

Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes

I *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758)

Répartition géographique et bathymétrie, sexualité, reproduction, fécondité

par

Christian CAPAPÉ*

RESUME

Scyliorhinus canicula est un Sélacien atlanto-méditerranéen, type démersal de moyenne profondeur, recherchant en Tunisie, tout au moins, les fonds coralligènes.

Le long des côtes tunisiennes les mâles sont adultes dès 40 cm de longueur totale, la maturité sexuelle s'installe plus tardivement chez les femelles entre 40 et 45 cm environ.

La reproduction se réalise durant toute l'année, la vitellogenèse est permanente comme d'ailleurs la production de capsules ovifères. Celle-ci subit néanmoins de légères fluctuations saisonnières.

L'incubation en aquarium, en Tunisie, dure de 180 à 285 jours.

La fécondité varie de 96 à 115 œufs par an et il apparaît que celle-ci augmente avec la taille.

L'étude des capsules ovifères montre qu'elles mesurent en moyenne 4,3 cm de longueur sans filaments; 1,6 cm de largeur et un poids moyen de 2,8 g.

ABSTRACT

Scyliorhinus canicula is a atlanto-mediterranean demersal Selachian from middle depth, searching for coralligenous bottoms, in Tunisia at least.

Along Tunisian coasts males are adults on and after 40 cm of total length, females more tardily between 40 and 45 cm of total length approximatively.

Reproduction would take place all the year round, like vitellogenesis and production of egg-capsules. This last, nevertheless, is subjected to seasons changes.

Incubation in aquaria spread from 180 to 285 days.

Fecundity reaches from 96 to 115 eggs per year and it appears that th's last increases with size.

Eggs capsules study points out that their size is 4,3 cm of length without threads in average; 1,6 cm of large and 2,8 g in average.

(*) Institut Pasteur, Tunis, Tunisie.

Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie générale, U.S.T.L., 34060 Montpellier, France.

INTRODUCTION

La famille des Scyliorhinidae est représentée sur les côtes tunisiennes par trois espèces : *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758), *Scyliorhinus stellaris* (Linné, 1758) et *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810 (Quignard et Capapé, 1971).

S. canicula est communément capturée en toutes saisons sur tout le littoral tunisien où d'ailleurs Bourgois et Farina (1961) la considère comme le Sélacien le plus abondant. *S. stellaris* est également fréquente en Tunisie, mais les chalutiers en ramènent des quantités moins importantes que pour *S. canicula*, *G. melastomus*, par contre, est plus rarement pêché, les prises demeurent occasionnelles et se situent essentiellement sur le versant nord du cadre maritime local.

Notre étude sur la biologie des Scyliorhinidae de Tunisie, débute avec *S. canicula*. Etant donné l'abondance de l'espèce en diverses zones marines, la littérature ichthyologique fournit de nombreux renseignements sur la sexualité et la reproduction de ce Sélacien; domaines pour lesquels certains auteurs ont réalisé des études approfondies.

Nos recherches portent sur plusieurs centaines d'individus mâles et femelles, impubères et adultes en provenance du golfe de Tunis et des côtes septentrionales tunisiennes de la frontière algérienne à Bizerte.

Nos résultats sont comparés avec ceux des auteurs ayant travaillé en d'autres secteurs maritimes.

REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET BATHYMETRIQUE

Scyliorhinus canicula est commune en Atlantique oriental depuis la Scandinavie (Duncker,

1960), les mers nordiques (Muus et Dahlström, 1964), les Îles Britanniques (Wheeler, 1969) jusqu'au golfe de Guinée (Blache, Cadenat et Stauch, 1970). Ce Sélacien vit sur toutes les côtes de la Méditerranée.

S. canicula est abondamment pêchée toute l'année en Tunisie. La capture de ce Poisson paraît plus importante le long du versant septentrional, où il constitue une très forte proportion des prises. A l'intérieur du golfe de Tunis, l'espèce ne se rencontre pratiquement pas et limite son habitat au large de l'île de Zembra. Le long des côtes tunisiennes, *S. canicula* vit dans les fonds coralligènes, les herbiers et les vases littorales allant de 50 à 200 m. Wheeler (1969) cite des profondeurs supérieures, jusqu'à 300 m, pour les Îles Britanniques, et Bini (1967), précise que ce Pleurotrème se déplace jusqu'à 400 m dans les eaux italiennes.

SEXUALITE

La taille de première maturité sexuelle dépend de la latitude. En effet les résultats donnés par les auteurs travaillant sur des exemplaires d'origines diverses varient sensiblement.

Ford (1921) mentionne qu'à Plymouth la maturité sexuelle est acquise par les mâles et les femelles à la même longueur : 57 à 60 cm, bien que chez ces dernières, l'auteur constate la présence d'œufs encapsulés in-utéro à partir de 54 cm. Fauré-Frémiet (1942) note qu'à Roscoff, la puberté s'acquiert à partir de 52 cm, devient fréquente à 54 cm et s'établit définitivement à 100 % à 60 cm. A Concarneau (Collenot, 1960), ces stades sont acquis plus tardivement, à des tailles plus grandes : la puberté débute à 60 centimètres et devient définitive, à 100 %, vers 68 cm. Leloup et Olivereau (1951) ont réalisé les mêmes observations que Fauré-Frémiet à Roscoff; mais constatent qu'à Banyuls la ma-

turité sexuelle s'établit très précocement chez les deux sexes : elle se déclenche pour 37,5 cm, est fréquente à 40,5 cm et atteint 100 % à 44,5 cm. Dans les canaux de l'Adriatique, Zupanovic (1961), mentionne que pour les mâles et les femelles la maturité sexuelle débute à 34 cm; il n'est pas rare toutefois, d'après le même auteur, d'observer quelques individus avec des ovisacs dans le tractus génital. Collenot (1969) étudie l'acquisition de la maturité sexuelle chez des mâles capturés au large de Roscoff et au voisinage des îles des Glénans (Bretagne méridionale). L'auteur considère quatre phases dans la vie

sexuelle des mâles : embryonnaire, juvénile, de maturation et adulte, et conclut que l'installation de la maturité sexuelle se réalise entre 40 et 58 cm et à partir de 58 cm tous les individus sont adultes.

Nous avons suivi régulièrement durant l'année 1974 la sexualité de *S. canicula*. Nos observations sont résumées dans la figure 1 pour les mâles et les tableaux 1 et 2, pour les femelles.

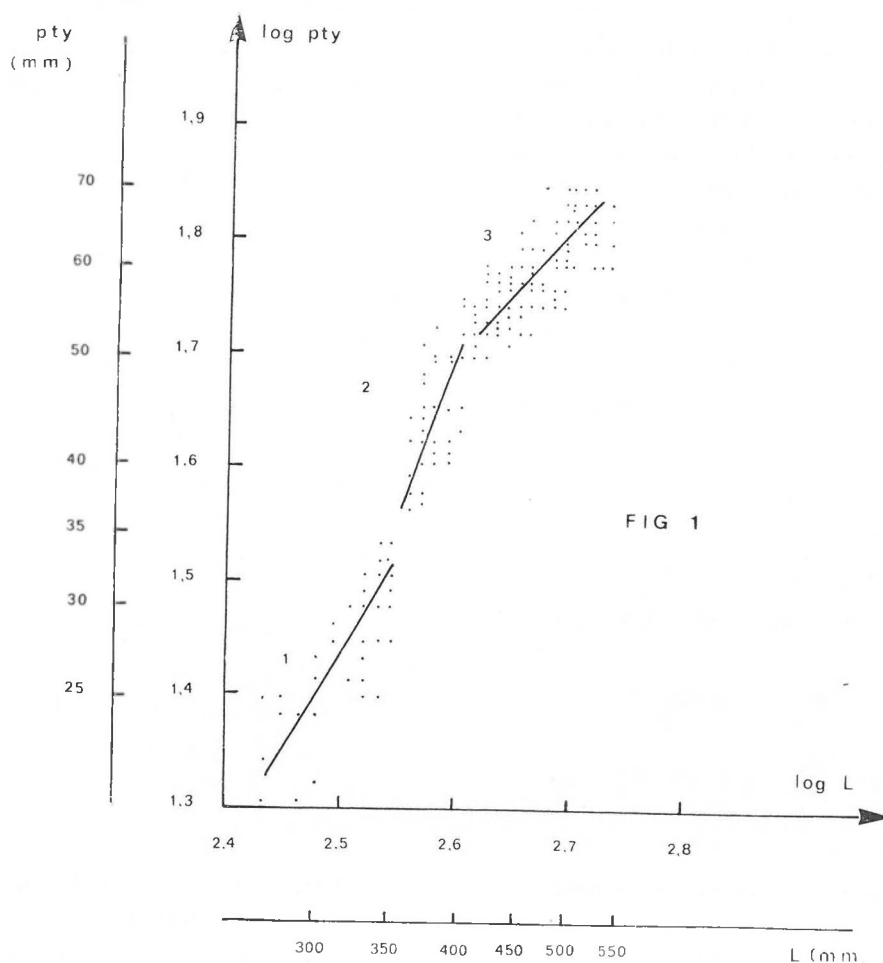


FIG. 1. — Croissance relative des ptérygopodes (pty) en fonction de la longueur totale (L) de l'animal.

