

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DE LA CROISSANCE RELATIVE DES PTÉRYGOPODES CHEZ LA ROUSSETTE *SCYLIORHINUS CANICULA* (L.).

par

Germaine Collenot

Laboratoire d'Anatomie Comparée et Station biologique de Roscoff, Faculté des Sciences de Paris.

Résumé

Au cours de cette étude, la longueur des ptérygopodes a été rapportée en coordonnées logarithmiques, d'une part à la longueur totale chez 834 animaux pendant toute la durée du développement, d'autre part au poids des testicules chez 100 animaux mesurant plus de 40 cm de longueur totale. Les points figuratifs se disposent suivant trois droites, la première et la deuxième se raccordant par un point anguleux, la seconde et la troisième étant séparées par une discontinuité. Point anguleux et discontinuité correspondent à des stades critiques de l'évolution physiologique des animaux.

La croissance relative des ptérygopodes comprend quatre phases : la phase embryonnaire ; la phase juvénile dont le début est marqué, à l'éclosion (animaux de 10 à 13 cm de long), par une première accélération du taux de croissance des ptérygopodes ; la troisième phase, dite de maturation (animaux de taille comprise entre 40 et 50 cm), qui constitue dans son ensemble une discontinuité et durant laquelle le taux de croissance des ptérygopodes subit une forte accélération, directement liée à l'augmentation très importante du poids des testicules ; enfin, au-delà de 58 cm, les animaux sont adultes et mûrs ; la taille de leurs ptérygopodes, comme le poids des testicules, varie peu (1).

Dès 1877, Malm notait, chez les Raies, le brusque accroissement de la taille des ptérygopodes durant la maturation sexuelle. De nombreux travaux ont eu pour objet l'étude de l'apparition de la maturité sexuelle (Ford, 1921) et celle de la croissance relative des organes copulateurs chez les Sélaciens (Steven, en 1934, chez *Raia clavata* ; Phillipson, en 1955, chez *Raia radiata* et Richards et al., en 1963, chez *Raia erinacea*). Au cours d'une étude biométrique et histophysiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde, Mellinger (1966) a également envisagé les problèmes relatifs aux caractères sexuels

(1) Je remercie le Professeur Teissier de m'avoir accueillie à la Station biologique de Roscoff et de m'avoir guidée dans l'exécution de ce travail. Je remercie également le personnel de la Station pour la récolte et l'expédition des animaux vivants ainsi que M. Cailleau, mareyeur à Lesconil, grâce à qui j'ai pu obtenir un grand nombre d'animaux immatures.

secondaires des Chondrichthyens. Hisaw et Albert (1947), Dodd et al. (1960) ont montré que l'administration d'hormones mâles stimulait la croissance des ptérygopodes. Il nous a paru intéressant d'étudier la croissance relative des ptérygopodes depuis l'embryon jusqu'à l'état adulte et de relier cette étude à l'apparition et à l'évolution de l'activité endocrine du testicule, au cours du développement. Cette seconde partie fera l'objet d'une prochaine publication.

Matériel et technique

Les animaux adultes (longueur totale supérieure à 40 cm) provenaient de la Manche occidentale (Roscoff). Les individus immatures (45 à 55 cm de longueur totale) sont très rares. La plupart ont été triés et fixés sur les lieux de pêche, ils ont été capturés par des fonds de 150 à 250 m au voisinage des îles de Glénan (Atlantique Nord). Les embryons et les animaux de moins de 40 cm de longueur totale ont été obtenus par élevage. Les œufs, pondus par des femelles nour-

