

**TABLE DE DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE  
DE *SEPIA OFFICINALIS* L. (MOLLUSQUE CÉPHALOPODE).**

PAR

J. LEMAIRE.

Le développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. est divisé en 30 stades basés sur l'évolution morphologique. L'aspect général de l'embryon est brièvement décrit pour chaque stade. La longueur moyenne dorsale du manteau est donnée pour les stades 22 à 30.

**Normal embryonic stages of *Sepia officinalis* L. (Cephalopod Mollusc).**

A table of *Sepia officinalis* L. embryonic development is proposed. 30 stages are distinguished. The general aspect of embryos is briefly described for each stage. The average dorsal mantle length is given for stages 22 to 30.

Les travaux assez anciens de USSOW (1881), MAC BRIDE (1941), KORSCHOLT et HEIDER (1936), et ceux plus récents de VON ORELLI (1959), SACARRAO (1945, 1952, 1953, 1954, 1956, 1961) et FIORONI (1963) permettent d'avoir une vue générale du développement des Céphalopodes. Mais les données relatives à l'embryogenèse de *Sepia officinalis* L., sont encore relativement restreintes [VIALLETON (1888), DISTASO (1908), DÖRING (1908)]. Avant d'entreprendre tout travail expérimental sur le développement de la Seiche, il nous est apparu nécessaire d'en décrire les principales étapes et d'en analyser l'organogenèse [LEMAIRE et RICHARD (1970), LEMAIRE (1971, sous presse)]. Ceci nous a conduit à définir les différents stades du développement embryonnaire de *Sepia officinalis*.

Dans son excellente monographie sur la classe des Céphalopodes, NAEF (1928) a décrit pour chacune des espèces étudiées, un certain nombre de stades embryonnaires. Vingt stades caractérisent le développement de *Sepia officinalis*. Mais, comme le signale ARNOLD (1965), le travail de NAEF ne tient pas compte de la segmentation et de l'apparition de certains caractères importants à considérer dans une étude expérimentale.

Le présent travail ne prétend pas être une description complète du développement de la Seiche, mais une énumération de critères simples et pratiques, permettant de sérier le développement de ce Mollusque. De plus, la durée de l'incubation est très sensible aux variations de température de l'eau de mer dans laquelle les pontes sont maintenues [MANGOLD-WIRZ, 1963 (Tableau I), RICHARD, 1971,

TABLEAU I.

*Influence de la température  
sur la durée d'incubation des œufs de Sepia officinalis L.,  
d'après les résultats de MANGOLD-WIRZ, 1963.*

Température moyenne (° C)	Temps d'incubation (jours)
21,4	31
18,4	47
17,2	52
15,9	69
15	87

sous presse (Tableau II)]. C'est pourquoi, dans les conditions actuelles de nos recherches, nous ne pouvons dater de façon précise les différents stades de cette table.

TABLEAU II.

*Influence de la température  
sur la durée d'incubation (élevage en eau thermostatisée),  
d'après les résultats de RICHARD, 1971.*

Température (° C)	Temps d'incubation (jours)
20	38 ± 3
15	81 ± 4

#### Matériel et méthode.

Les œufs proviennent des femelles récoltées par chalutage et élevées au laboratoire de Wimcreux, selon la méthode mise au point par RICHARD (1971, sous presse).

Les observations ont été faites à la fois sur des embryons vivants, débarassés de leur coque et de leur chorion, et sur des embryons fixés. Les caractères utilisés sont généralement visibles sur les deux catégories d'embryons.

Les indications de taille, données pour les stades 22 à 30, se réfèrent à la longueur moyenne dorsale du manteau.

### Description des stades.

Nous divisons le développement embryonnaire de la Seiche en trois grandes périodes :

— La segmentation (stades 1 à 9). L'œuf, très riche en vitellus est du genre télolécithe ; la segmentation est inégaie et discoïdale (type méroblastique).

— La gastrulation (stades 10 à 17). Elle débute par la mise en place de l'entomésoderme. Nous considérons la gastrulation achevée lorsque le vitellus est totalement recouvert par le syncytium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire.

— L'organogenèse (stades 18 à 30) qui s'étend de la fermeture du blastopore vitellin à la résorption plus ou moins complète du sac vitellin externe. Cette période se termine à l'éclosion.

#### I) SEGMENTATION.

Stade 1. — Œuf fécondé insegmenté.

Stade 2. — Stade à deux cellules. Le premier plan de segmentation est méridien et coïncide avec le plan de symétrie bilatérale du blastoderme. Sur la figure a (Pl. I), ce plan est orienté selon X- Y.

Stade 3. — (Pl. I, fig. a).

Stade à quatre cellules. Le deuxième plan de segmentation, légèrement oblique par rapport au premier entraîne une division inégale des cellules du stade 2. Dès le stade 3, la segmentation devient donc inégale mais la symétrie bilatérale persiste.

Stade 4. — (Pl. I, fig. b).

Stade à huit cellules. Les divisions deviennent inégales et asynchrones.

Stade 5. — (Pl. I, fig. c).

Stade à seize cellules. Le blastoderme présente deux zones :

— une zone centrale constituée par deux cellules bien délimitées : les blastomères ;

— une zone périphérique constituée par quatorze éléments dépourvus de limite périphérique : les blastocônes.