A) *Cas des mâles :*

L'installation de la maturité sexuelle se traduit chez les mâles par des modifications morphologiques de l'appareil urogénital pratiquement identiques à celles que nous avons déjà décrites pour *Raja miraletus* (Capapé et Qui-gnard, 1974). Les testicules se présentent comme des masses ovalaires plus ou moins allongées. Le cycle gamétogénétique est complet. Les ptérygopodes deviennent rigides, s'accroissent, mais ne dépassent pas la nageoire pelvienne qui les entoure comme un manchon.

Pour déterminer l'acquisition de la maturité sexuelle chez les mâles, nous avons analysé la relation existant entre la longueur des ptérygopodes (pty) et la longueur totale de l'individu (L). Cette relation est de la forme $y = bx^a$, soit $pty = bL^a$, transposée en coordonnées logarithmiques elle devient $\log pty = \log b + a \log L$. Nous pouvons considérer trois droites de pente différente, correspondant chacune à une des trois phases de la vie sexuelle des individus : phase juvénile, phase de maturation, phase adulte (fig. 1). Pour chaque phase nous avons calculé :

- la droite de régression de Y en X : DR Y/X;
- l'axe majeur réduit : A.M.R.;
- la moyenne générale des X et des Y : X, Y;
- la variance des X et des Y : S^2X et S^2Y ;
- la variance liée (variance autour de Y) pour la droite de régression S^2Y_1 et pour l'axe majeur réduit S^2Y_2 ;
- la variance de la pente de la droite de régression qui est la même que celle de l'axe majeur réduit S^2Y_2 ;
- le coefficient de corrélation entre X et Y : r.

Nous précisons de plus le nombre d'individus étudiés n, (effectif).

Phase juvénile (droite 1) : comprend les individus dont la longueur est inférieure à 350 mm :

$$\text{DR Y/X : } \log pty = 2,015 \log L - 3,606;$$

$$n = 55; X = 2,501; Y = 1,434;$$

$$S^2Y = 0,00916; S^2X = 0,00149; S^2Y_1 = 0,00833;$$

$$r = 0,901;$$

$$\text{AMR} = \log pty = 2,476 \log L - 4,752 \text{ avec } S^2Y_2 = 0,00833.$$

Le taux de croissance relatif des ptérygopodes est rapide pour cette phase, car la pente de la droite (= 2,051) est élevée.

Phase de maturation (droite 2) : intéresse tous les mâles dont la longueur est comprise entre 360 et 390 mm

$$\text{DR Y/X : } \log pty = 2,277 \log L - 4,229;$$

$$n = 42; X = 2,571; Y = 1,625;$$

$$S^2Y = 0,00809; S^2X = 0,00360; S^2Y_1 = 0,00266;$$

$$r = 0,896;$$

$$\text{AMR : } \log pty = 2,667 \log L - 5,231 \text{ avec } S^2Y_2 = 0,00266.$$

Le taux de croissance relatif des ptérygopodes, déjà rapide, s'accroît au cours de cette phase et la pente de la droite (= 2,277) devient encore plus importante.

Phase adulte (droite 3) : concerne tous les spécimens dont la taille est égale ou supérieure à 400 mm

$$\text{DR Y/X : } \log pty = 1,409 \log L - 1,982;$$

$$n = 200; X = 2,657; Y = 1,763;$$

$$S^2Y = 0,00290; S^2X = 0,00140; S^2Y_1 = 0,0026;$$

$$r = 0,756;$$

$$\text{AMR} = \log pty = 1,512 \log L - 2,256 \text{ avec } S^2Y_2 = 0,0026.$$

Le taux de croissance des ptérygopodes encore relativement rapide se ralentit considérablement.

B) *Cas des femelles :*

L'installation de la maturité sexuelle ne se manifeste extérieurement par aucun caractère ni transformations morphologiques. Par contre, au niveau de l'appareil génital il existe une activité vitellogénétique intense dans les ovaires qui se traduit par la formation d'ovocytes mûrs, prêts à être émis dans les voies génitales. De plus, les glandes nidamentaires et les oviductes se développent considérablement.

Certaines femelles sont adultes à partir de 38 cm où 36 % d'entre elles présentent de gros ovocytes prêts à être pondus, et qui atteignent ou dépassent à peine 1,5 cm de diamètre. Le pourcentage des femelles adultes augmente rapidement par la suite avec la taille et après 44 cm tous les individus sont prêts à ovuler (tableau 1).

Nous avons analysé le pourcentage d'œufs encapsulés sur des lots de femelles capturées durant l'année 1974 (tableau 2). Les premiers exemplaires avec ovisacs dans les oviductes atteignaient 40 cm de longueur; à cette taille 30 % des spécimens examinés en contiennent au moins un. Ce pourcentage augmente avec la taille, atteint un premier maximum à 44 cm, décroît légèrement et remonte à nouveau vers 50 cm et au-delà.

Ces variations seraient peut-être dues au fait que ces examens se situent exclusivement au printemps et en été. Toutefois dans les limites de nos observations et quelle que soit la saison, la taille de première maturité sexuelle semble acquise par les femelles à partir de 40 cm de longueur et après 45 cm toutes sont adultes.

REPRODUCTION

Les auteurs admettent unanimement que chez *Scyliorhinus canicula* la ponte se déroule toute

l'année, mais avec des maximums en certaines saisons; ces périodes variant avec la latitude.

En Atlantique, Ford (1921) à Plymouth et Gittay (1928) au large des côtes belges signalent que la ponte est maximum au printemps et en été, minimum à l'automne. Dans la Manche, Metten (1939) précise que la reproduction s'effectue toute l'année, mais s'accroît au printemps; Harris (1952) mentionne néanmoins que l'émission des œufs encapsulés est plus marquée en janvier, se ralentit progressivement pour s'accroître à nouveau en juillet et s'annuler pratiquement à l'automne. En mer d'Irlande, Dodd (1972), Lewis et Dodd (1974) écrivent que les femelles sont prêtes à pondre essentiellement en hiver et au printemps.

En Méditerranée, Syrski (1876) et Graeffe (1888) à Trieste, Lo Bianco (1909) à Naples, Zupanovic (1961) dans les canaux de l'Adriatique et Bini (1967) dans les mers italiennes mentionnent par contre deux maxima, l'un en hiver et l'autre au printemps.

Nous avons suivi régulièrement durant l'année 1974, la reproduction de *S. canicula* dans les eaux tunisiennes.

Les figures 2 et 3 mettent en évidence dans les zones chalutables de 50 à 200 m des côtes nord de la Tunisie et du golfe de Tunis, d'une part les quantités d'individus juvéniles et adultes capturés et d'autre part chez les adultes les quantités de mâles et de femelles.

Le nombre d'individus adultes faible en hiver augmente considérablement au printemps pour devenir maximum en été au mois d'août et en automne, au mois de septembre.

La sex-ratio des exemplaires adultes est favorable aux mâles en hiver, s'équilibre pratiquement au printemps et en été. Elle redevient favorable aux mâles vers la fin de l'automne (tableau 3).