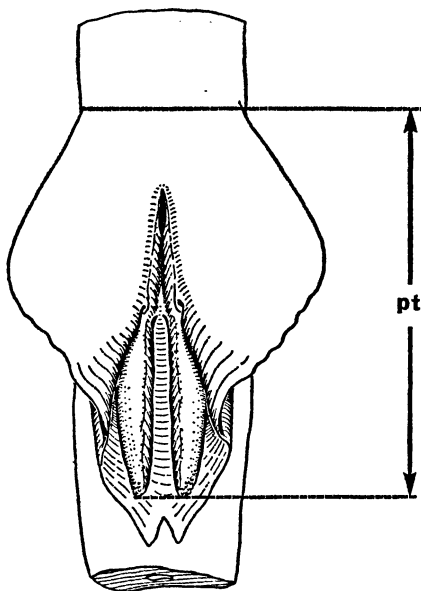


FIG. 1

Ptérygopodes et nageoires pelviennes.

pt : distance représentant la longueur des ptérygopodes.

ries en aquarium à la Station biologique de Roscoff, se sont développés en aquarium à circuit fermé ; après l'éclosion, les jeunes ont été nourris et élevés durant six années consécutives (Collenot, 1966).

L'étude biométrique de la croissance relative des ptérygopodes a été faite en prenant comme grandeur de référence, d'une part la longueur totale (L), d'autre part le poids des testicules (P). Chez les Sélaciens, le mâle possède deux organes d'accouplement, les ptéry-

gopodes ou myxotérygies, qui sont associés aux nageoires pelviennes. Les ptérygopodes sont formés par les derniers éléments radiaux de la nageoire, disposés dans le prolongement du basipterygium, en particulier le cartilage axial qui est la pièce la plus importante. La différenciation des ptérygopodes est très précoce, elle apparaît chez les embryons mâles de 30 mm (Thiébold, 1964). Il est difficile de mesurer, sans dissection, la longueur des ptérygopodes proprement dits ; d'ailleurs, chez les embryons, la mesure de cette pièce est impossible. Aussi la grandeur que l'on a considérée comme représentant la longueur des ptérygopodes (pt) a-t-elle été définie comme étant la distance comprise entre l'extrémité des ptérygopodes et la ligne d'insertion des nageoires pelviennes prise comme point de repère (Fig. 1). Les ptérygopodes des animaux de moins de 20 cm de longueur totale ont été mesurés à l'aide d'une loupe binoculaire munie d'un oculaire micrométrique, à des grossissements tels que les ptérygopodes couvraient plus de 50 divisions. L'une des grandeurs de référence choisie a été la longueur totale des animaux (L), mesurée du museau à l'extrémité de la queue. Les erreurs sur les mesures ont varié suivant la taille des animaux, l'erreur relative a été maximum pour les animaux de 40 à 50 cm fixés sur les lieux de pêche et égale à 1/40. La seconde grandeur de référence choisie est le poids (P) des testicules, chez les animaux de plus de 40 cm. L'erreur sur chaque pesée a été de 1 cg, il était inutile de peser avec une plus grande précision étant donné la marge d'erreur due au prélèvement. L'erreur relative a été au plus égale à 1/100, les plus petits poids enregistrés étant de l'ordre du gramme.

MÉTHODES BIOMÉTRIQUES

Depuis les travaux de Huxley et Teissier (1936), la notion d'allométrie est un fait classique. Teissier (1948) définit ainsi cette relation : « Chez tous les animaux appartenant à tous les grands embranchements étudiés jusqu'à présent les relations entre, d'une part, les dimensions ou le poids d'organes très différents par leur nature, leur structure ou leur fonctionnement et, d'autre part, les dimensions ou le poids du corps tout entier, ou d'un organe pris comme référence, peuvent être traduites par des équations de la forme $y = bx^a$ ».

Dans cette équation, b et a sont des constantes, y est la dimension ou le poids d'un organe, x , la dimension ou le poids du corps entier ou d'un organe pris comme référence. On a donc, en coordonnées logarithmiques :

$$\log y = \log b + a \log x$$

et, si $Y = \log y$, $X = \log x$, $B = \log b$:

$$Y = aX + B$$

La formule d'allométrie ne fait pas intervenir l'âge des individus. La courbe représentative en coordonnées logarithmiques, est une droite. Deux paramètres a et B définissent cette relation. Le plus important a ou constante d'équilibre représente la pente de la droite.