Le blastoderme présente encore une symétrie bilatérale bien nette (Pl. I, fig. c : X - Y).

Stade 6. — (Pl. I, fig. d).

Stade à trente-deux cellules : douze blastomères et vingt blastocônes.

Stade 7. — (Pl. I, fig. e).

Stade à soixante-quatre cellules : trente-six blastomères et vingt-huit blastocônes.

La symétrie bilatérale n'est plus apparente.

Stade 8. — Morula : segmentation avancée. Les blastomères forment un disque central entouré par les blastocônes.

Stade 9. — (Pl. I, fig. f).

Blastula : fin de segmentation. Les blastocônes ne sont plus contigus. Ils ont une forme caractéristique en massue.

## II) GASTRULATION.

Stade 10. — (Pl. II, fig. a).

Début de la gastrulation qui se traduit par l'apparition de l'anneau entomésodermique à la périphérie du blastoderme.

A l'extérieur de cet anneau, les noyaux des blastocônes se divisent, formant des files radiales.

Stade 11. — (Pl. II, fig. b).

Extension de l'anneau entomésodermique.

Apparition des noyaux « vitellins » qui se forment à partir des éléments des files radiales.

Stade 12. — (Pl. II, fig. c).

Le blastoderme présente trois zones bien distinctes :

- une région centrale où se formera le sac de la coquille ;
- une région moyenne qui correspond à la mise en place de l'entomésoderme ;
- une région périphérique très étroite : c'est la membrane périvitelline ou syncytium vitellin qui s'est constitué à partir des noyaux vitellins.

Dès ce stade, on peut distinguer une aire embryonnaire (régions centrale et moyenne) et une aire extra-embryonnaire (syncytium vitellin).

Ebauches paires des bras 5, 4, 3, 2, l'ébauche 3 étant plus discrète.

Ebauches des branchies bien nettes.

Apparition de l'entonnoir sous forme de deux paires d'ébauches bien distinctes et symétriques par rapport à l'axe du blastoderme :

- deux épaissements latéraux correspondent à la base de l'entonnoir et aux muscles rétracteurs du siphon ;
- deux replis ventraux, correspondent au tube de l'entonnoir.

Apparition des statocystes sous forme d'épaissements circulaires.

## Stade 13. — (Pl. II, fig. d).

Début de formation de l'ébauche embryonnaire qui présente une symétrie bilatérale marquée. L'aire embryonnaire comporte encore deux parties :

- une région centrale dont le bord devient plus saillant : c'est le futur sac de la coquille. Au centre, la glande coquillière devient visible sous forme d'une petite tache circulaire.
- une région périphérique où s'esquisse une différenciation morphologique sous forme d'épaississements symétriques. C'est par le bord externe de cette zone que se fait l'accroissement de l'aire embryonnaire, la zone centrale gardant les mêmes dimensions.

Le syncytium vitellin commence à recouvrir le vitellus.

## Stade 14. — (Pl. II, fig. e).

L'aire embryonnaire s'accroît et poursuit sa différenciation ; l'apparition de certaines ébauches permet d'orienter le futur embryon :

- épaississements ovalaires dorso-latéraux qui formeront les parties latérales de la tête et les yeux ; ce sont les lobes céphaliques de KÖLLIKER ;
- épaississement plus marqué du cercle central à l'origine du manteau ;
- épaississement ventral à l'origine des bras (épaississement brachial).

## Stade 15. — (Pl. II, fig. f).

Epibolie : 1/3.

L'épaississement qui limitait la zone centrale, s'est élargi en forme d'écusson pentagonal dont la pointe est orientée ventralement.

Autour du sac coquillier apparaissent de nouveaux épaississements qui correspondent aux ébauches de l'entonnoir et des branchies.

Les lobes céphaliques se sont accrus considérablement.

Apparition de l'ébauche oculaire sous forme d'épaississement plus marqué dans la moitié supérieure de chaque lobe céphalique.

L'épaississement brachial enveloppe maintenant les lobes céphaliques ; les ébauches des bras commencent à s'individualiser.

## Stade 16. — (Fig. 1 et Pl. III, fig. a).

Epibolie : 2/3.

— Invagination du stomodeum et apparition de la bouche.

Formation de la vésicule optique primaire par invagination de l'ébauche oculaire.

Ebauches paires des bras 5, 4, 3, 2, l'ébauche 3 étant plus discrète.

Ebauches des branchies bien nettes.

Apparition de l'entonnoir sous forme de deux paires d'ébauches bien distinctes et symétriques par rapport à l'axe du blastoderme :

- deux épaissements latéraux correspondent à la base de l'entonnoir et aux muscles rétracteurs du siphon ;
- deux replis ventraux correspondent au tube de l'entonnoir.

Apparition des statocystes sous forme d'épaississements circulaires.

