

CARACTÈRES BIOMÉTRIQUES DISTINCTIFS DE L'EMBRYON ET DE SES ANNEXES CHEZ LA ROUSSETTE (*SCYLIORHINUS CANICULA*) DE LA MANCHE, COMPARÉE A CELLE DE LA MÉDITERRANÉE, ET DÉTERMINATION PRÉCISE DU STADE D'ÉCLOSION

Jean Mellinger, Francine Wrisez

Marie-Josèphe Alluchon-Gérard

Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université de Reims,
51100 Reims (France).

Résumé

Comparés aux embryons de roussette (*Scyliorhinus canicula*) d'origine méditerranéenne, et à taille égale, ceux d'origine bretonne s'en distinguent par leur poids corporel supérieur, lorsqu'on étudie les stades avancés du développement. Ils disposent d'une quantité de vitellus plus élevée dans l'ovocyte, les vésicules vitellines externe (VVE) et interne (VVI). Les tailles elles-mêmes diffèrent d'environ 1,5 cm à l'éclosion. Le délai considérable entre la fin de la résorption de la VVE et l'éclosion (1/5 de la durée totale du développement) correspond à une période de croissance pondérale soutenue; ce stade final du développement est décrit pour la première fois. L'éclosion concorde avec une éruption soudaine des écailles ordinaires et des dents, ce qui fait penser à un déterminisme physiologique commun.

INTRODUCTION

D'après Leloup et Olivereau (1951), la petite roussette, *Scyliorhinus canicula** (L.), atteint une taille plus grande dans la Manche (70 cm) que dans la Méditerranée (55 cm), elle y pond de plus grandes coques, son ovaire produit des ovocytes plus gros (2,2 cm, contre 1,7 cm), mais aucune différence de taille à l'éclosion n'a été remarquée entre les deux populations : la longueur totale des nouveau-nés serait de 9 à 10 cm, à Roscoff comme à Banyuls, ce qui semble également vérifié à Plymouth (Ford, 1921). Cependant, Mme Collenot (1966, 1969), qui a étudié de nombreux nouveau-nés obtenus à partir d'oeufs en provenance de Roscoff et incubés dans un aquarium à circuit fermé, indique une taille supérieure : 9,5 à 11,5 cm.

* Syn. *Scyllium canicula* Cuv.

Comme l'ouverture de la coque de l'œuf (prééclosion) se produit longtemps avant l'éclosion chez tous les Chondrichthyens ovipares où elle a été observée, on peut se demander si le moment de cette éclosion correspond à un stade précis de la fin du développement embryonnaire, ou bien si des stimuli externes peuvent l'avancer ou la retarder. Foulley et Mellinger (1980) admettaient implicitement que l'éclosion intervenait dès la fin de la résorption de la vésicule vitelline externe (VVE). Mais il n'est pas exclu qu'un embryon sans WE puisse encore séjourner dans sa coque pour quelque temps, et il nous a paru intéressant de vérifier ce point.

Après avoir repris la description d'un certain nombre de stades du développement sur des œufs de roussette d'origine méditerranéenne (Mellinger *et al.*, 1984), faute de matériel nous avons dû continuer sur des œufs expédiés de Roscoff (Manche occidentale), ou pondus par des femelles provenant de cette région et élevées à Reims. Les premières observations, rapportées ici, révèlent d'importantes différences biométriques entre les embryons ou les nouveau-nés des deux mers. De plus, l'éruption des écailles placoides et des dents permet de caractériser nettement le stade correspondant à l'éclosion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des œufs pondus par des roussettes originaires de Banyuls-sur-Mer (Laboratoire Arago) ou de Roscoff (Station biologique) ont été incubés à Reims dans un aquarium en circuit fermé, à 14 °C (« œufs de Banyuls ») ou à 16 °C (« œufs de Roscoff »), nouvelle température adoptée pour notre élevage climatisé. Ces températures fixes permettent d'obtenir une durée de développement reproductible. Elles ne visent pas à imiter les conditions naturelles, d'ailleurs très changeantes selon la saison et la profondeur, mais semblent correspondre à un optimum. L'eau de mer, artificielle (sels « Wimex », de H. Wiegandt, 415 Krefeld 1, R.F.A.) avait une densité (1,025) et un pH (teinte orangé du rouge neutre) identiques dans les deux cas. Elle circule dans chacun des bacs de 1 300 litres (R. Coutant, La Rochelle), munis d'un compartiment filtrant garni de laine de verre et bien aérés.

Jusqu'à la prééclosion (à 35 mm de longueur, environ, pour l'embryon), on peut incuber chaque œuf dans un bocal d'un litre rempli d'eau de mer, sans aération spéciale, en changeant simplement l'eau une fois par semaine. Par la suite, compte tenu de la vitesse à laquelle les nitrites s'accumulent, il vaut mieux suspendre les coques directement dans l'un des bacs, bien aéré. Pour cela, on tend des fils de nylon dans l'eau, noués à intervalles réguliers autour des filaments situés du côté de l'extrémité d'éclosion des coques. L'eau de mer conserve toute sa pureté durant des mois, sinon des années ; il suffit d'effectuer des remplacements partiels, par précaution. Lorsque la prééclosion a eu lieu, il faut seulement veiller à éliminer soigneusement l'air qui a pu pénétrer dans la coque lors de l'émergence d'un œuf pour examen.