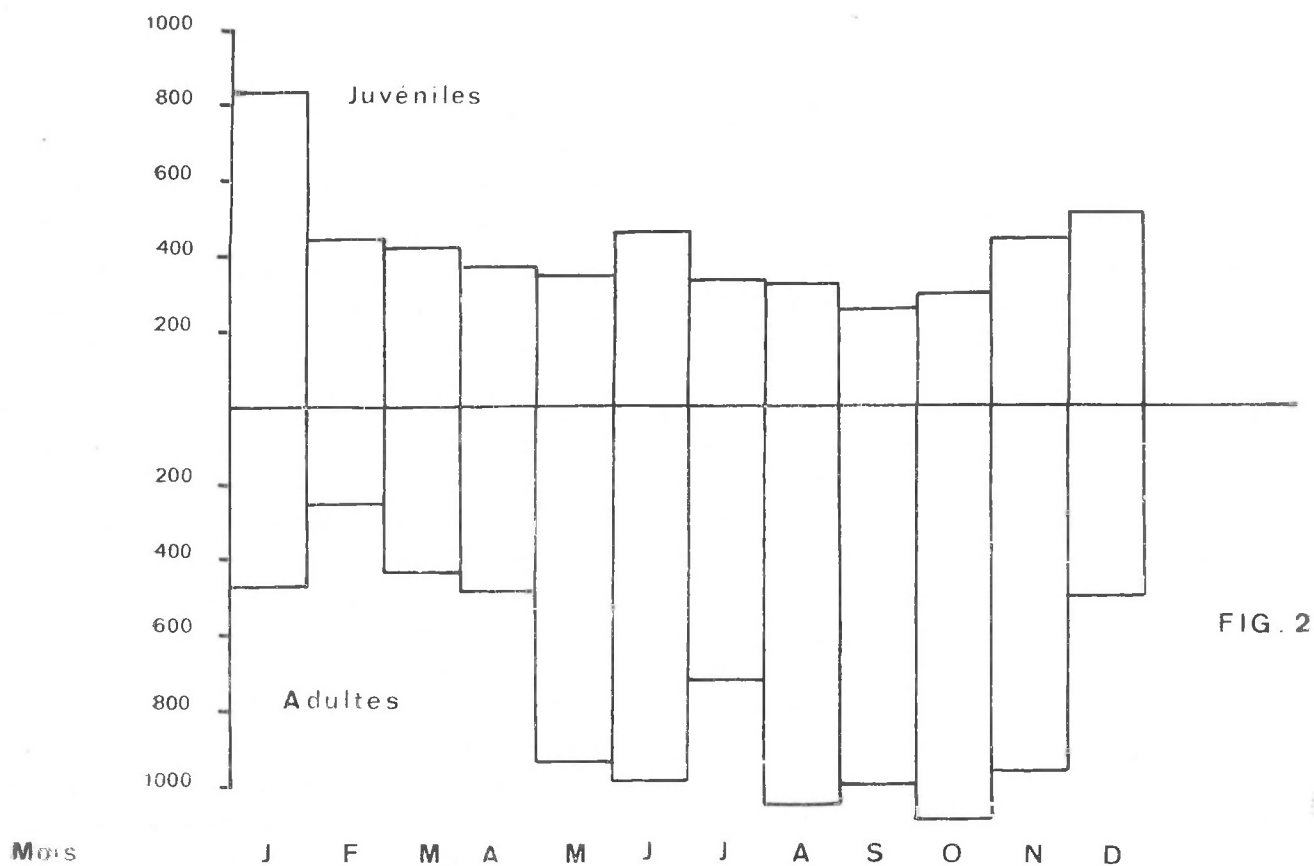


FIG. 2

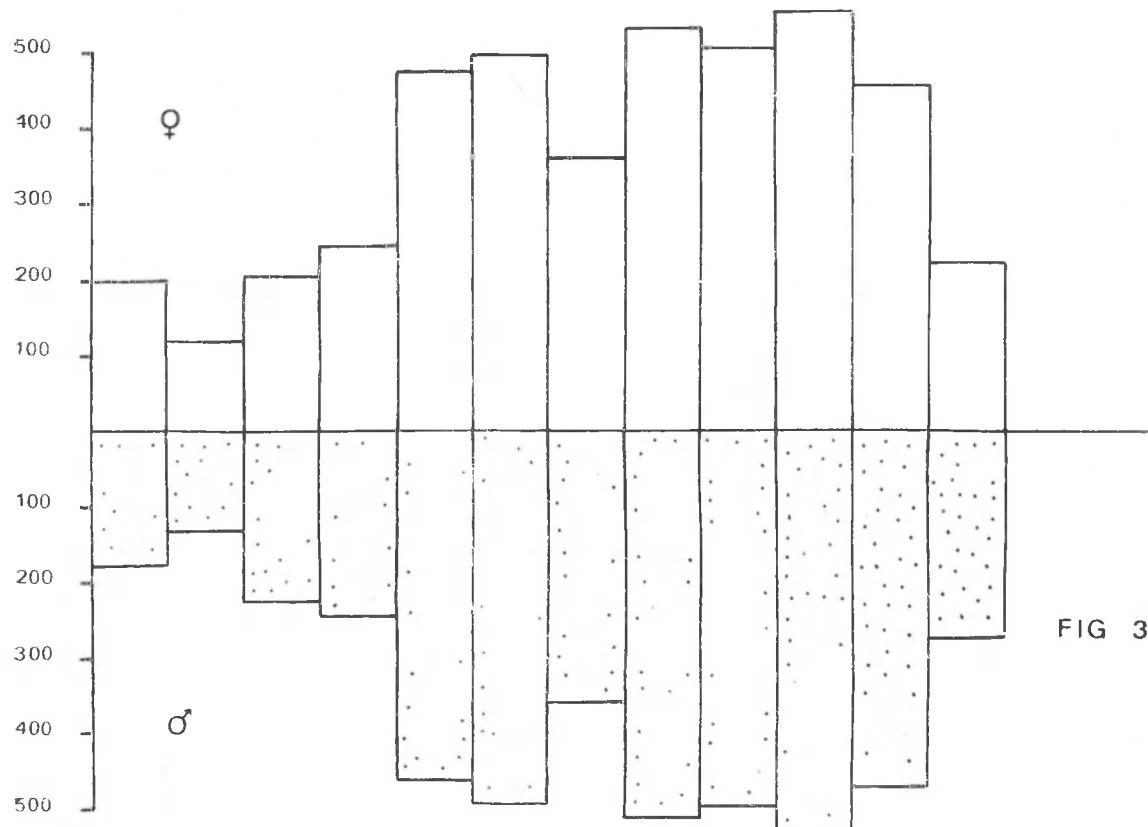


FIG. 3

FIG. 2 et FIG. 3. — Histogrammes mettant en évidence les quantités d'individus juvéniles et adultes et les quantités d'adultes femelles et mâles capturés pendant l'année 1974 sur les côtes septentrionales de la Tunisie.

Les adultes semblent se rapprocher du littoral à partir du printemps. Les proportions presque égales de mâles et de femelles capturés en été et à l'automne, nous laissent admettre que les accouplements se réalisent surtout à cette époque de l'année.

Dans l'ovaire des femelles adultes se trouvent toujours des ovocytes à différents stades de développement : pré-vitellogénétique; en phase vitellogénétique plus ou moins avancée; certains, le plus rarement, en voie d'atrésie. Les ovocytes ne présentent donc pas des dimensions identiques. Le tableau 4 résume les observations faites chez quelques femelles adultes et révèle l'existence de vagues d'ovocytes aux effectifs variables. A l'intérieur d'une vague, les ovocytes présentent les mêmes caractères concernant la couleur, le poids et la taille. La ponte ovulaire ne s'effectue que lorsque l'ovocyte a atteint un diamètre de 1,6 cm environ et un poids approximativement égal à 1,5 g. Pendant que l'ovocyte mûr et fécondé s'insinue dans le tractus génital, la glande nidamentaire élabore la capsule ovifère. L'œuf ne pénètre dans l'ovisac que lorsque celui-ci est à demi réalisé.