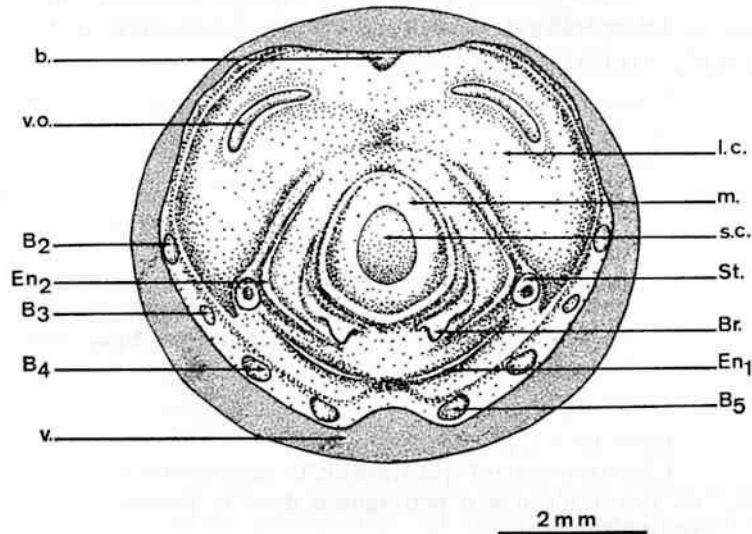


FIG. 1. — Schéma représentant l'œuf de *Sepia officinalis* L. au stade 16.  
 b. : future bouche ; B2, B3, B4, B5 : Bras 2, 3, 4, 5 ; Br. : ébauche des branchies ; En1 : ébauche du tube de l'entonnoir ; En2 : ébauche de la base et des muscles rétracteurs de l'entonnoir ; l.c. : lobe céphalique ; m. : manteau ; s.c. : sac coquillier ; St. : statocystes ; v. : vitellus dont les 2/3 sont recouverts par l'ectoderme extra-embryonnaire ; v.o. : vésicule optique primaire.

PLANCHE I.

- FIG. a. — Stade 3
- FIG. b. — Stade 4
- FIG. c. — Stade 5
- FIG. d. — Stade 6
- FIG. e. — Stade 7
- FIG. f. — Stade 9

X - Y représente l'orientation du premier plan de segmentation qui coïncide avec le plan de symétrie bilatérale du blastoderme.  
 Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. a).

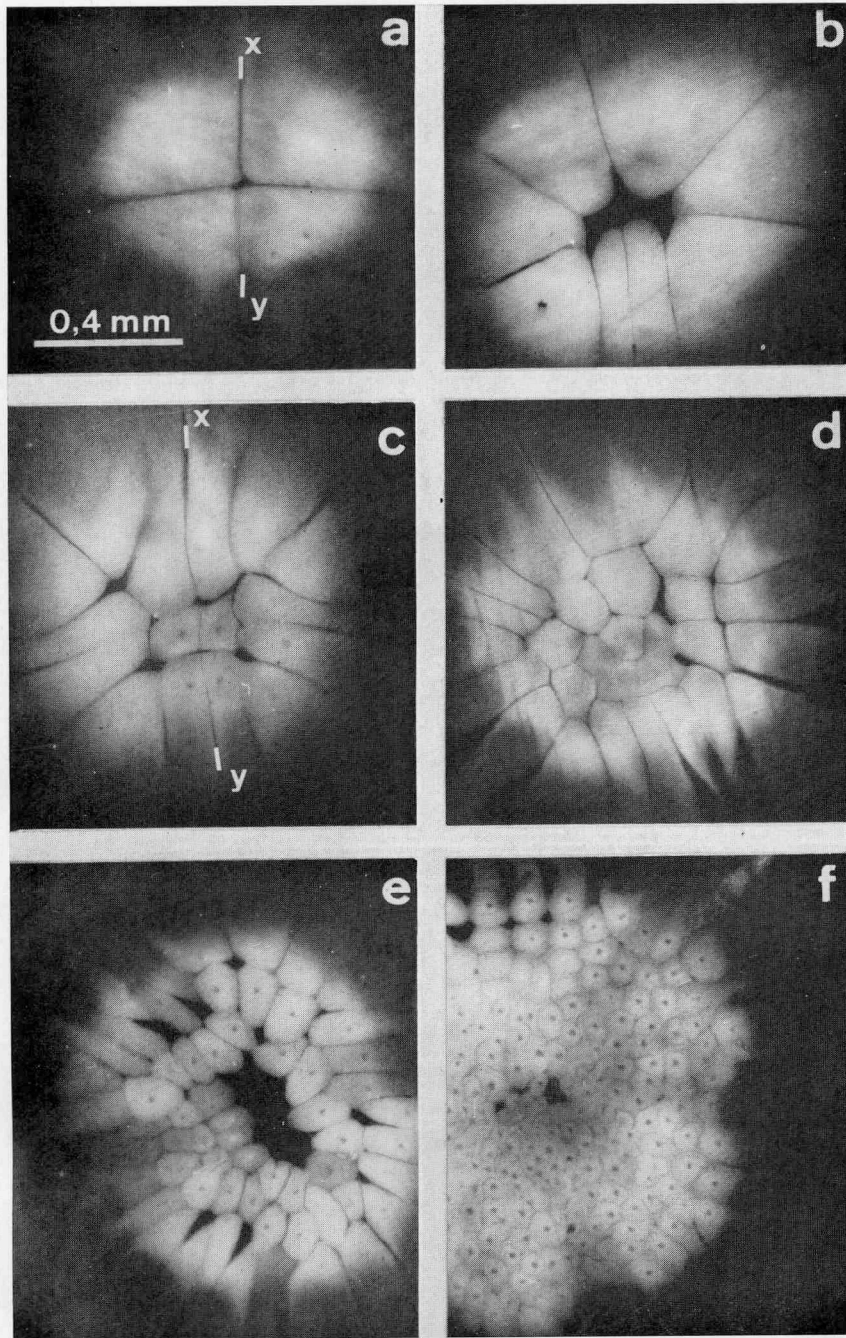


PLANCHE II.