Trente à trente-cinq œufs de chaque origine ont été utilisés pour cette étude, à des stades aussi variés que possible. L'embryon, ou le nouveau-né, est immobilisé dans un bain de MS 222 (Sandoz) (Maren,

1969; Adamson et Guarino, 1972), on mesure sa longueur totale (en décubitus ventral), on détermine son poids frais (à environ 2 mg près, après un essorage soigné), puis on pèse séparément la WE et, lorsqu'elle existe, la VVI (vésicule vitelline interne).

La VVI étant très fragile, il faut l'extraire de la manière suivante pour pouvoir la peser intacte : la jeune roussette étant tenue par la queue, le ventre à l'air, sur les doigts d'une main, inciser l'abdomen en coupant transversalement la base de la nageoire pelvienne gauche, poursuivre le long du flanc gauche jusqu'à l'avant, laisser pendre l'animal tête en bas pour que la VVI glisse hors de l'abdomen, sectionner la pédicule de la VVI près du duodénum et faire tomber l'organe dans un récipient prépesé.

RÉSULTATS

Les données biométriques sont représentées sur un premier graphique de dispersion (Fig. 1) en fonction du poids corporel (P , en g : poids du corps sans VVI). Pour chaque relation (L , WE ou VVI en

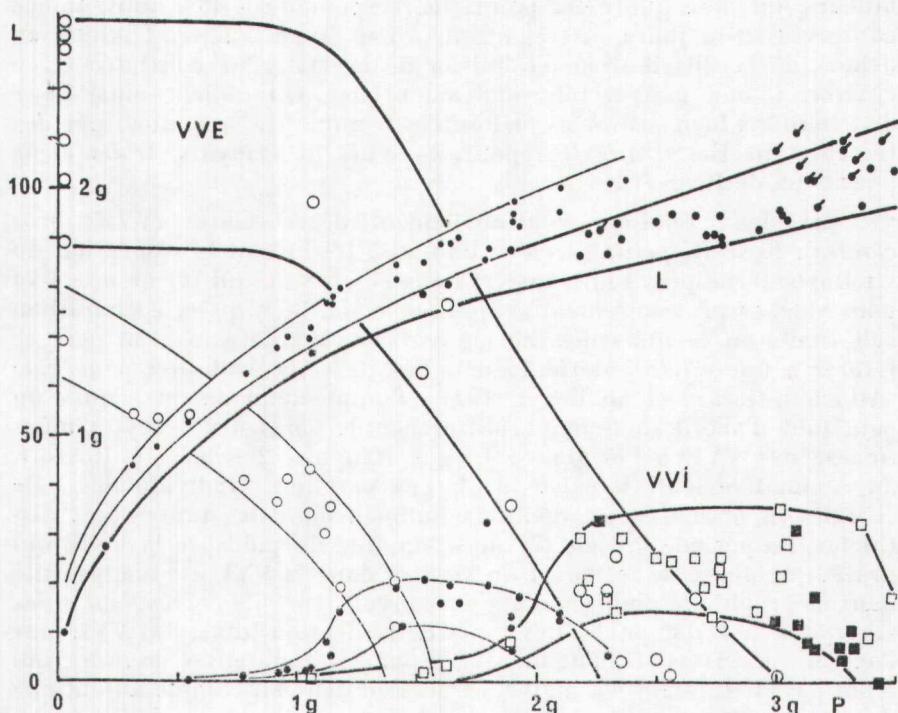


FIG. 1

Longueur totale du corps (L , en mm ; graduation à gauche de l'axe des ordonnées), poids de la vésicule vitelline externe (VVE) et interne (VVI) (en g; graduation à droit de l'axe des ordonnées), en fonction du poids corporel (P , en g, abscisses) de chaque embryon. On a tracé les marges des distributions. Symboles et interprétations : voir les explications dans le texte.

fonction de P), on obtient deux distributions distinctes suivant l'origine des œufs (Banyuls : *petits symboles*; Roscoff : *symboles plus grands*).

Les deux relations ascendantes distinctes (L) indiquent que les embryons de Roscoff sont nettement plus lourds que ceux de Banyuls, à taille égale. L'éclosion n'a pas été observée pour ces derniers, élevés hors de leur coque pour la plupart, après leur prééclosion, mais on sait (Foulley et Mellinger, 1980) que les nouveau-nés mesurent 8 à 9 cm (ils pourraient même atteindre 9,5 cm), ce qui correspond à un poids (P) d'environ 2 g. Pour les œufs de Roscoff, on a indiqué sur le graphique la présence de nouveau-nés ou de jeunes élevés durant au maximum 15 jours après leur éclosion spontanée (*symbole : gros point, surmonté d'un trait oblique*). Cinq d'entre eux ont été sacrifiés 1 ou 2 jours après l'éclosion, et permettent de connaître les tailles (10,2 à 10,8 cm) et les poids (3,09 à 3,32 g) correspondant à celle-ci. Après quelques jours d'élevage, sans prise de nourriture (7 autres cas), L variait de 10,4 à 11,1 cm.

Bien que les échantillons restent petits, les différences de taille et surtout de poids des nouveau-nés issus des deux sortes d'œufs sont évidentes : 3 g contre 2 g, plus de 10 cm de longueur (l'intervalle indiqué par Mme Collenot étant plus large qu'ici) contre 8,5 cm en moyenne à Banyuls.