B est l'indice d'origine. Graphiquement, les points définis par les couples de valeurs X et Y forment un nuage allongé fournissant une représentation d'ensemble des résultats expérimentaux, auquel on peut ajuster une droite de pente α . α est alors connu avec une approximation difficile à évaluer. Pour le calcul statistique on a identifié cette droite à la droite de régression de Y en X.

La croissance relative des ptérygopodes, en fonction de la taille des animaux, est complexe et comporte quatre phases. En coordonnées logarithmiques, les points figuratifs correspondant à l'ensemble des animaux, se disposent selon quatre nuages rectilignes auxquels on peut ajuster grossièrement des droites de pentes différentes. C'est dire que, pendant chacune de ces phases, la croissance des ptérygopodes obéit à une relation d'allométrie simple. Les raccords entre les différentes droites représentent des stades critiques qui correspondent à une même dimension de l'organe de référence. La séparation des points correspondant à chaque phase est faite sur le graphique. Il existe des intervalles de tailles dans lesquels les variations individuelles sont importantes, les animaux, bien qu'approximativement de même taille, sont physiologiquement différents quant aux facteurs qui régissent la croissance des ptérygopodes, certains ayant déjà subi l'action de ces facteurs alors que d'autres sont encore dans la phase antérieure. Dans ces conditions, il a paru préférable, ainsi que le préconise Teissier, de considérer ces intervalles comme des discontinuités et de n'inclure l'ensemble des points dans aucune de ces droites.

Calcul des constantes biométriques

Si N est le nombre des exemplaires étudiés ; \bar{X} et \bar{Y} les moyennes des valeurs X et Y, relatives à chaque animal ; σ l'écart-type et σ^2 la variance ; p la covariance ; ρ le coefficient de corrélation, on a :

$$\sigma^2 X = \frac{\sum (X - \bar{X})^2}{N} = \frac{\sum X^2}{N} - \bar{X}^2$$

$$p = \sum XY - N \bar{X} \bar{Y}$$

$$\rho = \frac{p}{\sigma \times \sigma Y}$$

et la pente de la droite de régression est :

$$\alpha = \rho \frac{\sigma Y}{\sigma X}$$

Cette droite passe par le point moyen de coordonnées X, Y. La variance de la constante d'équilibre est la même que celle du coefficient de régression b (Teissier, 1948) :

$$\sigma^2 \alpha = \frac{\alpha^2 (1 - \rho^2)}{N}$$

Du point de vue pratique, l'erreur relative sur chaque mesure étant inférieure à 1/40, les logarithmes népériens ont été écrits avec 3 décimales.

Comparaison des coefficients d'allométrie.

Les diverses étapes de la croissance relative des ptérygopodes en fonction de la taille des animaux sont représentées par des droites de pentes différentes. La comparaison des pentes de ces droites permet de justifier cette subdivision et d'apprécier les variations de croissance relative. Bien que les différences de pente soient évidentes sur le graphique, il est préférable de confirmer les résultats graphiques par une méthode mathématique. La comparaison ne porte que sur les pentes, puisque les droites se raccordent entre les centres de gravité.

La comparaison des pentes a été faite en utilisant le test de Student.

Résultats

La croissance relative des ptérygopodes par rapport à celle de la taille des animaux est complexe et comporte plusieurs phases (Fig. 2). Pendant chacune de ces phases, la croissance des ptérygopodes obéit à une relation d'allométrie simple. On peut reconnaître les phases suivantes où L est la longueur des animaux en cm :

- Phase embryonnaire $L < 9$,
- Phase juvénile $12 < L < 40$,
- Phase de maturation $40 < L < 58$,
- Phase adulte $L > 58$.

