblanae* est plus faible que celui d'*Illex illecebrosus coindetii*. Il se manifeste dans la largeur de la tête, pourtant bien développée chez les deux sexes, dans la taille des ventouses des bras latéraux, et, à un degré moindre, dans la longueur des bras médians.

La troisième espèce, *Ommatostrepbes sagittatus*, n'appartient pas à la même sous-famille que les deux espèces précédentes. Il s'agit d'une forme de grande taille — jusqu'à un mètre et plus de longueur dorsale du manteau — et comme chez *Illex coindetii* et *Todaropsis eblanae*, les femelles deviennent plus grandes que les mâles.

La tête est étroite. Les nageoires sont plus longues que chez les deux autres espèces, elles comprennent près de 50%. Les bras se suivent pour leur taille dans l'ordre 3, 2, 4, 1, les plus longs sont donc les ventro-latéraux. Les bras sont assez faiblement développés. La différence très importante qui existe entre la longueur des bras latéraux et celle des bras médians chez les deux autres espèces, est négligeable chez *Ommatostrepbes sagittatus*. Tous les bras portent de petites ventouses ; celles des bras latéraux sont à peine plus grandes que celles des bras médians. La massue tentaculaire par contre est très puissamment développée chez *Ommatostrepbes sagittatus*, elle comprend plus de 3/4 de la longueur du tentacule, caractère qui permet une détermination sûre et rapide de cette espèce dont les échantillons recueillis sont très souvent en mauvais état. La massue est aussi longue que le manteau. Ses ventouses sont grandes sans cependant atteindre la taille respectable de celles de *Todaropsis eblanae*. Contrairement à ce qui se passe pour *Illex coindetii* et *Todaropsis*, les bras et la massue d'*Ommatostrepbes sagittatus* sont plus longs chez les femelles que chez les mâles. Si la différence est faible pour les bras médians, elle est significative pour les bras latéraux et surtout pour la massue. Le dimorphisme sexuel d'*Ommatostrepbes sagittatus* se manifeste donc avant tout dans la longueur relative de la massue.

Nous avons comparé les trois espèces, mis en valeur les différences qui existent entre elles, démontré l'importance très variable du dimorphisme sexuel tel qu'il s'exprime dans les dimensions relatives. Ce faisant, nous nous sommes basés sur des indices moyens, c'est-à-dire des indices élaborés à partir des mesures de tous les animaux, sans tenir compte de leur taille. Or, il est évident que les indices peuvent changer au cours de la croissance.

Que veut dire le fait que les indices d'une dimension chez deux espèces, races ou sexes diffèrent de façon significative ? Plusieurs raisons peuvent être à la base de telles différences.

1) Les constantes d'équilibre sont différentes. Dans le système des coordonnées, les droites de régression ne sont pas parallèles.

2) Les constantes d'équilibre sont identiques mais les indices d'origine de la dimension considérée ne sont pas les mêmes.

3) Constantes d'équilibre et indices d'origine peuvent être identiques. Cependant, si la croissance n'est pas isométrique, les indices des animaux de la plus petite espèce ou du plus petit sexe diffèrent de ceux de la plus grande espèce ou du plus grand sexe. S'il y a allométrie positive, les indices des petits animaux sont plus faibles que ceux des grands, si au contraire, l'allométrie est négative, les indices sont plus élevés chez les petits animaux.

Les constantes d'équilibre, les indices d'origine ainsi que les coefficients de corrélation figurent dans le tableau 2 pour chaque dimension relative des trois espèces.