Une éclosion précoce a eu lieu ($L = 9,2$ cm; $P = 2,26$ g). Par ailleurs, on note que deux points, correspondant à des nouveau-nés conservés 10-15 jours, et très affaiblis par l'inanition, sont laissés en dehors de la distribution, en raison de la maigreur constatée ($L =$ environ 11 cm, mais P anormalement bas). On obtient ainsi deux distributions bien distinctes, délimitées (comme les suivantes) par des tracés subjectifs (*traits fins* pour les œufs de Banyuls, *traits épais* pour ceux de Roscoff).

Les deux relations continuellement décroissantes (VVE; *grosses cercles* : Roscoff, *petits cercles* : Banyuls) traduisent la résorption du vitellus externe puis son transfert dans l'embryon, qui forme une VVI pour stocker provisoirement ce qu'il en reste. Bien qu'ici l'échantillon soit limité en ce qui concerne les œufs de Méditerranée, on peut se référer à une étude antérieure détaillée de cette évolution pondérale (Alluchon-Gérard et Mellinger, 1971). Compte tenu de cet acquis, on peut tout d'abord souligner la différence de poids des ovocytes mûrs (masse des VVE à l'origine) : 1,5 g à Banyuls, 2 à 2,5 g à Roscoff, approximativement (il existe de larges variations individuelles). De ce fait, on obtient deux relations bidimensionnelles tout à fait distinctes. La période initiale de quasi stabilité du poids de la VVE, qui précède la phase de transfert du vitellus dans la VVI, est inapparente dans ce graphique pour les œufs de Banyuls, car elle correspond à des embryons de faible poids. Les zones de résorption totale des VVE (sur l'axe des abscisses) étaient marquées par de nombreuses données, qui n'ont pas été figurées ici, mais les tracés en tiennent compte autant que des données représentées par les symboles.

Les VVI se développent d'abord très lentement, puis se gonflent (phase de transfert du vitellus), mais leur poids atteint bientôt les valeurs maximales et enfin décroît. Les stades ultimes font défaut dans le cas des œufs de roussettes méditerranéennes, et nous avons laissé en

dehors de la distribution un point (VVI = 0,65 g) correspondant à une valeur exceptionnelle, obtenue pour un œuf dont la prééclosion avait été tardive (à 132 jours, au lieu de 93-112 jours) et la croissance embryonnaire plus lente. En moyenne, la VVI de ces embryons (*points*) est moins lourde que celle des embryons de Roscoff (*carrés, vides ou pleins*), et cette différence provient évidemment du fait que la quantité de vitellus (ovocyte mûr et VVE) n'est pas la même dans les deux populations, et aussi du fait que les embryons de Roscoff sont plus gros. En effet, la VVI à son développement maximal remplit toute la cavité abdominale, et l'embryon à ce stade est assez gêné dans ses mouvements. Il est apparemment incapable de se retourner dans sa coque (la tête et le tronc se sont auparavant orientés vers l'extrémité d'éclosion, plus large, que l'œuf soit suspendu avec celle-ci dirigée vers le haut, comme d'habitude, ou vers le bas; une exception à cette règle s'est soldée par la mort de l'embryon). Il y a aussi du vitellus dans l'intestin, non dilatable.

Les nouveau-nés et jeunes roussettes (non nourries) sont portés dans le graphique avec des symboles différents (œufs de Roscoff seulement : *carrés noirs*). Leurs VVI sont pour la plupart en voie de résorption, l'une a disparu. Cependant, les variations individuelles sont telles que les nouveau-nés ne se distinguent pas des embryons, d'après ce critère. Deux des nouveau-nés ont une grosse VVI, en particulier celui dont l'éclosion était précoce. On peut penser que la VVI persiste encore chez des jeunes roussettes ou des embryons tardifs, jusqu'à un poids corporel supérieur à 3,5 g.

La résorption complète de la VVE précède de loin l'éclosion, comme le montrent l'observation continue de quelques œufs et le graphique (Fig. 2) représentant les données biométriques en fonction de l'âge des embryons et nouveau-nés (jours après l'oviposition, femelles provenant de la Manche), issus d'une quinzaine d'œufs pondus à Reims. La résorption est achevée entre le 130^e et le 160^e jours, alors que les éclosions interviennent normalement du 170^e au 182^e jour (dans cet échantillon restreint). L'embryon achève sa croissance en utilisant uniquement sa réserve vitelline interne, avant d'éclore, et cette phase finale du développement embryonnaire dure un mois, en moyenne, ce qui est considérable (1/5 de la durée totale).

A ce stade, la morphologie externe est très semblable à celle du nouveau-né : pigmentation cutanée du type définitif, rostre allongé, yeux dorés avec des marbrures et des pupilles étroites, nageoires achevées (repli formateur des nageoires impaires disparu), filaments branchiaux externes complètement régressés et ventilation pharyngienne, ventre argenté (et face dorsale également : niveau des yeux, du pharynx).