Il n'existe pas simultanément plus de deux capsules, un par oviducte chez le même animal. Les autres œufs ne passent dans le tractus qu'à la fin du rejet des capsules. Après épuisement d'une vague, les glandes nidamentaires et les oviductes entrent dans une phase de repos. Durant cette phase de repos, l'activité vitellogénétique des ovaires augmente d'intensité et il se prépare ainsi une autre vague d'ovocytes. Par la suite, lors de la migration des ovocytes dans le tractus, la vitellogenèse cesse momentanément au profit des organes utérins.

Il existe ainsi une alternance de phases d'activité et de repos au niveau de l'ovaire et du tractus génital qui peut se schématiser de la façon suivante :

- phase d'activité vitellogénétique de l'ovaire — phase de repos du tractus génital;
- phase de repos apparent de l'ovaire — phase d'activité du tractus génital.

La figure 4 met en évidence le nombre maximum d'ovocytes pouvant être pondus comptés mensuellement dans l'ovaire de plusieurs femelles mûres, mesurant respectivement 45, 46 et 47 cm de longueur totale. La taille de ces femelles n'est pas choisie arbitrairement, mais concerne des individus présentant mensuellement un effectif important. Le choix du maximum d'ovocytes évite en partie de tenir compte des exemplaires en train d'ovuler ou ayant pondu une vague d'ovules.

Au niveau des populations, l'activité vitellogénétique et la production d'ovocytes est maximum. En effet, toute l'année, 100 % de femelles présentent de nombreux ovocytes prêts à être pondus. Pour une taille donnée il apparaît peu de fluctuations saisonnières, l'écart enregistré est relativement peu important d'un mois à l'autre (fig. 4), d'un extrême à un autre, c'est-à-dire du mois où il a été dénombré un maximum d'ovocytes à celui où le nombre des ovocytes est minimum, ce au cours d'une même année.

Le tableau 5 met en évidence la relation entre les phénomènes de vitellogenèse et la production de capsules ovifères durant l'année 1974.

La production de capsules ovifères est permanente, mais subit de légères fluctuations saisonnières. Le pourcentage de femelles ayant des capsules ovifères dans les oviductes est relativement peu élevé en hiver, augmente au printemps pour atteindre un maximum en été et décroît légèrement en automne. Il semble bien, en fait, exister un rapport avec un léger décalage dans le temps entre vitellogenèse et émission de capsules ovifères.

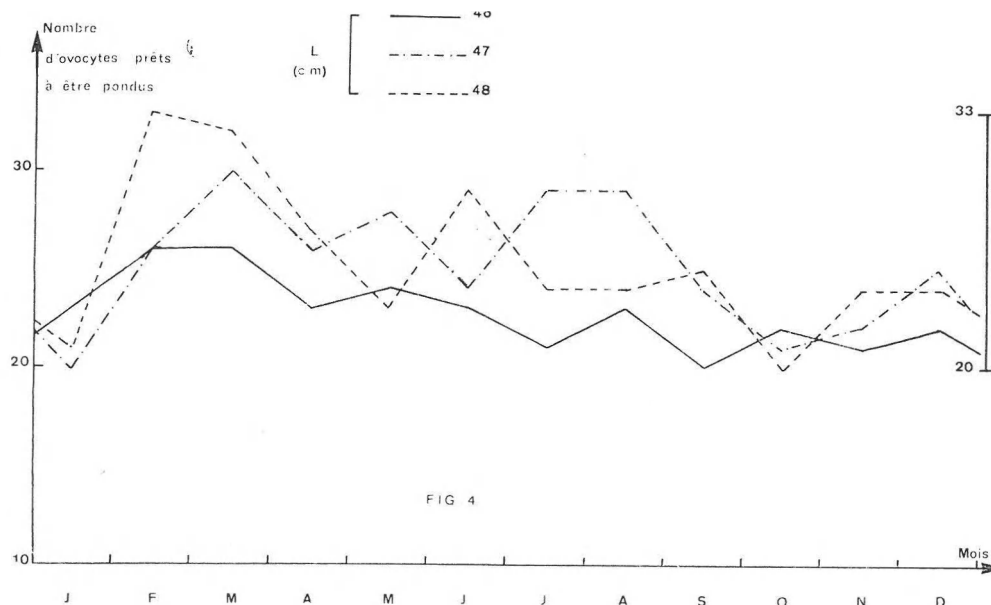


FIG. 4. — Mise en évidence de la production maximum d'ovules chez certaines femelles durant l'année 1974.

En résumé, le cycle de la reproduction chez *S. canicula* comprend deux séquences : une séquence ovarienne et une séquence de ponte. Au niveau de chacune des séquences alternent phases d'activité et de repos.

La séquence ovarienne débute par une phase d'activité vitellogénétique intense et se traduit par la formation d'ovocytes qui seront pondus par vagues successives. La séquence de ponte se traduit par la migration d'ovocytes dans le tractus génital et le rejet d'ovisacs.

Au cours d'une même année il faut distinguer plusieurs séquences de ponte faisant suite à une production maximum d'ovocytes. Il faut considérer quatre séquences de ponte au maximum, soit approximativement une par saison.

Le temps d'incubation des œufs dure de 4 à 9 mois selon les auteurs; ces grandes différences semblent dépendre de la latitude, donc essentiellement de la température. Dans les mers nordiques, Duncker (1961) et Muus et Dahlström (1964) donnent respectivement 8-9 et 8-10 mois. En

Méditerranée, Ranzi (1932; 1934) à Naples indique 6 mois, et Bini (1967) 5 mois, avec pourtant une durée maximum de 11 mois.

En laboratoire à Roscoff, sur la côte française de l'Atlantique, Collenot (1966) a montré que les œufs pondus en mai se développent en 95-120 jours, ceux pondus en septembre en 230-250 jours; les températures variant de 8 à 17,5 °C au cours de l'année.

Nous avons placé en incubation dans un bassin expérimental de l'Institut national scientifique et technique d'Océanographie et de Pêche de Salammbô (INSTOP) des capsules ovifères prélevées sur des petites Roussettes (*S. canicula*) à diverses périodes de l'année dans le golfe de Tunis. (tableau 6)

Le temps d'incubation dépend de la température. Les œufs pondus en hiver éclosent moins rapidement que ceux pondus en été. Nous constatons, de plus, qu'en Tunisie tout au moins, la durée de l'incubation semble avoir peu d'influence sur la taille et le poids des néonates.

TABLEAU 6

Mise en évidence de la fécondité chez les femelles
adultes de grande taille chez *Scyliorhinus canicula*

Longueur (cm)	Saisons				
	Hiver	Printemps	Eté	Automne	Total
46	26	24	23	23	96
47	30	28	29	25	112
48	33	28	25	24	111
49	34	29	26	27	115
50	33	28	26	26	113

TABLEAU 7

Temps d'incubation des capsules ovifères

Date ponte	Date éclosion	Temps incubation	Température mini.-max.	Sexe	L (cm)	Poids (g)
15-10-69	14-05-70	271 jours	14 - 19°5	♀	8,6	2,1
»	»	»	»	♀	8,6	2,2
»	28-05-70	285 jours	»	♂	8,4	2,1
1-05-70	22-10-70	177 jours	19 - 24°	♀	8,8	2,2
1-05-70	25-10-70	180 jours	»	♀	8,6	2,2

FECONDITE

Harris (1952) estime que deux œufs encapsulés peuvent être pondus tous les six jours et au niveau des populations l'auteur admet que chaque femelle peut pondre au moins dix œufs par mois.

La figure 4 nous a permis de considérer quatre périodes pour lesquelles la production d'ovocytes est plus prononcée. Ces périodes correspondent aux quatre saisons de l'année. Etant donné, de plus, que la fécondité augmente avec la taille, le tableau 6 montre donc que la fécondité annuelle peut être évaluée à 96 et 115 pour les individus de grandes tailles allant de 45 à 50 cm de longueur totale. Il apparaît toutefois que la fécondité n'augmente pratiquement plus pour les individus ayant atteint ou dépassé 47 cm.