- FIG. a. — Stade 10  
FIG. b. — Stade 11  
FIG. c. — Stade 12  
FIG. d. — Stade 13  
FIG. e. — Stade 14  
FIG. f. — Stade 15. — Noter la limite de recouvrement du vitellus (flèche) par  
l'ectoderme extra-embryonnaire.

L'échelle indiquée sur la figure a est identique pour les figures b et c.  
L'échelle indiquée sur la figure e est identique pour les figures d et f.



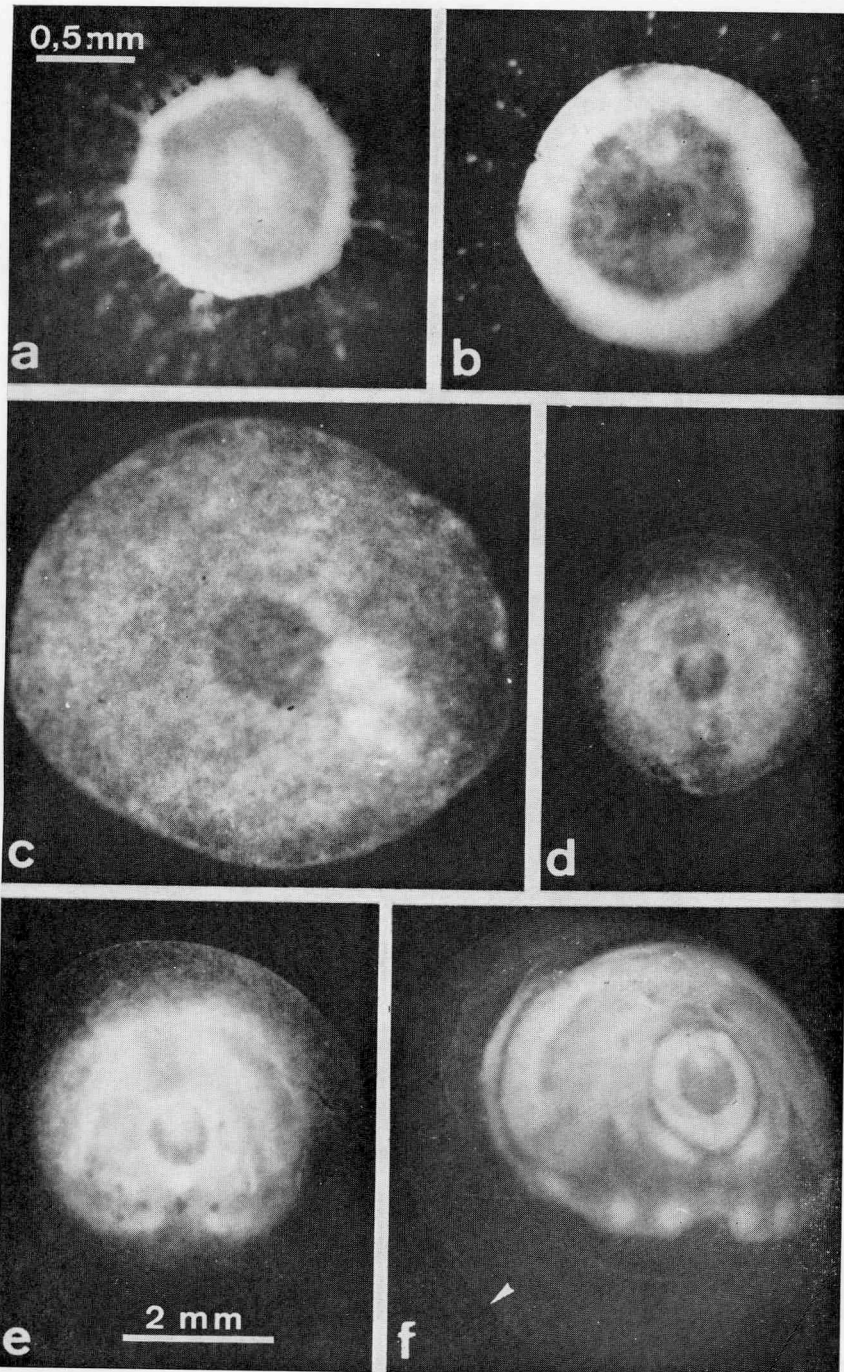


PLANCHE III.

- FIG. a. — Stade 16  
FIG. b. — Stade 17  
FIG. c. — Stade 19 : vue dorsale  
FIG. d. — Stade 19 : vue latéro-ventrale  
FIG. e. — Stade 20 : vue dorsale. Le sac de la coquille communique encore avec l'extérieur par un petit pore (flèche)  
FIG. f. — Stade 20 : vue ventrale  
FIG. g. — Stade 21 : vue dorsale  
FIG. h. — Stade 21 : vue ventrale

Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. d.).