L'intervalle $9 < L < 12$ séparant les phases embryonnaire et juvénile comporte des variations individuelles importantes. La limite inférieure $L = 9$ cm représente la taille minimum à laquelle survient l'éclosion, chez les animaux les plus précoces. A l'éclosion, les animaux possèdent une vésicule vitelline interne qui se réduit progressivement, à mesure que le vitellus qu'elle contient s'écoule dans l'intestin où il est digéré. Ce processus permet à l'animal de s'adapter au milieu extérieur et à la recherche de nourriture (Collenot, 1966). La durée de cette vésicule vitelline est très variable, elle dépend de nombreux facteurs (importance de la vésicule, conditions d'élevage, etc.) et du fait que certains animaux se nourrissent avant sa disparition, quelquefois dès l'éclosion. Elle dure en moyenne 15 à 20 jours et a toujours disparu quand les animaux atteignent 12 cm de long (2 à 3 mois). Les animaux de taille comprise dans l'intervalle $9 < L < 12$ sont donc différents du point de vue physiologique ; certains ne sont pas encore éclos, d'autres se nourrissent en partie ou en totalité par digestion intestinale du vitellus de la vésicule vitelline interne, enfin, d'autres ont acquis le mode de vie adulte. Cela explique les variations individuelles importantes observées chez ces animaux. Il est préférable de considérer cet intervalle comme une discontinuité et de n'inclure dans aucune des deux droites représentatives envisagées l'ensemble des points figuratifs correspondants. Toutefois, l'incorporation de la tota-

lité ou d'une partie de ces points à la droite relative à la phase juvénile ne modifie pas sensiblement sa pente. Dans tous les cas envisagés, les pentes des deux droites restent significativement différentes.