Nous avons étudié le rythme de la fécondité de l'espèce pendant l'année 1974 et effectué de nombreuses observations. Les résultats évoqués dans le paragraphe « Reproduction » mettent en évidence un maximum d'ovocytes pouvant être pondus en hiver; les fluctuations saisonnières étant par ailleurs relativement faibles.

Pour étudier une éventuelle relation entre la taille et la fécondité nous n'avons considéré uniquement que la fécondité « hivernale ». En effet c'est durant cette période de l'année et plus précisément en février ou en mars que la vitellogenèse est très marquée. Cette relation est évidente puisque le nombre maximum d'ovules pouvant être pondus augmente précisément avec la taille de l'animal (fig. 5).

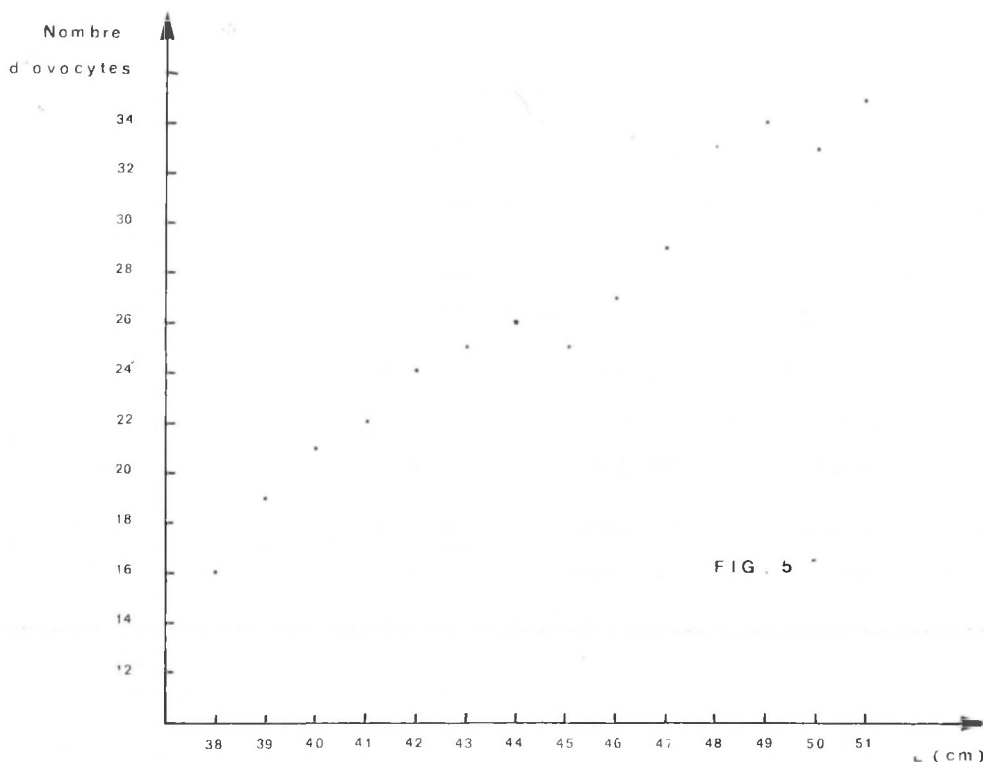


FIG. 5. — Relation entre le nombre d'ovocytes produits pendant l'hiver 1974 et la longueur totale (L en cm).

[illegible]

La figure 6 met en évidence l'acquisition de la maturité sexuelle chez *S. canicula* au niveau de différents secteurs de la Méditerranée (Tunisie, Adriatique yougoslave, France) et de la Manche (France, Angleterre). Comme Leloup et Olivereau, nous constatons que la maturité sexuelle est acquise beaucoup plus précocement en Méditerranée que dans la Manche. Il n'existe pratiquement aucune différence entre les observations réalisées en Tunisie et celles faites par les mêmes auteurs à Banyuls. Néanmoins dans les canaux de l'Adriatique (Yougoslavie) la maturité sexuelle semble plus prématurée encore que pour la Tunisie.

L'acquisition tardive de la maturité sexuelle se traduit par une taille maximum plus grande. Les auteurs signalent 68 cm dans la Manche, en

Tunisie le plus grand spécimen atteignait 58 cm. Cette taille est exceptionnelle, car la majeure partie des individus adultes mesure entre 47 et 53 cm, ce qui correspond approximativement aux chiffres donnés par Leloup et Olivereau.

En Tunisie, comme dans les autres secteurs maritimes, mâles et femelles sont matures à une taille voisine. La taille maximum ne présente aucune différence notable au niveau des sexes. Le long des côtes tunisiennes la plus grande femelle atteignait 56 cm et le plus grand mâle 58 cm.

Chez les mâles, la comparaison entre l'étude biométrique faite par Collenot (1969) sur l'acquisition de la maturité sexuelle par les exemplaires de Roscoff et la nôtre, montre que c'est surtout au niveau de la phase de maturation qu'il

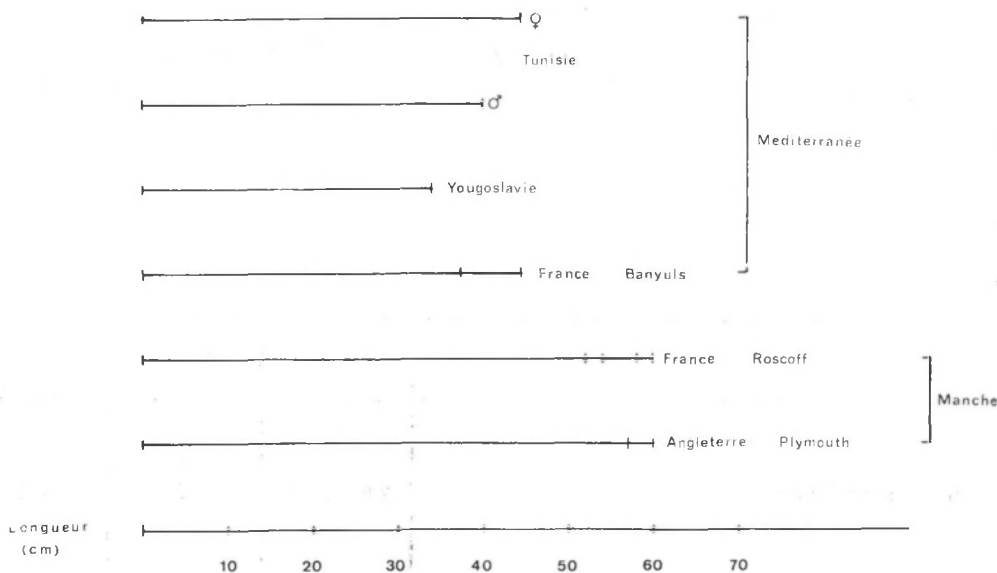


FIG. 6

FIG. 6. — Taille de première maturité sexuelle chez *Scyliorhinus canicula* en divers secteurs maritimes.

existe une nette différence. Pour les exemplaires de Roscoff elle débute à 40 cm et dure jusqu'à 58 cm. En Tunisie, elle s'installe à 35 cm et se termine à 39 cm, la pente de la droite de régression d'ailleurs est très rapide : 2,277 contre 1,966 à Roscoff. La lenteur relative de la phase de maturation serait donc en partie responsable de l'acquisition tardive de la maturité sexuelle chez les exemplaires de la Manche.

La littérature ichthyologique est unanime pour affirmer que la ponte est permanente et se déroule toute l'année. La ponte subit toutefois des fluctuations saisonnières qui, suivant les secteurs maritimes, ne se situent pas aux mêmes périodes de l'année.