La fixation au Bouin-Hollande que nous avons utilisée étant très favorable à l'observation des écailles et des dents (coloration verte, redressement des écailles dès leur éruption), nous les avons examinées chez l'ensemble des embryons et des nouveau-nés ou jeunes roussettes. On voit d'abord apparaître les *écailles embryonnaires*, écailles placoïdes au développement précoce et disposées en rangées bien définies chez tous les embryons de Scyliorhinidae jusqu'ici examinés à un stade suffisamment avancé («primary scales» de Ford, 1921; «écailles

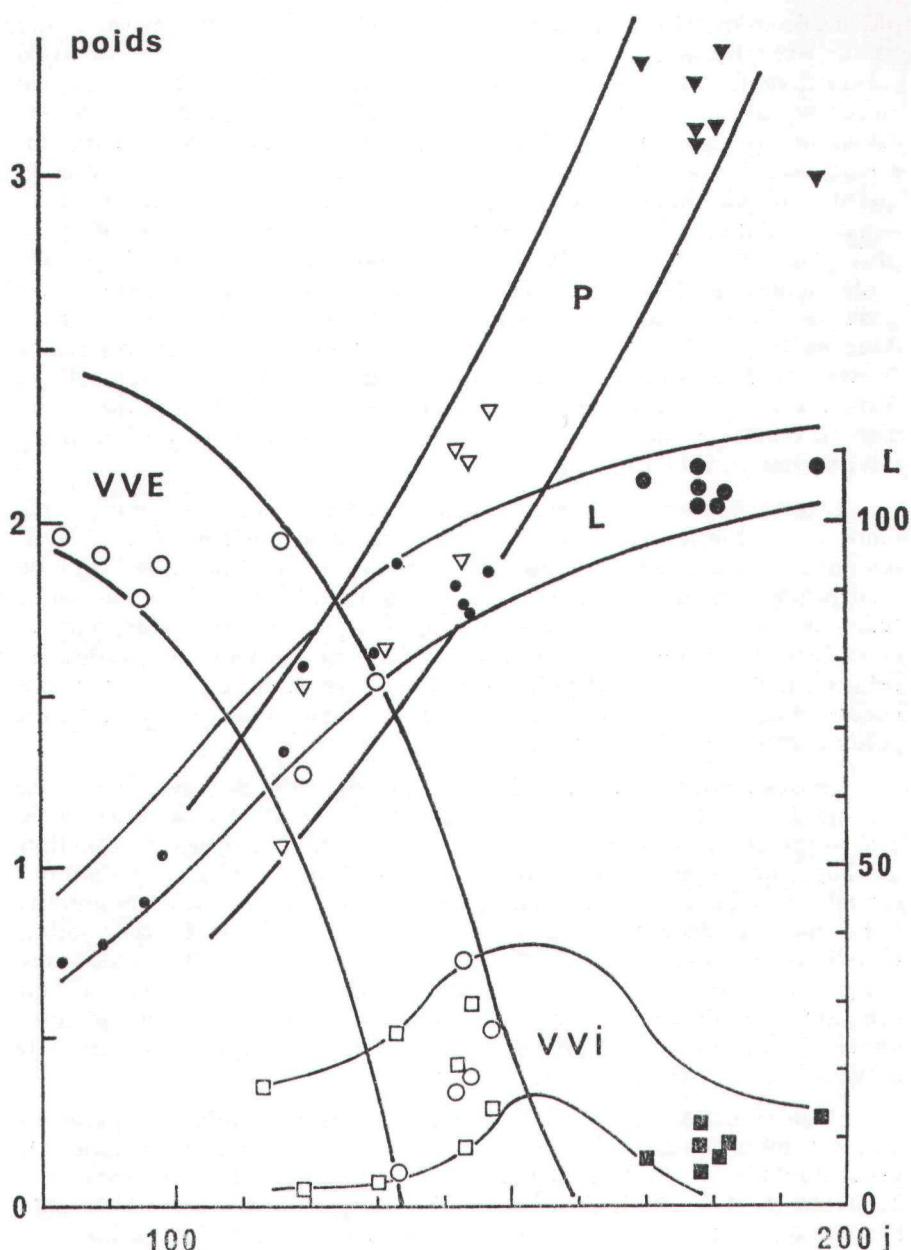


FIG. 2

Longueur totale du corps (L, en mm ; échelle des ordonnées à droite), poids du corps (P), de la vésicule vitelline externe (VVE) et interne (VVI) (en g ; échelle de gauche), en fonction de l'âge de l'embryon (jours après l'oviposition, en abscisses). Ce graphique ne concerne que les embryons issus d'œufs pondus en aquarium par des roussettes en provenance de Roscoff. Incubation à 16 °C.

Symboles : cercles, VVE; carrés, VVI; points, L; triangles, P; les triangles noirs, gros points et carrés noirs (à droite) correspondent à des nouveau-nés et jeunes roussettes de moins de 15 jours. Relations statistiques suggérées par le tracé des marges de distribution. Une valeur de P (jeune roussette amaigrie par le jeûne) a été laissée de côté. Interprétations dans le texte.

« primitives » de Budker, 1938, 1944; « juvenile denticles » de Grover, 1974; voir aussi Regan, 1908, Scott, 1963, Nakaya, 1975). Elles existent aussi chez les Holocéphales (Duméril, 1865; Günther, 1870) et peut-être d'autres Chondrichthyens ovipares. On leur a attribué un rôle exclusif dans l'éclosion (Grover, 1974), mais d'autres écailles placoïdes, moins isolées et moins précoce, pourraient faciliter l'éclosion (Reif, 1974 : Heterodontidae).