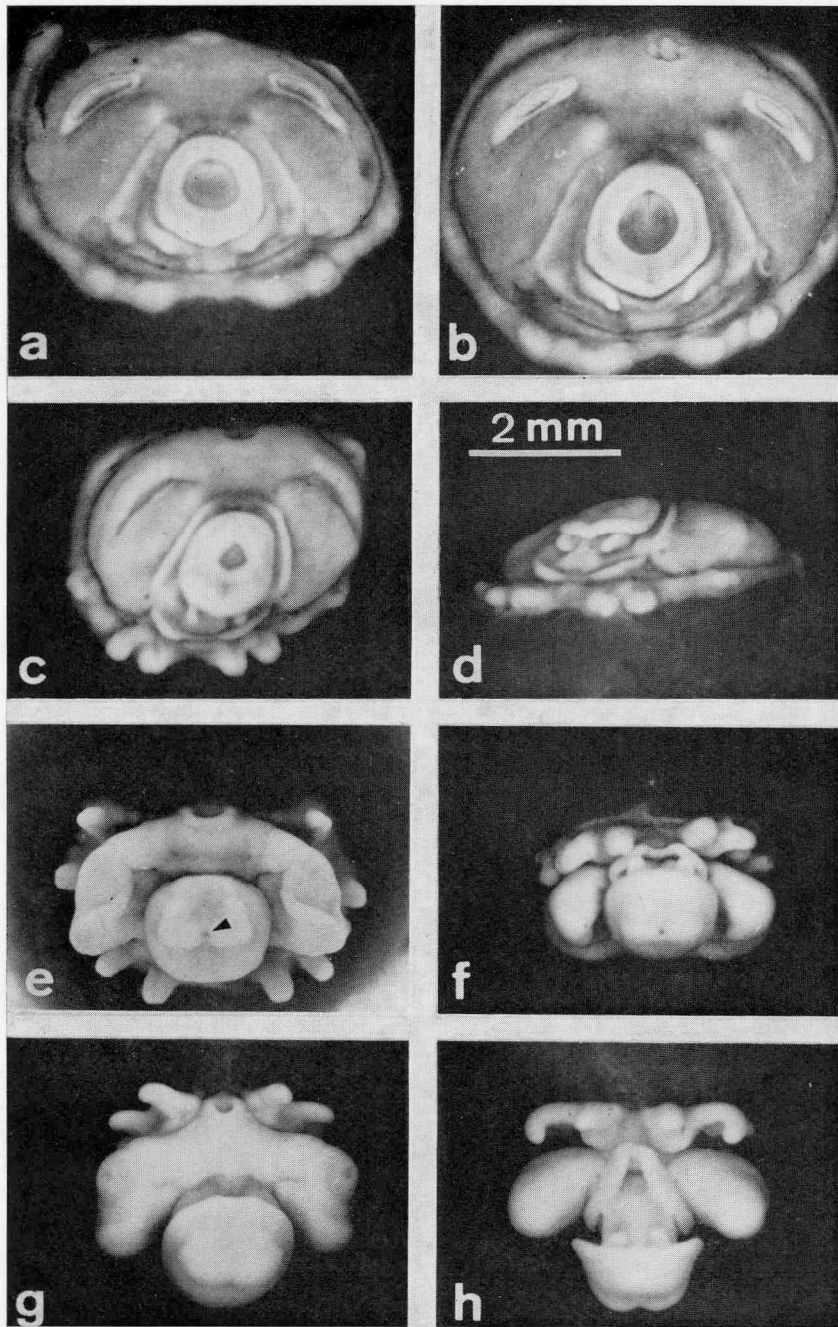


PLANCHE IV.

- FIG. a. — Stade 22 : vue ventrale  
FIG. b. — Stade 23 : vue ventrale  
FIG. c. — Stade 23 : vue latéro-dorsale. Noter l'apparition de l'organe d'Hoyle (flèche)  
FIG. d. — Stade 24 : vue ventrale  
FIG. e. — Stade 25 : vue ventrale  
FIG. f. — Stade 26 : vue latérale. Apparition de la cornée secondaire (flèche)  
FIG. g. — Stade 26 : vue dorsale. Les trois branches de l'organe d'Hoyle sont bien visibles (flèches).

Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. f.).