La constante d'équilibre retiendra maintenant notre attention. Deux questions concernant la croissance relative nous intéressaient plus particulièrement. La première est de savoir si la croissance de chaque dimension est régie par la même loi chez les différentes espèces, c'est-à-dire, si la longueur relative de la nageoire augmente, si celle de la tête diminue, etc., comme cela a été soutenu par certains auteurs. La deuxième question, de savoir si des changements d'allure de croissance se produisent au cours du développement et, le cas échéant, à quels moments ils ont lieu, fera l'objet d'un mémoire ultérieur. Nous revenons donc au premier de ces problèmes.

| Mensurations | <i>Illex coindetii</i> | | | <i>Todaropsis eblanae</i> | | | <i>Ommatostrephes sagittatus</i> | | |
|--------------|------------------------|--------|-------|---------------------------|-------|-------|----------------------------------|--------|-------|
| | α | b | r | α | b | r | α | b | r |
| mâles | | | | | | | | | |
| N.lo. | 1,043 | 0,247 | 0,940 | 1,262 | 0,115 | 0,998 | 1,484 | 0,032 | 1,123 |
| N.la. | 1,014 | 0,552 | 0,968 | 1,100 | 0,512 | 1,018 | 1,414 | 0,065 | 1,040 |
| T.la. | 1,312 | 0,042 | 1,080 | 1,475 | 0,032 | 1,144 | 1,355 | 0,028 | 1,180 |
| B.1 | 1,403 | 0,087 | 0,961 | 1,283 | 0,227 | 1,096 | 1,691 | 0,013 | 1,142 |
| B.2 | 1,318 | 0,170 | 0,944 | 0,758 | 3,595 | 0,962 | 1,182 | 0,239 | 0,935 |
| B.3 | 1,484 | 0,077 | 0,992 | 0,859 | 2,100 | 1,011 | 1,243 | 0,182 | 0,966 |
| B.4 | 1,626 | 0,033 | 1,049 | 0,930 | 1,417 | 0,888 | 1,422 | 0,058 | 0,983 |
| M. | 1,374 | 0,100 | 1,016 | 0,537 | 6,041 | 0,953 | 1,000 | 0,951 | 0,873 |
| V.1 | 1,226 | 0,006 | 0,917 | 0,886 | 0,032 | 0,991 | 1,556 | 0,0006 | 0,982 |
| V.2 | 1,768 | 0,0007 | 0,970 | 1,054 | 0,016 | 1,081 | 1,538 | 0,0008 | 0,989 |
| V.3 | 1,777 | 0,0006 | 0,965 | 0,657 | 0,107 | 0,987 | 1,600 | 0,0006 | 0,979 |
| V.4 | 1,371 | 0,0025 | 0,930 | 1,014 | 0,014 | 0,977 | 1,810 | 0,0002 | 0,972 |
| V.M | 1,658 | 0,001 | 0,971 | 1,228 | 0,012 | 0,991 | 1,528 | 0,0016 | 0,971 |
| femelles | | | | | | | | | |
| N.lo. | 1,045 | 0,273 | 0,964 | 1,060 | 0,302 | 0,999 | 1,234 | 0,122 | 1,107 |
| N.la. | 0,953 | 0,703 | 0,986 | 0,882 | 1,417 | 0,989 | 0,799 | 1,960 | 0,792 |
| T.la. | 0,749 | 0,571 | 0,986 | 0,917 | 0,434 | 0,998 | 1,179 | 0,067 | 1,067 |
| B.1 | 1,024 | 0,456 | 0,982 | 0,650 | 4,553 | 0,957 | 1,179 | 0,067 | 1,067 |
| B.2 | 0,987 | 0,685 | 1,073 | 0,555 | 9,445 | 0,883 | 0,858 | 1,630 | 0,742 |
| B.3 | 0,922 | 0,938 | 0,954 | 0,663 | 5,380 | 0,946 | 0,761 | 2,870 | 0,721 |
| B.4 | 0,997 | 0,584 | 0,958 | 1,052 | 0,707 | 1,125 | 0,969 | 0,764 | 0,832 |
| M. | 1,051 | 0,411 | 1,032 | 0,585 | 5,890 | 0,884 | 0,850 | 2,395 | 0,806 |
| V.1 | 1,160 | 0,007 | 0,976 | | | | 1,391 | 0,0017 | 1,082 |
| V.2 | 1,153 | 0,0095 | 0,990 | | | | 1,154 | 0,0072 | 0,941 |
| V.3 | 1,246 | 0,0059 | 0,985 | | | | 1,052 | 0,013 | 0,952 |
| V.4 | 1,130 | 0,0072 | 0,982 | | | | 1,408 | 0,0015 | 0,882 |
| V.M | 1,434 | 0,0025 | 0,983 | | | | 1,391 | 0,0032 | 0,886 |

TABLE II.- Constante d'équilibre (α), indice d'origine (b) et coefficient de corrélation (r).