Dans les mers tempérées froides, la ponte des capsules ovifères se déroule principalement au printemps et en été; dans les mers tempérées, deux maxima sont enregistrés, l'un en hiver, l'autre au printemps. Des facteurs externes comme la température et la luminosité peuvent intervenir éventuellement activant les phénomènes de vitellogenèse et la reproduction. Toutefois quelques différences peuvent être notées dans des zones marines voisines et présentant des caractères physico-chimiques analogues. Ainsi Metten (1939) précise que *S. canicula* est plus prolifique au printemps sur les côtes britanniques de la Manche; par contre Dodd (1972), Lewis et Dodd (1974), dans la mer d'Irlande signalent que les phénomènes de la vitellogenèse sont plus importants en hiver et au printemps et régressent du début de l'été à la fin de l'automne. Les auteurs décrivent le cycle ovarien de *S. canicula* : « The ovarian cycle of *S. canicula* involves an egg laying season lasting from October to May and a period of atresia from June to September. During the latter period few yolky oocytes and many atretic follicles are found. In early autumn a period of rematuration of the ovary begins during which time yolky oocytes appear one again ». En nous basant sur

les informations fournies par les auteurs, ces dernières observations et sur les nôtres, nous pouvons admettre que la vitellogenèse subit de légères variations dont sont responsables des facteurs internes et externes. Parmi les facteurs internes, Lewis et Dodd mettent en évidence le rôle des hormones thyroïdiennes dans l'activité vitellogénétique de l'ovaire et la maturation des ovocytes. Ces auteurs constatent que chez les animaux thyroïdectomisés, la vitellogenèse n'a pas lieu en général, de plus les individus chez lesquels existent des ovocytes prêts à être pondus, l'évolution ne se fait plus après ablation de la thyroïde et ces ovocytes entrent en atrésie. Enfin d'importants changements interviennent dans l'évolution et la sécrétion thyroïdienne durant l'année. « Changes in TSI (thyro-somatic-index) observed in females throughout the year, with a peak in late summer, and the high TSI found in maturing fish, may indicate an increased demand for thyroid hormone in fish at puberty and at the time of ovarian rematuration ».

Les expériences de Lewis et Dodd, bien que très convaincantes, n'expliquent que partiellement le rôle de la thyroïde dans les phénomènes de vitellogenèse et surtout le point de départ de l'action thyroïdienne. En effet, si chez les animaux thyroïdectomisés les ovocytes deviennent atrétiques, la question se pose de savoir pourquoi chez les individus intacts certains ovocytes deviennent également atrétiques et chez lesquels on peut constater, en outre, un arrêt de la vitellogenèse.

On pourrait objecter aussi que des animaux placés en captivité n'ont plus le même comportement qu'en liberté et de plus une ablation si minime soit-elle traumatise l'individu et en perturbe totalement ou partiellement la physiologie générale ou endocrinienne, faussant de ce fait toutes les données.

Dodd constate que l'atrésie des ovocytes a lieu en été, période relativement favorable à

toute activité endocrinienne et thyroïdienne en particulier.

Enfin, Lewis et Dodd ne précisent pas l'origine et les facteurs responsables de l'émission de capsules ovifères.

L'activité thyroïdienne intervient certainement dans les phénomènes de la vitellogénèse, mais n'est pas le seul élément qui les conditionne. Castigli (1936) note des modifications structurales de l'hypophyse de *S. canicula* au cours de la maturité sexuelle. Vivien (1941) remarque chez de petites Roussettes hypophysectomisées que les gonades demeurent toujours à l'état juvénile, alors que chez des témoins intacts l'évolution des glandes sexuelles se fait normalement. Chez l'adulte, l'hypophysectomie perturbe le cycle sexuel et entraîne l'involution des gonades qui retournent à l'état juvénile. La greffe d'hypophyse chez des individus submaturs permet le rétablissement du cycle normal des gonades.

Vivien (1941) et Oliveureau (1949) ont montré l'existence d'une interaction entre l'hypophyse et la thyroïde. L'hypophyse n'interviendrait dans la maturation des gonades que par l'intermédiaire de la thyroïde.

De toutes ces expériences et observations nous devons admettre que jusqu'à l'acquisition de la taille de première maturité sexuelle, la croissance de l'individu, le développement de l'appareil génital et la formation des ovocytes pré-vitellogénétiques, demeurent sous l'étroite dépendance de l'hypophyse. L'ensemble de ces caractères constitue la phase pré-pubertaire ou juvénile. L'action simultanée et certainement coordonnée de l'hypophyse et de la thyroïde conditionnent d'une part, la phase de maturation avec l'installation de la maturité sexuelle chez les pré-pubères et d'autre part, la phase de grand accroissement vitellogénétique des ovocytes chez les femelles adultes.

Les facteurs externes comme la température et la luminosité jouent un rôle important au cours de la phase juvénile, en accélérant ou en ralentissant suivant les cas la puberté. Ce rôle demeure néanmoins accessoire et secondaire.

Une fois la maturité acquise, le rôle endocrinien devient prépondérant. L'activité vitellogénétique est permanente; les fluctuations saisonnières et par conséquent l'influence des facteurs physico-chimiques externes est minime. Ceci expliquerait les observations contradictoires de Metten (1939) et de Dodd (1972) et les nôtres : il existe aussi bien en hiver qu'en été des femelles en pleine activité vitellogénétique sur le point d'ovuler.

Les variations saisonnières résident essentiellement dans les proportions de femelles présentant des capsules ovifères in-utéro. Il existe toute l'année des femelles avec ovisacs, mais la plupart des auteurs dont Ford (1921) à Plymouth et nous-même en Tunisie avons remarqué que les plus fortes proportions se situent au printemps et en été.

La littérature ichthyologique explique les phénomènes de la vitellogénèse, mais ne donne aucun renseignement précis sur les facteurs qui régissent l'émission des capsules ovifères et l'origine des fluctuations saisonnières.

En Tunisie les proportions de mâles et de femelles observées au printemps et en été nous font admettre que les accouplements et par suite la fécondation sont maximums en cette période de l'année. Ces deux caractères font suite à la vitellogénèse et à une production maximum d'ovocytes et de plus ils précèdent légèrement l'émission massive de capsules ovifères. Nous pourrions ainsi émettre l'hypothèse que la vitellogénèse se traduit par une grande réceptivité des femelles et entraînerait l'appétit sexuel des mâles. Accouplement et fécondation déclencheraient à leur tour, ponte ovulaire et rejet d'ovisacs.

En conclusion, chez *S. canicula*, la vitellogénèse serait spontanée et la ponte provoquée. Nos observations et notre hypothèse ont déjà été supposées par Fauré-Frémiet (1942) : « Le déterminisme de la ponte ovulaire pose d'autres problèmes et certains faits montrent que le rôle du coït ne doit pas être négligé ». L'auteur note de plus qu'il est possible d'utiliser des ptérygopodes artificiels, voire électriques, reliés à des bobines d'induction pour mettre en évidence ce phénomène.

Le coït solliciterait une fois encore et à notre avis l'hypophyse ou la thyroïde, permettant l'a-

chèvement de la maturation des ovocytes, la ponte ovulaire et la migration des ovules dans le tractus génital jusqu'au niveau de la glande nidamentaire où se réalise, en principe, la fécondation.

Les femelles examinées par Dodd (1972) et qui présentaient de nombreux ovocytes atrétiques, n'avaient pas donc subi l'accouplement, alors que celles examinées par Metten (1939) avaient copulé et possédaient de ce fait des ovocytes évolutifs et des œufs encapsulés in-utéro. Les observations contradictoires réalisées par ces deux auteurs peuvent s'expliquer ainsi.