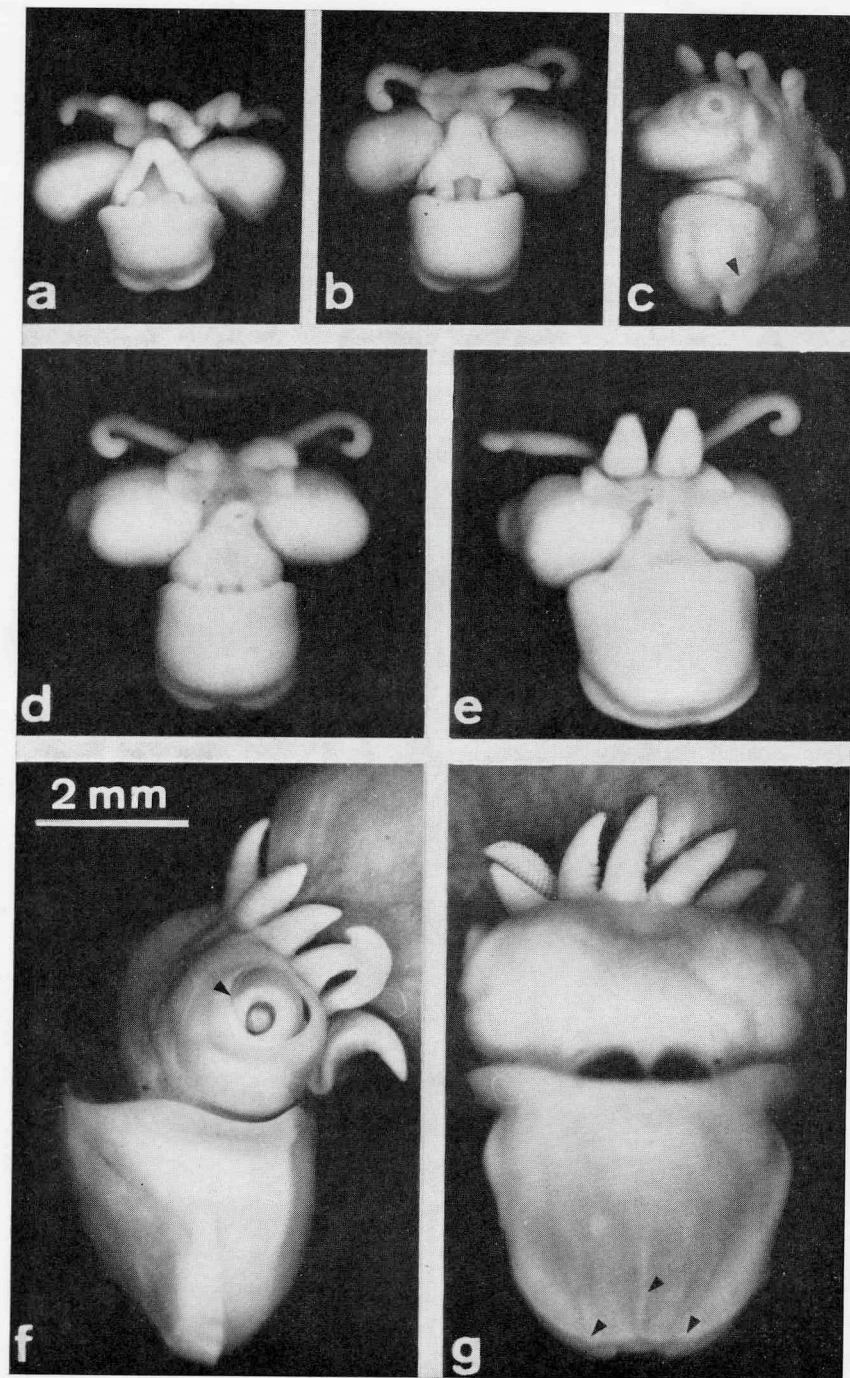
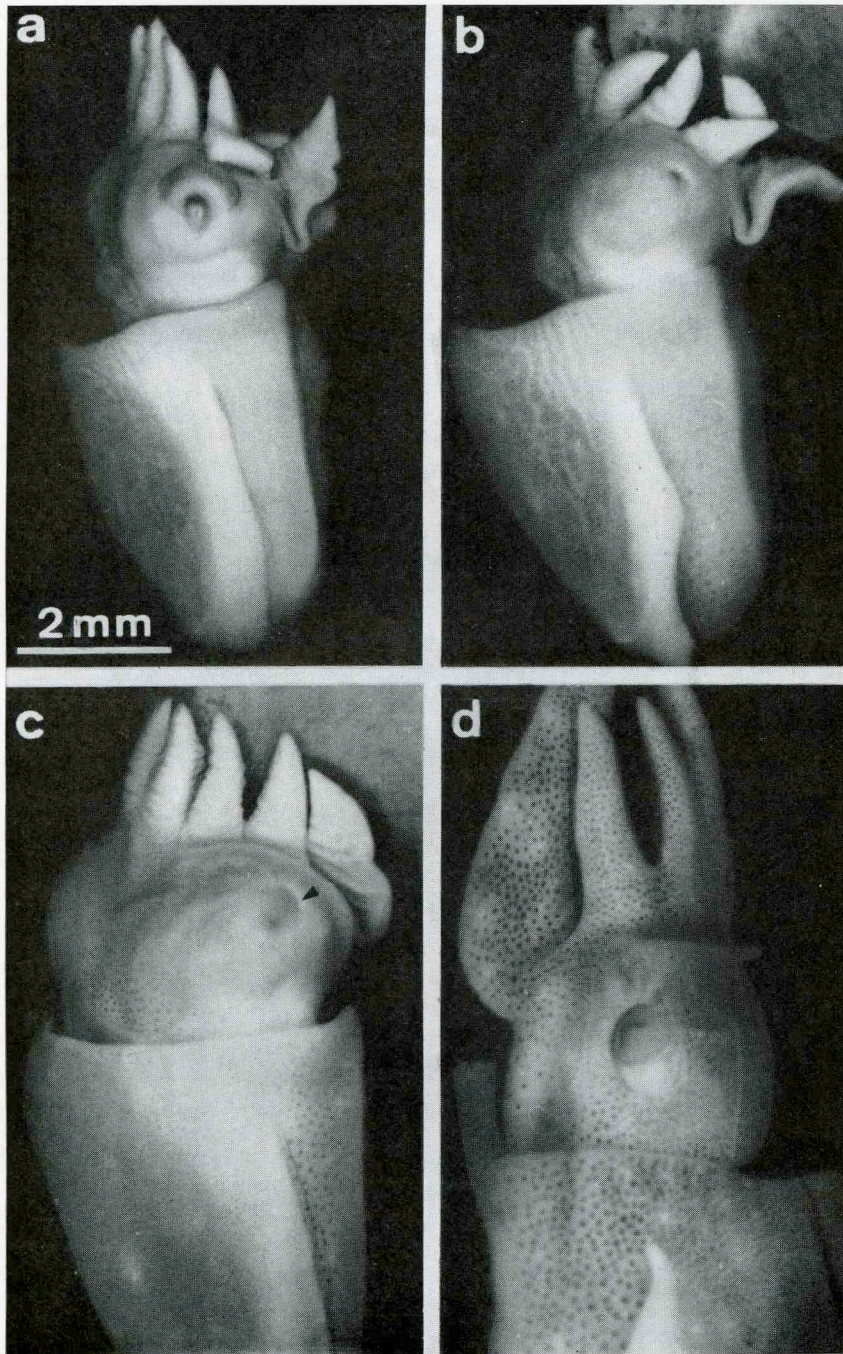