La largeur de la tête augmente chez les mâles des trois espèces et chez les femelles d'*Ommatostrephes sagittatus*, elle diminue, au contraire, chez les femelles d'*Illex coindetii* et, moins fortement, chez celles de *Todaropsis eblanae*.

La croissance des nageoires en longueur et en largeur est isométrique chez les deux sexes d'*Illex*. Chez les mâles des deux autres espèces, il y a allométrie positive pour les deux dimensions. Quant aux femelles, la largeur des nageoires diminue faiblement, la longueur augmente chez *Ommatostrephes* et reste invariable chez *Todaropsis*.

La croissance de tous les bras est fortement positive chez les mâles d'*Illex* et d'*Ommatostrephes*. Chez les mâles de *Todaropsis* par contre, seule la longueur des bras dorsaux augmente, celle des bras ventraux est invariable alors que les bras latéraux deviennent relativement plus courts. Chez les femelles de cette espèce, il y a allométrie négative assez accusée pour les trois

premières paires, isométrie pour la quatrième paire. Chez les femelles d'*Illex*, la croissance des bras est isométrique. Chez *Todaropsis*, espèce caractérisée par un appareil brachial particulièrement puissant (tabl. 1), la longueur relative des bras diminue. Les jeunes animaux — ceux qui n'ont pas atteint la maturité sexuelle — ont des bras plus longs. La longueur de la massue augmente uniquement chez les mâles d'*Illex*. Elle diminue, comme les bras, chez les deux sexes de *Todaropsis*, ainsi que chez les femelles d'*Ommatostrephes sagittatus*.

La croissance relative des ventouses de tous les bras et de la massue est positive chez les deux sexes d'*Illex* et d'*Ommatostrephes*, l'augmentation étant plus accusée chez les mâles que chez les femelles. Quant à *Todaropsis*, la croissance des ventouses semble être assez irrégulière, en particulier chez les femelles.

D'une façon générale, la croissance des différentes parties du corps est nettement plus forte chez les mâles de nos trois Ommatostrephidés que chez les femelles. Chez les mâles d'*Illex coindetii* et d'*Ommatostrephes sagittatus*, la croissance de toutes les dimensions est positive, à l'exception, pour les premiers, de celle des nageoires et pour les seconds, de celle de la massue.

D'après ces quelques indications, il apparaît assez clairement que la croissance relative des différentes parties de ces trois espèces, pourtant très voisines, n'est pas régie par une loi unique.

Le présent exposé s'intègre dans un travail plus vaste sur les dimensions relatives d'un nombre important de Céphalopodes. La méthode des indices permettra, nous l'espérons, d'apporter une solution à quelques questions épineuses de la systématique des Céphalopodes et de nous faire une idée plus précise de l'évolution de certains groupes.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM (W.), 1952. — *Résultats scientifiques de l'expédition océanographique belge dans les eaux africaines de l'Atlantique du sud (1948-1949)*. — 3 (3) Céphalopodes, 142 p., 57 fig., pl. I-III.
- NÆEF (A.), 1923. — Die Cephalopoden. — *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 35, 1. Teil. 1. Systematik.
- PICKFORD (G.E.), 1949. — The *Octopus bimaculatus* problem : a study in sibling species. — *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 (4), p. 1-66.
- 1955. — A revision of the *Octopodinae* in the collections of the British Museum. — *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. Zool.*, 3 (3), p. 151-167.
- ROBSON (G.C.), 1929. — *A Monograph of recent Cephalopoda*. Part I. *Octopodinae*. — London, 236 p., 89 fig.
-