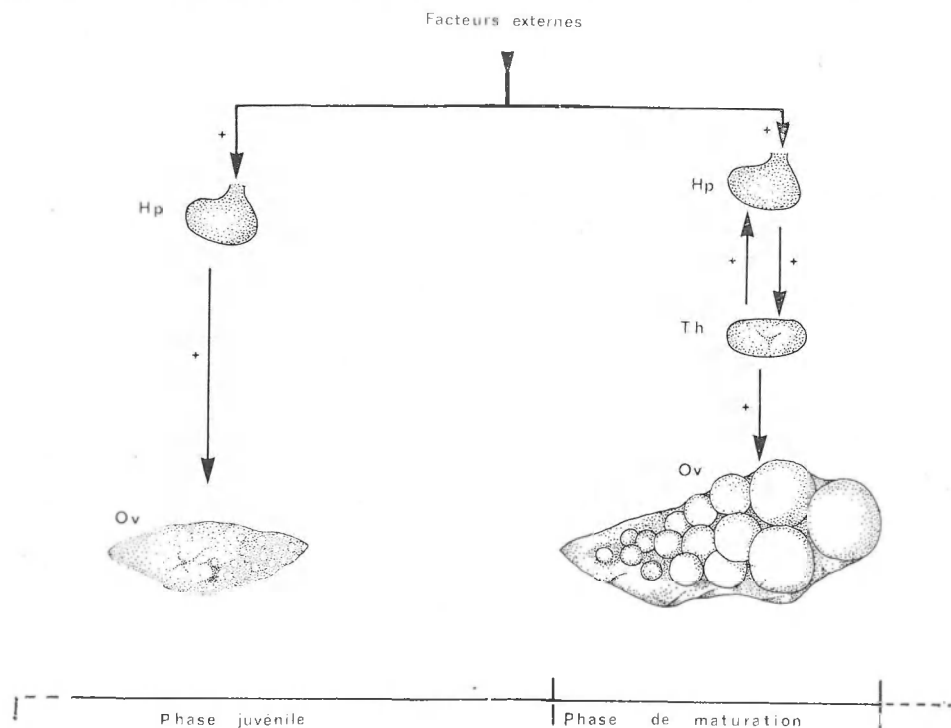


FIG. 7

FIG. 7. — *Phase juvénile* : l'hypophyse (Hp) joue un rôle prépondérant dans l'activité ovarienne et assure l'évolution des ovocytes pré-vitellogénétiques.

Phase de maturation : l'interaction de l'hypophyse (Hp) et de la thyroïde (Th) assure l'activité vitellogénétique de l'ovaire et la maturation des ovocytes.

Les facteurs externes interviennent fortement sur les facteurs endocriniens dont ils accentuent les effets.

Les figures 7 et 8, synthèse d'expériences et d'observations effectuées en Tunisie ou dans d'autres zones marines et d'hypothèses diverses, mettent en évidence l'évolution des ovocytes depuis le stade juvénile jusqu'à la ponte en prenant en considération l'interaction des facteurs internes et externes qui, comme le soulignent Leloup et Olivereau (1951) est « extrêmement complexe ».

Si les facteurs externes n'ont qu'une influence minime sur la maturation des ovocytes et l'émission de capsules ovifères, leur rôle est plus important sur le temps d'incubation des capsules ovifères. Les œufs d'hiver éclosant moins rapidement que ceux d'été, on conçoit parfaitement que l'incubation en mers froides soit plus lente qu'en mers tempérées.

Il s'avère assez délicat d'établir une fécondité chez *S. canicula*, comme d'ailleurs la plupart des Sélaciens ovipares que nous avons déjà étudiés, *Raja miraletus* (Capapé et Quignard, 1974) et *R. radula* (Capapé, 1974) : la ponte est permanente, dure toute l'année et semble se dérouler par émission de vagues successives d'ovules. Les fluctuations saisonnières sont moins marquées toutefois chez la petite Roussette pour laquelle la fécondité saisonnière est pratiquement la même. En comparant les chiffres avancés par Harris (1952) pour les spécimens des côtes anglaises de la Manche, soit 120 ovisacs par an, à nos propres résultats (115 ovisacs par an), nous pouvons admettre une certaine ressemblance concernant le rythme annuel de ponte. La fécondité annuelle de *S. canicula* est notamment supérieure à celle de *R. miraletus*, mais est voisine de celle de *R. radula*.

Les dimensions des capsules ovifères observées et mesurées en Tunisie sont plus petites que celles de l'Atlantique et de la Manche. Nos résultats sont dans l'ensemble voisins de ceux présentés à Banyuls par Leloup et Olivereau (1951). La latitude et par conséquent la température

semblent jouer également un rôle important dans la dimension des ovisacs. Il y aurait une relation intéressante entre les dimensions des ovisacs et la taille de l'animal, autrement dit, celles-ci augmenteraient avec la longueur de l'animal.

CONCLUSION

Scyliorhinus canicula est un Sélacien atlanto-méditerranéen qui préfère sensiblement les mers tempérées froides et les fonds coralligènes.

La biologie de cette espèce présente de nombreuses différences suivant la zone marine où l'étude est faite. Les facteurs physico-chimiques externes qui régissent le milieu ambiant ont une nette influence sur l'acquisition de la maturité sexuelle de l'animal. Leur rôle est beaucoup moins important en ce qui concerne la reproduction et la fécondité de l'espèce : la ponte est permanente et se déroule toute l'année en ne subissant que d'infimes variations saisonnières. Les facteurs physico-chimiques externes en général et la température en particulier redeviennent prépondérants lors de l'incubation de la capsule ovifère.

Il faut donc considérer dans la biologie de la reproduction de *S. canicula* deux phases successives pendant lesquelles les interactions entre facteurs internes et externes qui régissent la vie sexuelle de l'animal, présentent des différences importantes. La première phase va de l'incubation de l'œuf jusqu'à la maturité sexuelle; durant cette phase les facteurs externes exercent une influence prépondérante sur les facteurs internes qu'ils activent ou inhibent suivant les cas. La deuxième phase se situe après la puberté à partir de laquelle les facteurs internes échappent à l'action des facteurs externes qui ne jouent plus qu'un rôle très faible (fig. 9).