La roussette possède quatre rangées d'écailles *embryonnaires caudales*, qui apparaissent au bout de la queue entre la prééclosion et le stade 45 mm, et deux rangées d'écailles *embryonnaires dorso-latérales*, dont l'éruption, bien plus tardive (après le stade 70 mm à Banyuls, 80 mm à Roscoff), n'a pas encore été suivie avec précision. Par contre, les écailles *ordinaires*, en germe dès le stade 50 mm, ne percent qu'au moment de l'éclosion, et cette éruption accompagne fort curieusement celle des *dents* des mâchoires, dans tous les cas! Dans notre échantillon (Roscoff seulement), tous les nouveau-nés (5 cas) et les jeunes (8 cas) présentaient une écaillure complète; un seul embryon ($L = 10,4$ cm), âgé, l'avait également. Tous les autres embryons (20 cas, $L = 9,5$ - $10,4$ cm) examinés au cours de leur stade ultime n'avaient aucune écaille ordinaire percée mais seulement des écailles embryonnaires. Ces dernières restent d'ailleurs encore repérables après l'éclosion.

Il est remarquable que le nouveau-né éclos dès 9,2 cm ait été déjà écailé complètement, ce qui montre bien que l'éruption des écailles ordinaires (et des dents) est véritablement liée à l'éclosion et non pas au stade de la croissance somatique.

Quelques embryons montraient des germes d'écailles ordinaires saillants : simples bosses (4 cas) ou pointes saillantes, protégées par un gland d'épiderme (1 cas). Ces aspects représentent sans doute les prémisses de l'éruption.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Jusqu'ici, nous avions rarement laissé incuber des œufs de roussette entiers, jusqu'à leur éclosion, et les derniers stades du développement n'avaient pas été étudiés complètement du point de vue morphologique. Comme l'embryon supporte parfaitement d'être élevé hors de sa coque, posé sur le fond d'un bocal, à partir de la prééclosion, cette méthode avait été mise à profit pour l'observer et le mesurer (Foulley et Mellinger, 1980). Cela évite aussi l'entrée d'air dans la coque, donc des pertes de temps, lors des fréquents changements d'eau.

Cependant, l'élevage en bocal provoque assez souvent des anomalies (œdème du rostre), jetant un doute sur la valeur des observations réalisées sur les stades avancés. Nous avons levé ce doute en incubant les œufs suspendus dans un grand bassin, dans une eau bien aérée et filtrée en permanence, sans traces de nitrites. Pour les observations en continu sur le vivant, on extrait l'embryon et on le

place dans un grand cristallisoir, au moment voulu. L'état des embryons est excellent jusqu'à l'éclosion, ce qui permet de proposer une description plus fiable de la fin du développement.

Du point de vue de la succession des stades morphologiques basée sur la régression des filaments branchiaux externes, du repli cutané formateur des nageoires impaires, comme sur l'apparition de la pigmentation et des écailles embryonnaires, les embryons de Roscoff n'ont pas jusqu'à présent montré de différences nettes avec ceux de Banyuls, déjà décrits (Mellinger *et al.*, 1984). Nous avions d'ailleurs souligné le fait que ces transformations externes bien visibles sont progressives et ne permettent pas actuellement de décrire une échelle de stades distincts.

Après la résorption de la VVE, il existe bien une « phase d'attente » de l'embryon dans sa coque avant l'éclosion, et elle dure environ un mois à 16 °C. On peut penser qu'il s'agit d'une « attente » en ne prenant en considération que la taille ou l'apparence morphologique, à peu près stationnaires, mais cette phase semble très importante pour le parachèvement de la croissance pondérale de l'embryon (Fig. 2; noter cependant que la forme du tracé de la relation $P = f(t)$ est sans doute trop simple et n'a qu'une valeur provisoire). La durée de cette période varie, comme la taille du nouveau-né. On ne trouve pas sur ce graphique le cas d'éclosion « précoce » signalé dans la figure 1, car l'âge de cet œuf n'était pas connu et la précocité n'est que supposée d'après la faible taille du nouveau-né.

Durant cette phase ultime, on relève aussi la variabilité énorme du poids (donc du remplissage) de la VVI. Contrastant avec ces grandes variations, l'éruption des écailles ordinaires et des dents suggère l'existence d'un déterminisme physiologique précis de l'éclosion, vu la simultanéité surprenante de ces trois événements. Comme on l'a démontré expérimentalement, l'éclosion de certains Téléostéens peut être accélérée, en particulier par l'action d'hormones (la désoxcorticostérone, Cloud, 1981, et la prolactine, Schoots *et al.*, 1982). Il pourrait donc s'agir d'un déterminisme *interne*, bien que le déclenchement de l'éclosion puisse être assuré aussi par des facteurs externes chez divers animaux (Sullivan, 1983). Chez le poulet, le blocage du fonctionnement thyroïdien se traduit par un retard à l'éclosion, en relation avec une plus lente résorption du sac vitellin (Grossowicz, 1946; Wishart *et al.*, 1977).