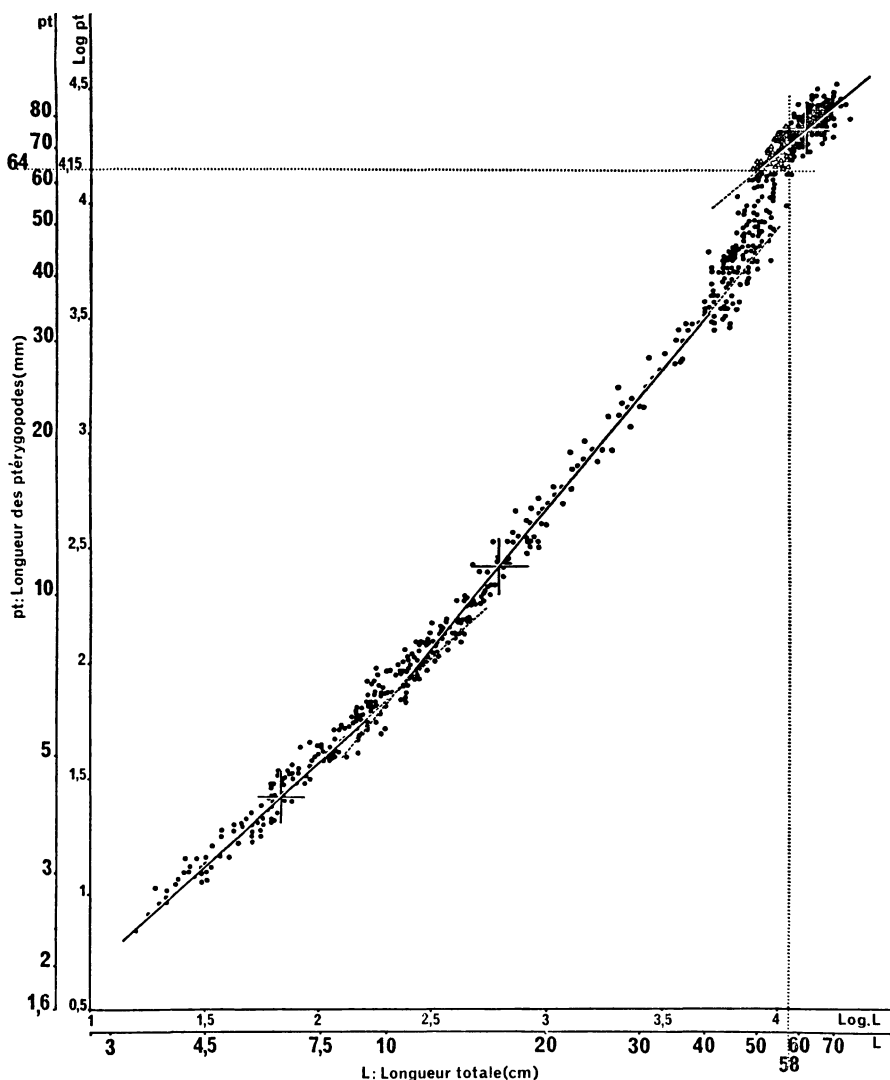


FIG. 2

Longueur des ptérygopodes en fonction de la longueur totale des animaux.

Phase embryonnaire. Droite D1, embryons et animaux non éclos.
 $L < 9$.

$$\alpha_1 = 0,903 \pm 0,032$$

$$\overline{X} = 1,835$$

$$\rho = 0,980$$

$$\overline{Y} = 1,427$$

$$N = 127$$

$X = \text{Log } L$, $Y = \text{Log } pt$, pt = longueur des ptérygopodes (mm).

Phase juvénile. Droite D_2 , animaux éclos, sans vésicule vitelline interne. $12 < L < 40$.

$$\alpha_2 = 1,220 \pm 0,034$$

$$\overline{X} = 2,805$$

$$\rho = 0,985$$

$$\overline{Y} = 2,437$$

$$N = 138$$

Les pentes de ces deux droites sont significativement différentes : $t = 12,473$ (limite de t pour $p = 0,99$: $t = 2,576$).

Cette différence de pente montre qu'au moment de l'éclosion, se produit une accélération du taux de croissance relative des ptérygopodes.

Phase de maturation. $40 < L < 58$.

Durant cette phase, la croissance relative des ptérygopodes est très accélérée pour l'ensemble des animaux, mais de façon très inégale selon les individus. Les variations individuelles sont très importantes et les points figuratifs dispersés. Pour une taille donnée, la marge de variation de la longueur des ptérygopodes est importante, certains animaux dont les ptérygopodes sont les plus courts sont représentés par des points figuratifs situés sur le prolongement de la droite relative à la phase juvénile, d'autres, au contraire, ont des ptérygopodes beaucoup plus développés ayant une taille proche de celle des ptérygopodes d'adultes. Il semble donc que les animaux soient physiologiquement différents et, de ce fait, il a paru préférable de considérer cette phase, dans son ensemble, comme une discontinuité bien que, théoriquement, il soit possible d'ajuster une droite au nuage de points figuratifs ; la corrélation entre les deux variables étant très satisfaisante malgré les variations individuelles ($\rho = 0,899$ pour une pente égale à $\alpha = 1,966$).

Phase adulte. Droite D_3 . $L > 58$.

Pour une longueur totale supérieure à 58 cm, les variations individuelles sont peu importantes et les points figuratifs forment un nuage rectiligne auquel on peut ajuster une droite D_3 de pente α_3 .

$$\alpha_3 = 0,804 \pm 0,099$$

$$\overline{X} = 4,151$$

$$\rho = 0,703$$

$$\overline{Y} = 4,358$$

$$N = 259$$

Chez ces animaux qui ont tous atteint la maturité sexuelle, le taux de croissance relative est très ralenti par rapport aux phases précédentes.

Etude de la phase de maturation. $40 < L < 58$.

Au cours de cette phase, le taux de croissance relative des ptérygopodes subit une accélération très importante. Il semble que cette accélération intervienne chez des animaux de tailles différentes. Cela explique les importantes variations individuelles observées. Pour une taille donnée, certains animaux ont déjà subi cette accélération alors que d'autres sont encore dans la phase juvénile. Si l'on considère en particulier les animaux de 50 à 58 cm, les points figuratifs s'échelonnent entre une limite inférieure représentée par quelques animaux encore dans la phase juvénile et une limite supérieure représentée par un groupe important d'individus à ptérygopodes très développés et