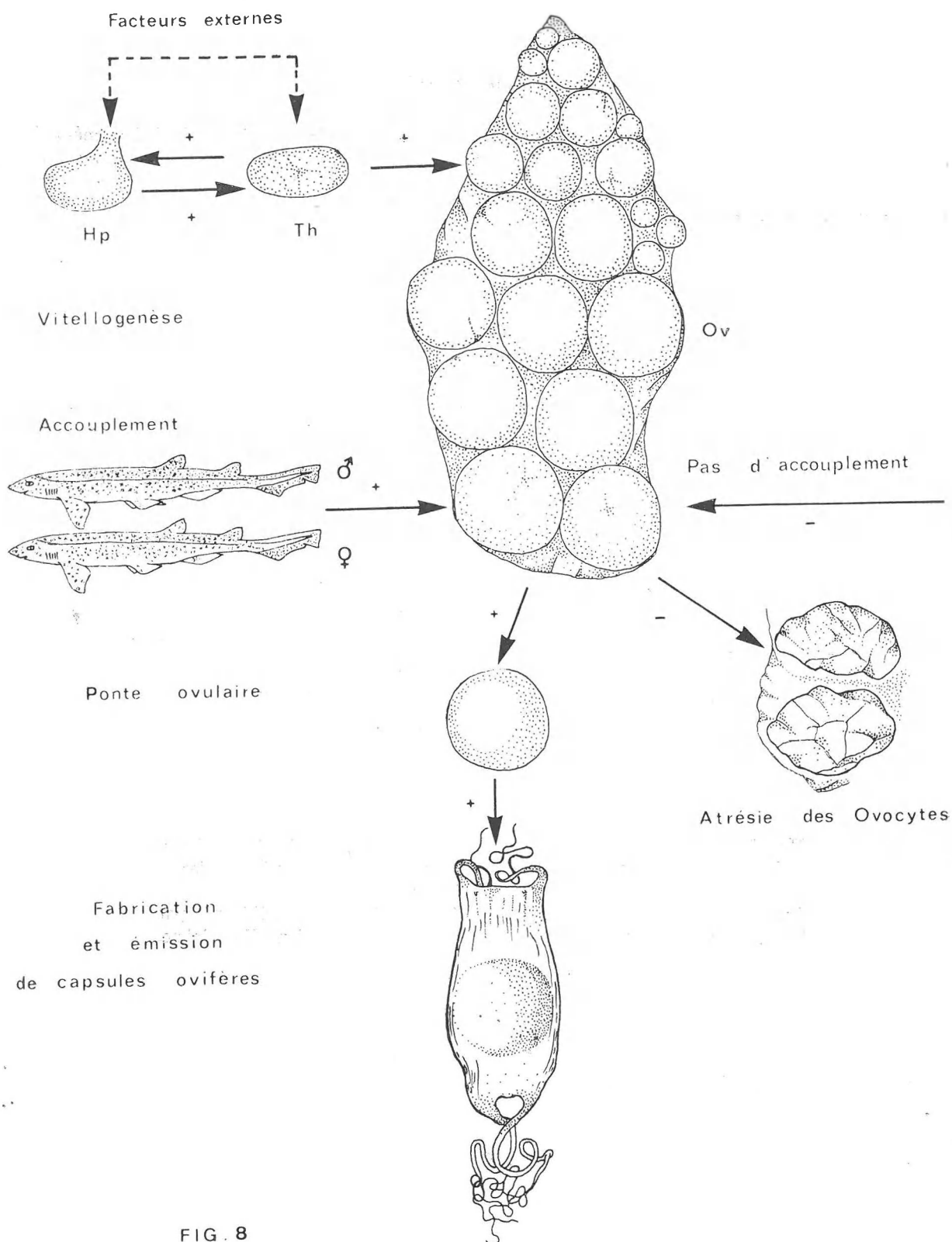


FIG. 8

FIG. 8. — *Phase adulte* : Les facteurs internes ont peu d'influence sur les facteurs endocriniens, hypophyse (Hp) et thyroïde (Th) qui agissent de façon tout à fait indépendante sur l'activité vitellogénétique de l'ovaire jusqu'à la maturation des ovocytes. La fin de la phase de maturation des ovocytes est déclenchée par l'accouplement et entraîne la ponte ovulaire, puis la fabrication et l'émission de capsules ovifères. Lorsqu'il n'y a pas d'accouplement la maturation des ovocytes ne se réalise pas et ceux-ci entrent en atresie.

Ces caractères ne semblent pas un fait nouveau en ce qui concerne la vie animale, mais il demeurerait intéressant de dénouer les liens qui président à l'interaction des facteurs internes et

externes et de préciser ainsi les mécanismes intimes qui régissent la biologie sexuelle et de la reproduction de *S. canicula*.

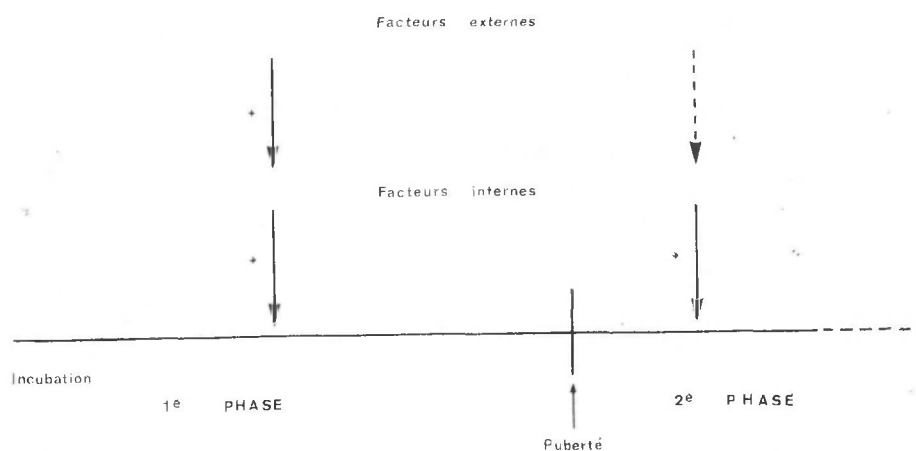


FIG. 9

FIG. 9. — La 1^{re} phase qui va d'incubation à la puberté est soumise à l'action des facteurs internes qui est fortement conditionnée par les facteurs externes.

La 2^e phase se situe après la puberté. Elle est surtout conditionnée par les facteurs internes. Les facteurs externes ne jouent qu'un rôle minime.

BIBLIOGRAPHIE

- BINI G., 1967. — Atlante dei Pesci delle coste italiane, 1. Leptocardi, Ciclostomi, Selaci. Edit. Mondo Sommerso, Milano : 106 p., 66 fig. et 64 fig. col.
- BLACHE J., CADENAT J. et STAUCH A., 1970. — Clés de détermination des poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental (entre le 20° parallèle N. et le 15° parallèle S.). *Faune tropicale*, 18 : 479 p., 1152 fig.
- BOURGOIS F. et FARINA L., 1961. — Les essais de chalutage au large des côtes tunisiennes. Rapport EPTA, n° 1910, FAO : 32 p., 2 fig., 2 c.
- CAPAPÉ C., 1974. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes : II. *Raja radula*, Delaroche, 1809; répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 52 :
- CAPAPÉ C. et QUIGNARD J.-P., 1974. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes : I. *Raja miraletus*, Linné, 1758 : répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, 51 : 39-60, 9 fig.
- CASTIGLI G., 1936. — Ipofisi e ciclo sessuale nei Selaci ovipari. *Monit. Zool. Ital.*, 47 : 272.
- COLLENOT G., 1966. — Observations relatives au développement au laboratoire d'embryons et d'individus juvéniles de *Scylliorhinus canicula* (L.). *Cah. Biol. Mar.*, 7 : 319-330.
- COLLENOT G., 1969. — Etude biométrique de la croissance relative des ptérygopodes chez la Roussette *Scylliorhinus canicula* (L.). *Cah. Biol. Mar.*, 10 : 309-323, 4 fig.
- DODD J.M., 1972. — Ovarian control in Cyclostomes and Elasmo-branches. *Amer. Zoologist*, 12 : 325-339, 8 fig.
- DUNCKER G., 1960. — Die Fische der Nordmark. *Abh. naturw. Ver., Hamburg.*, N.F., 3 suppl. : 1-432, 145 fig., 1 c.
- FAURÉ-FRÉMIET E., 1942. — Notes sur la biologie sexuelle de *Scylliorhinus canicula*. *Bull. biol. France-Belgique*, 76 : 244-249.
- FORD E., 1921. — A contribution to our knowledge of the life-histories of the Dogfishes landed at Plymouth. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, 12 : 468-505.
- GITAY L., 1928. — A propos de *Scylliorhinus duhameli* (Garman, 1913) et de *Scylliorhinus canicula* (L., 1758). *Ann. Soc. Roy. Zool. Bruxelles*, 59 : 306-314.
- GRAEFFE E., 1888. — Uebersicht der Seethierfauna des Golfes von Triest. *Claus. Arb. Zool. Inst.*, 7 (3) : 30 p., 1 tabl.
- HARRIS J.E., 1952. — A note on the breeding season, sex-ratio and embryonic development of the dogfish *Scylliorhinus canicula* (L.). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 31 : 269-274, 3 fig.
- LELOUP J. et OLIVEREAU M., 1951. — Données biométriques comparatives sur la Roussette (*Scyllium canicula* L.) de la Manche et de la Méditerranée. *Vie et milieu*, 2 (2) : 182-209, 5 fig.
- LEWIS M. et DODD J.M., 1974. — Thyroid function and the ovary in the spotted dogfish *Scylliorhinus canicula*. *J. endocrinol.*, 63 : 63.
- LO BIANCO S., 1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt. zool. Stn. Neapel.*, 19 : 513-761.
- METTEN H., 1939. — Studies on the reproduction of the dogfish. *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Soc. Biol.*, 143 : 247-250.
- MUUS B.J. et DAHLSTROM P., 1964. — Guide des Poissons de Mer et Pêche. Delachaux et Niestlé, éd. : 244 p. et fig.
- OLIVEREAU M., 1949. — L'activité thyroïdienne de *Scyllium canicula* au cours du cycle sexuel. *C.R. Soc. Biol.*, 143 : pp. 247-250.
- QUIGNARD J.P. et CAPAPÉ C., 1971. — Liste commentée des Sélaciens de Tunisie. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 2 (2) : 131-142.
- SYRSKI S., 1876. — Riguardo al tempo della frega degli animali esistenti nel mare Adriatico. *Trieste* : 156 p.
- VIVIEN J.H., 1941. — Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses relations avec l'appareil génital la thyroïde et les corns supra-rénaux chez les Poissons Sélaciens et Téléostéens, *Scyllium canicula* et *Gobius paganellus*. *Bull. biol. France-Belgique*, 75 : 257-309.
- WHEELER A., 1969. — The Fishes of the British Isles and North-West Europe. Mac Millan, ed., London : XVII + 613 p., fig., 16 pl., c.
- ZUPANOVIC S., 1961. — Contribution à la connaissance des Poissons de l'Adriatique. *Acta adriatica*, 9, (4) : 84 p., 13 fig.