Nous n'avons jamais pu observer le comportement normal d'éclosion chez la roussette. Il arrive qu'un embryon à terme s'échappe de la coque grâce à un simple mouvement de détente (poussée sur la queue et écartement des lèvres, déjà descellées, de l'extrémité d'éclosion de la coque), lorsqu'on pince l'autre bout de la coque. Cela montre que l'embryon peut s'échapper de la coque plus facilement qu'on ne le pense, et sans faire usage de ses écailles embryonnaires dorso-latérales comme d'une crémaillère, ainsi que Grover (1974) l'a décrit chez *Cephaloscyllium ventriosum* en replaçant des nouveau-nés dans leur coque. Mais il conviendrait de réaliser des expériences semblables sur les nouveau-nés de roussette, avant de se prononcer sur le rôle des écailles au moment de l'éclosion. Notons que les écailles ordinaires pourraient intervenir aussi bien, si leur éruption *précède* la naissance.

La signification de la dernière phase du développement paraît donc liée à la réalisation d'un poids corporel aussi élevé que possible à la naissance, grâce à l'utilisation du vitellus mis en réserve dans la VVI, et dont l'embryon consomme une proportion *variable*, notons-le. Le moment précis de la naissance semble d'autre part déterminé par une maturation physiologique permettant l'apparition simultanée des dents, des écailles ordinaires et du comportement d'éclosion. Le nouveau-né se trouve par là-même doté de l'ensemble des caractères morphologiques externes de l'espèce, et il doit chasser dès les premiers jours pour survivre.

Mme Collenot (1966) a déjà souligné la concordance qui existe entre le développement précoce de la VVI, dès le moment de la pré-éclosion, et le début de la différenciation progressive de la muqueuse intestinale, qui permet à l'embryon de digérer son vitellus, d'abord sous une forme prédigérée qu'elle suppose provenir de la WE, puis (à partir du stade 55-60 mm) sous forme de plaquettes vitellines directement transférées de la VVE dans l'intestin, tandis que le reste du vitellus gagne la VVI pour y être stocké. La digestion intraembryonnaire du vitellus est donc précoce chez la roussette, comparée au poulet dont le système digestif se différencie peu de temps avant l'éclosion.

Le rôle de la VVI n'est pas limité comme chez les Oiseaux nidi-fuges à celui d'une simple réserve nutritive à l'usage du nouveau-né, mais s'étend à toute la seconde moitié du développement embryonnaire. C'est la seule réserve vitelline qui subsiste encore au cours du stade final que nous venons de caractériser, en dehors du contenu intestinal lui-même, non négligeable.

En ce qui concerne l'origine des différences biométriques constatées entre les embryons et les nouveau-nés provenant d'œufs de roussettes, soit méditerranéennes, soit bretonnes, on peut commencer par exclure toute influence des conditions expérimentales de notre élevage, où nous avons entretenu dans des conditions pratiquement identiques des œufs provenant de chacune des stations marines et de quelques femelles pondant sur place à Reims, de décembre à juin ou septembre. Ces dernières sont renouvelées chaque année, étant incapables de reconstituer leur stock d'ovocytes mûrs dans ces conditions artificielles, en dépit d'une alimentation abondante, et quel que soit le type d'éclairement adopté (obscurité ou pénombre permanentes, ou éclairage dans la journée). La ponte régulière de paires d'œufs par chaque femelle adulte, à raison de 20, 30 et jusqu'à 44 œufs pour la période considérée (Mellinger, 1983) semble donc correspondre à l'épuisement du stock ovarien d'ovocytes majeurs mis en place avant la capture.

L'existence de variations individuelles dans la taille des ovocytes mûrs mais surtout dans la taille des coques, leur forme et leur pigmentation, est un fait bien connu dans cette espèce (Mellinger, 1983). Ces variations, liées aux particularités physiologiques et peut-être aussi à la taille de chaque femelle, se produisent aussi bien en mer que dans notre élevage, comme nous avons pu le vérifier chaque année, quelle que soit l'origine des œufs et des femelles. Elles n'ont apparemment aucun effet sur la taille de l'embryon, du nouveau-né, ou sur le moment de la prééclosion.

Aucune différence de forme, de structure ou de pigmentation n'a jamais été notée entre les coques des œufs de la Méditerranée et de la Manche. Ceci doit nous convaincre qu'il s'agit bien de la même espèce. Mais il y a une nette différence dans la taille des coques, et celle-ci persiste dans notre élevage. En effet, les œufs pondus à Reims ont des dimensions qui se situent dans la gamme présentée par les œufs reçus des stations marines, comme nous avons encore pu le vérifier cette année (mars 1984) pour Roscoff.

Dimensions (en mm) de la coque de l'œuf et taille du nouveau-né de la roussette *Scyliorhinus canicula* dans différentes populations.

Localité	Longueur de la coque	Largeur de la coque	Taille du nouveau-né	Auteurs
Plymouth (Manche)	53 -64	21-29	90-100	Ford (1921)
Roscoff (Manche)	53 -64	21-26	90-100	Leloup et Olivereau (1951)
Roscoff (Manche)	51 -65	— 19-24	95-115 102-108*	Collenot (1966) Mellinger, Wrizez et Alluchon-Gérard (1984)
Banyuls (Méditerranée)	41 -52	15-19	80- 90	Leloup et Olivereau (1951)
Banyuls (Méditerranée)	43,5-55,5	16-19	81- 88** (n = 6)	Foulley et Mellinger (1980)
Tunisie, côtes nord (Méditerranée)	38 -48	14-19	84- 88 (n = 5)	Capapé (1977)

* Plus une éclosion, jugée précoce, à 92 mm.