PLANCHE V.

- FIG. a. — Stade 27 : vue latérale  
FIG. b. — Stade 28 : vue latérale. La cornée secondaire recouvre totalement l'œil.  
FIG. c. — Stade 29 : vue latéro-dorsale. Apparition de la paupière secondaire (flèche).  
FIG. d. — Stade 30 : vue latérale. Noter la pupille en W.  
Toutes les figures sont à la même échelle (cf. fig. a).



Stade 17. — (Pl. III, fig. b).

Stade du bouchon vitellin : environ 5/6 du vitellus sont recouverts par le syncitium vitellin et l'ectoderme extra-embryonnaire.

Vésicule optique primaire à demi-fermée.

Les dix ébauches des bras sont visibles : B5, B4, B2 sont dédoublés ; B1 et B3 sont encore simples et moins développés.

Les ébauches des autres organes s'accroissent.

### III) ORGANOGÈSE.

Stade 18. — Le sac vitellin externe est définitivement constitué (vitellus + syncitium vitellin + ectoderme extra-embryonnaire).

Vésicule optique primaire fermée.

Bouche bien délimitée.

Branchies pédiculées.

Bord du manteau plus épaissi et légèrement relevé.

Stade 19. — (Pl. III, fig. c et d).

Début de pédiculisation de l'embryon : constriction entre l'embryon et le sac vitellin externe.

Fermeture du sac coquillier.

Les bords du manteau commencent à se rabattre sur le blastoderme et à recouvrir les branchies.

Les replis du tube de l'entonnoir se sont soudés aux replis correspondant de la base et des muscles rétracteurs du siphon.

Les dix ébauches des bras sont paires.

Invagination des statocystes.

Glandes salivaires visibles au fond du stomodeum.

Stade 20. — (Pl. III, fig. e et f).

La séparation entre l'embryon et le sac vitellin externe est plus accusée.

Le sac coquillier est fermé.

Les statocystes se sont invaginés, mais s'ouvrent encore à l'extérieur.

L'ébauche dédoublée des bras commence à s'estomper :

B3 est encore plus réduit,

B4, plus développé que les autres, correspond aux futurs tentacules préhenseurs.

Les ébauches du tube de l'entonnoir se sont réunies entre elles sur la ligne médiane.

Ébauche des lobes optiques sous forme de masses proéminentes en arrière de l'œil.



Le manteau continue sa progression et recouvre la base des branchies.

Apparition des nageoires.

Stade 21. — (Pl. III, fig. g et h).

Les bras 5, 4, 3, 2 sont ramenés ventralement tandis que les bras dorsaux se situent près de la bouche.

Apparition des replis de l'iris.

Les extrémités antérieures des ébauches tubaires de l'entonnoir se sont rapprochées.

Ebauches du cristallin et des ventouses sur les bras.

Différenciation des branchies : deux à trois feuillets branchiaux apparaissent sous forme de petits plis transversaux par rapport à l'axe des branchies.

Lobes optiques proéminents en arrière de l'œil.

Stade 22. — (Pl. IV, fig. a).

Soudure des ébauches de la partie tubaire de l'entonnoir par leur face interne et par leurs extrémités antérieures.

Cristallin sous forme de baguette réfringente.

Le manteau recouvre environ la moitié des branchies.

Longueur dorsale du manteau :  $0,8 \pm 0,1$  mm.

Stade 23. — (Pl. IV, fig. b et c).

Les ébauches antérieures de l'entonnoir ont totalement fusionné pour former le tube siphonal. Les parties postérieures de l'entonnoir (base et muscles du siphon) laissent entre elles une ouverture triangulaire.

Présence de six à sept feuillets branchiaux.

Apparition de l'organe d'Hoyle (glande de l'éclosion).

Longueur dorsale du manteau :  $1,1 \pm 0,1$  mm.

Stade 24. — (Pl. IV, fig. d).

L'entonnoir est définitivement constitué.

Le bord du manteau recouvre la base de l'entonnoir et la papille anale, laissant découvert les extrémités des branchies.

Cristallin sphérique.

Début de pigmentation de la rétine en jaune-orangé.

Longueur dorsale du manteau :  $1,5 \pm 0,2$  mm.

Stade 25. — (Pl. IV, fig. e).

Le manteau a totalement recouvert les branchies et les muscles de l'entonnoir.

Rétine orangée.