** 80-95 d'après les cas de résorption complète de la WE.

Le tableau ci-dessus résume nos connaissances sur la taille des coques et des nouveau-nés des deux mers. S'agit-il d'une variation progressive ou de différences tranchées entre des populations distinctes, voire des sous-espèces ? Pour l'ensemble des caractères biométriques, et en particulier la taille de première maturité sexuelle, Capapé (1977) n'a pu relever aucune différence significative entre les roussettes tunisiennes et celles de Banyuls, donc aucune variation nord-sud. Mais s'il existe un cline, sa direction en Méditerranée pourrait être d'ouest en est, car les roussettes de la côte dalmate seraient mûres à une taille encore plus faible (Zupanovic, 1961).

La taille plus faible des adultes en Méditerranée a pour conséquences, non seulement la production d'œufs plus petits (Leloup et Olivereau, 1951), mais aussi l'éclosion de nouveau-nés plus petits, en relation avec la moindre quantité de vitellus disponible. La relation poids-longueur des embryons diffère dans les deux mers. Il semble que cela puisse aboutir à un décalage des stades morphologiques le long de la relation, car la prééclosion correspond à une taille un peu supérieure à Roscoff : en mesurant la longueur totale de l'embryon sous MS 222, parfaitement droit, à l'aide d'un compas, nous avons obtenu 39,5-41 mm (sur 6 embryons), le stade morphologique étant exactement le même que pour les embryons prééclos de Banyuls. La différence est nette, puisque dans les mêmes conditions et en utilisant

la même technique ces derniers mesuraient habituellement 33-36 mm (31-38 mm d'après Foulley et Mellinger, 1980). Il est donc probable qu'on observera un décalage des stades entre les deux populations lorsqu'on disposera de critères morphologiques plus précis que ceux utilisés jusqu'à présent pour définir l'échelle des stades, avant et après la préclosion.

On observe que la maturité sexuelle est acquise à une taille nettement plus faible chez les roussettes méditerranéennes que chez leurs parentes plus nordiques. Admettant implicitement que la taille des immatures dans les deux populations, et les deux sexes, soit un bon indicateur de l'âge (toujours inconnu, dans les populations naturelles), les divers auteurs (Leloup et Olivereau, 1951; Capapé, 1977, 1978) parlent alors d'une maturité plus « précoce », et ils formulent ensuite l'hypothèse d'un ralentissement de la croissance générale. Il est vrai que les tailles maximales sont bien inférieures en Méditerranée, mais personne n'a clairement démontré l'existence d'un tel ralentissement, puisqu'on ignore presque tout de la croissance absolue et de la longévité de cette espèce. Seule Mme Collenot (1969) a réalisé l'élevage du mâle (à Roscoff) depuis l'œuf jusqu'au moment de la maturité Sexuelle, atteinte à 6 ou 7 ans, ce qui n'est guère encourageant pour la reprise éventuelle d'un élevage comparatif de roussettes d'origines Variées. Pour ce qui concerne les croisements expérimentaux, on risque de se heurter aussi à l'absence (ou à la rareté) des accouplements en captivité, ainsi qu'à l'existence d'un stockage prolongé du sperme dans les glandes nidamentaires (1-2 ans).

Le problème de la précocité de la maturité sexuelle et du ralentissement de la croissance qu'elle est supposée induire pourra être résolu si l'on découvre des marques annuelles de croissance, comme il en existe chez d'autres Sélaciens. Si les différences biométriques constatées entre les adultes relèvent de la Génétique, c'est par les méthodes d'étude du polymorphisme des protéines et peut-être aussi par une étude cytogénétique (chromosomes plumeux) qu'on pourra s'en rendre compte. Quant aux différences biométriques entre les embryons, la réalisation de transplantations croisées de blastoderme constituerait une approche idéale, mais la survie à long terme d'œufs dont la coque a été percée n'est pas encore possible.

Remerciements

Nous remercions vivement les directeurs et le personnel des Stations marines de Roscoff et Banyuls-sur-mer (Université de Paris VI) pour nous avoir procuré les roussettes et les œufs utilisés. Nos remerciements s'adressent en particulier à MM. Centelles (Banyuls) et Michel Maron (Roscoff). Ce travail a également bénéficié de l'assistance technique de Mmes Subtil-François et Y. Virot (Reims).

Summary

Biometric differences between dogfish (*Scyliorhinus canicula*) embryos from the Channel and Mediterranean, and their yolk sacs, with a new description of the hatching stage.
Compared to dogfish embryos of Mediterranean origin, at an equal size, those obtained from the Channel (near Roscoff) showed much heavier bodies during the latest stages of development, and they had at their disposal higher amounts of

yolk in the oocyte, and in their external (EYS) and internal yolk sacs (IYS). At hatching, sizes themselves differed by about 1.5 cm. The remarkable delay from the end of EYS resorption to hatching (1/5th of whole developmental period) corresponded to a steady increase of body weight; it represents a newly described, ultimate stage in this development. Hatching was accompanied by a sudden eruption of ordinary scales and teeth, which seems to denote a common physiological control.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ADAMSON, R.H. and GUARINO, A.M., 1972. — The effect of foreign compounds on elasmobranchs and the effect of elasmobranchs on foreign compounds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 42A, pp. 171-182.
- ALLUCHON GÉRARD, M.J. et MELLINGER, J., 1971. — Mise en évidence de plusieurs phases distinctes dans la croissance embryonnaire de la roussette (*Scyliorhinus canicula* Cuv.). *Ann. Embryol. Morphog.*, 4, pp. 19-35.
- BUDEER, P., 1938. — Les cryptes sensorielles et les denticules cutanés des Plagiosomes. *Ann. Inst. Océanogr.*, Monaco, 18, pp. 207-288.
- BUDKER, P., 1944. — Sur les écailles primitives des Sélaïens et les « carènes » longitudinales des Orectolobidae (Note préliminaire). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 69, pp. 80-87.
- CAPAPÉ, C., 1977. — Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. I. *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758). Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie*, 1, pp. 83-101.
- CAPAPÉ, C., 1978. — Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. VI. *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758) : Etude complémentaire de la fécondité. Relations poids-taille du corps, taille-poids du foie, taille-poids des gonades, poids du corps-poids du foie, poids du corps-poids des gonades, poids du foie-poids des gonades. Coefficients de condition. Rapports hépatogonosomatique. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie*, 2, pp. 109-140.
- CLOUD, J.G., 1981. — Deoxycorticosterone-induced precocious hatching of teleost embryo. *J. exp. Zool.*, 216, pp. 197-199.
- COLLENOT, G., 1966. — Observations relatives au développement au laboratoire d'embryons et d'individus juvéniles de *Scyliorhinus canicula* (L.). *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 319-330.
- COLLENOT, G., 1969. — Apparition et évolution de l'activité endocrine du testicule de *Scyliorhinus canicula* (L.) (Elasmobranche). *Ann. Embryol. Morphog.*, 2, pp. 461-477.
- DUMÉRIL, A., 1865. — *Histoire naturelle des Poissons ou Ichthyologie générale* (tome I, 1^{re} partie, p. 694, tabl. 14, fig. 4). Paris.
- FORD, E., 1921. — A contribution to our knowledge of the life-histories of the dogfishes landed at Plymouth. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 12, pp. 468-505.
- FOULLEY, MM et MELLINGER, J., 1980. — Etude chronologique, structurale et biométrique de l'oeuf et de son développement chez la petite roussette (*Scyliorhinus canicula*) élevée en eau de mer artificielle. *Reprod. Nutr. Développ.*, 20, pp. 1835-1848.
- GROSSOWICZ, N., 1946. — Influence of thiourea on development of the chick embryo. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 63, pp. 151-152.
- GROVER, C.A., 1974. — Juvenile denticles of the swell shark *Cephaloscyllium ventriosum* : function in hatching. *Can. J. Zool.*, 52, pp. 359-363.
- GÜNTHER, A., 1870. — *Catalogue of the fishes of the British Museum* (vol. 8, 549 p.). London.
- LELOUP, J. et OLIVÉREAU, M., 1951. — Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyliorhinus canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie et Milieu*, 2, pp. 182-209.
- MAREN, T.H., 1969. — Further observations on the pharmacology of esters of m-aminobenzoate in dogfish : local vs. general anesthesia. *Bull. Mt. Desert Isl. Biol. Lab.*, 9, pp. 32-33.
- MELLINGER, J., 1983. — Egg-case diversity among dogfish, *Scyliorhinus canicula* (L.) : a study of egg laying rate and nidamental gland secretory activity. *J. Fish Biol.*, 2, pp. 85-90.

- MELLINGER, J., WRISÉZ, P. et ALLUCHON-GÉRARD, MJ., 1984. — Recherches en vue de l'établissement d'une table du développement de la roussette, *Scyliorhinus canicula* (L.), Poisson Sélacien. *Bull. Soc. Zool.*, FT, 109, pp. 3-33.
- NAKATA, K., 1975. — Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Japanese catsharks, Scyliorhinidae. *Mem. Fac. Fish.*, Hokkaido Univ., 23, pp. 1-94.
- REGAN, C.T., 1908. — A synopsis of the sharks of the family Scyliorhinidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1908 (ser. 8, vol. 1), pp. 453-465.
- REIF, W.E., 1974. — Morphogenese und Musterbildung des Hautzähnchen-Skelettes von *Heterodontus*. *Lethaia*, 7, pp. 25-42.
- SCOTT, E.O.G., 1963. — Observations on some Tasmanian fishes : part. XI. *Pap. Roy. Soc. Tasm.*, 97, pp. 1-31.
- SCHOOTS, AFM, DE BONT, RG, VAN EYS, GJHM and DENUCÉ, JM, 1982. — Evidence for a stimulating effect of prolactin on teleostean hatching enzyme secretion. *J. exp. Zool.*, 219, pp. 129-132.
- SULLIVAN, CH., 1983. — Precocious hatching of *Ilyanassa obsoleta* embrvos exposed to CaCl_2 or KC1 . *J. exp. Zool.*, 228, pp. 145-150.
- WISHART, GJ, LEAKEY, JE.A. and DUTTON, GJ, 1977. — Differential effects of hormones on precocious yolk sac retraction in chick embryos following administration by a new technique. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 31, pp. 373-380.
- ZUPANOVIC, S., 1961. — Cité par CAPAPÉ, 1977.