Longueur dorsale du manteau :  $2 \pm 0,2$  mm.

Stade 26. — (Pl. IV, fig. f et g).

Poche du noir visible sur la face ventrale.

Rétine orangé-foncé.

- Apparition de la cornée secondaire.  
Apparition de quelques chromatophores jaune-orangé sur la face dorsale et sur les flancs.  
Organe d'Hoyle bien apparent sous forme d'ancre.  
Longueur dorsale du manteau :  $3 \pm 0,3$  mm.
- Stade 27. — (Pl. V, fig. a).  
La cornée secondaire recouvre la moitié de l'œil.  
Rétine rouge-orangé.  
Chromatophores dorsaux plus nombreux et plus foncés (orangés).  
Longueur dorsale du manteau :  $4 \pm 0,3$  mm.
- Stade 28. — (Pl. V, fig. b).  
Œil entièrement recouvert par la cornée secondaire.  
Rétine marron.  
Longueur dorsale du manteau :  $4,7 \pm 0,3$  mm.
- Stade 29. — (Pl. V, fig. c).  
Apparition de la paupière secondaire ventrale et des chromatophores sur la face ventrale.  
Chromatophores dorsaux très nombreux et foncés (marron-noir).  
Longueur dorsale du manteau :  $5,5 \pm 0,4$  mm.
- Stade 30. — (Pl. V, fig. d).  
Stade de l'éclosion.  
Pupille en W.  
Sac vitellin externe totalement résorbé ou presque.  
Longueur dorsale du manteau :  $7 \pm 1$  mm.

Le développement de *Sepia officinalis* est direct et ne comporte pas d'étape larvaire ; en effet, à sa sortie de l'œuf, l'embryon est une véritable petite seiche qui commence à se nourrir entre les deuxième et cinquième jours après l'éclosion.

*Institut de Biologie Maritime et Régionale,*  
*28, Avenue Foch, 62 - Wimereux.*

#### BIBLIOGRAPHIE.

- ARNOLD, J. M. (1965). — Normal embryonic stages of the Squid, *Loligo pealii* (Lesueur). *Biol. Bull. U.S.A.*, 128, 24-32.
- DISTASO, A. (1908). — Studii sull' embrione di *Seppia*. *Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. Tiere, Dtsch.*, 26, 565-650.
- DÖRING, W. (1908). — Ueber Bau und Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. *Z. wissenschaft. Zool. Dtsch.*, 91, 112-189.
- FIORONI, P. (1963). — Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Epidermis bei Zehnarmigen Tintenfischen. *Verhandl. Naturf. Ges. Basel*, 74, 149-160.

- KORSCHULT, E. et HEIDER, K. (1936). — *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere*. Gustav Fischer, Jena.
- LEMAIRE, J. (1971). — Etude du développement embryonnaire de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Fac. Sc. Lille (sous presse).
- LEMAIRE, J. et RICHARD, A. (1970). — Evolution embryonnaire de l'appareil génital : différenciation du sexe chez *Sepia officinalis* L. — Colloque « Sexualité chez les Invertébrés ». Mont Dore, 19 au 21 Mai 1970. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, T. 95, 475-478.
- MAC BRIDE, E. W. (1914). — *Textbook of Embryology*. Macmillan London, Vol. 1.
- MANGOLD-WIRZ, K. (1963). — Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer catalane. *Vie et Milieu*, Suppl. 13, 1-285.
- NAEF, A. (1928). — Die Cephalopoden. Monographie 35. *Fauna e Flora del Golfo di Napoli*, 2, 1-357.
- RICHARD, A. (1971). — Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Thèse Doct. Sc. Nat., Fac. Sc. Lille (sous presse).
- SACARRAO, G. F. (1945). — Etudes embryologiques sur les Céphalopodes. *Arg. Mus. Bocage*, 16, 33-70.
- SACARRAO, G. F. (1952). — Remarks on gastrulation in Cephalopoda. *Arg. Mus. Bocage*, 23, 43-47.
- SACARRAO, G. F. (1953). — Sur la formation des feuilletts germinatifs des Céphalopodes et les incertitudes de leur interprétation. *Arg. Mus. Bocage*, 24, 21-64.
- SACARRAO, G. F. (1954). — Quelques aspects sur l'origine et le développement du type d'œil des Céphalopodes. *Arg. Mus. Bocage*, 25, 1-29.
- SACARRAO, G. F. (1956). — Contribution à l'étude du développement embryonnaire du ganglion stellaire et de la glande épistellaire endocrine des Céphalopodes. *Arg. Mus. Bocage*, 24, 21-64.
- SACARRAO, G. F. (1961). — Sur quelques aspects des rapports entre l'ontogénie et l'évolution chez les Céphalopodes (Dibranchiata). *Rev. Fac. Ci. Lisboa (C)*, 8, 167-202.
- USSOW, M. (1881). — Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. *Arch. Biol.*, 2, 553-635.
- VIALLETON, M. L. (1888). — Recherches sur les premières phases de développement de la seiche (*Sepia officinalis*). *Ann. Sc. Nat., Zool. Biol. animale, Fr.*, 6, 165-280.
- VON ORELLI, M. (1959). — Ueber das Schlupfen von *Octopus vulgaris*, *Sepia officinalis*, und *Loligo vulgaris*. *Rev. Suisse Zool.*, 66, 330-343.