dont les points figuratifs s'alignent sur le prolongement de la droite relative à la phase adulte. Si on incorpore à cette droite les animaux de la phase de maturation ($L < 58$ cm) dont les ptérygopodes sont les plus développés [$pt > 64$ mm soit $\text{Log } pt > 4,15$ (Δ)] on obtient une droite D4 pour laquelle

$$\alpha_4 = 0,804 \pm 0,063$$

$$\bar{X} = 4,123$$

$$\rho = 0,813^1$$

$$\bar{Y} = 4,335$$

$$N = 318$$

La pente de cette droite n'est pas significativement différente de celle de la droite D3 ($t = 0,798$; limite de t pour $p = 0,95$, $t = 1,960$).

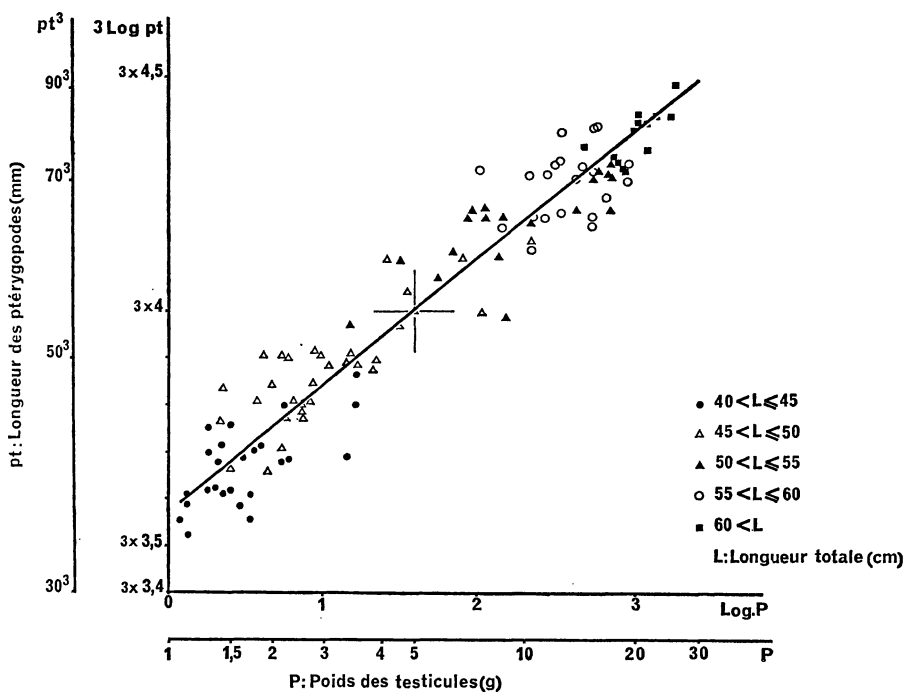


FIG. 3

Longueur des ptérygopodes en fonction du poids des testicules, chez des animaux de plus de 40 cm de longueur totale.

Les deux droites D3 et D4 sont confondues.

Ces animaux, pour lesquels $L < 58$ cm et $pt > 64$ mm représentent les individus les plus précoces, l'accélération importante de la croissance des ptérygopodes est intervenue dès le début de la phase de maturation.

Etant donné que le facteur qui détermine l'accélération du taux de croissance des ptérygopodes ne semble pas lié directement à la taille, il a paru intéressant de rapporter la longueur des ptérygopodes au poids des testicules chez 100 animaux appartenant à la phase de maturation. Durant cette phase, le poids des testicules qui est de l'ordre de 1 g à la fin de la phase juvénile passe à 15-20 g à la fin de

la phase de maturation. En coordonnées logarithmiques, les points figuratifs se groupent suivant un nuage rectiligne auquel on peut ajuster une droite D5 (Fig. 3).

$$\alpha_5 = 0,270$$

$$\bar{X} = 1,586$$

$$\rho = 0,838$$

$$\bar{Y} = 4,009$$

$$N = 100$$

$$X = \text{Log poids des testicules (g)}$$

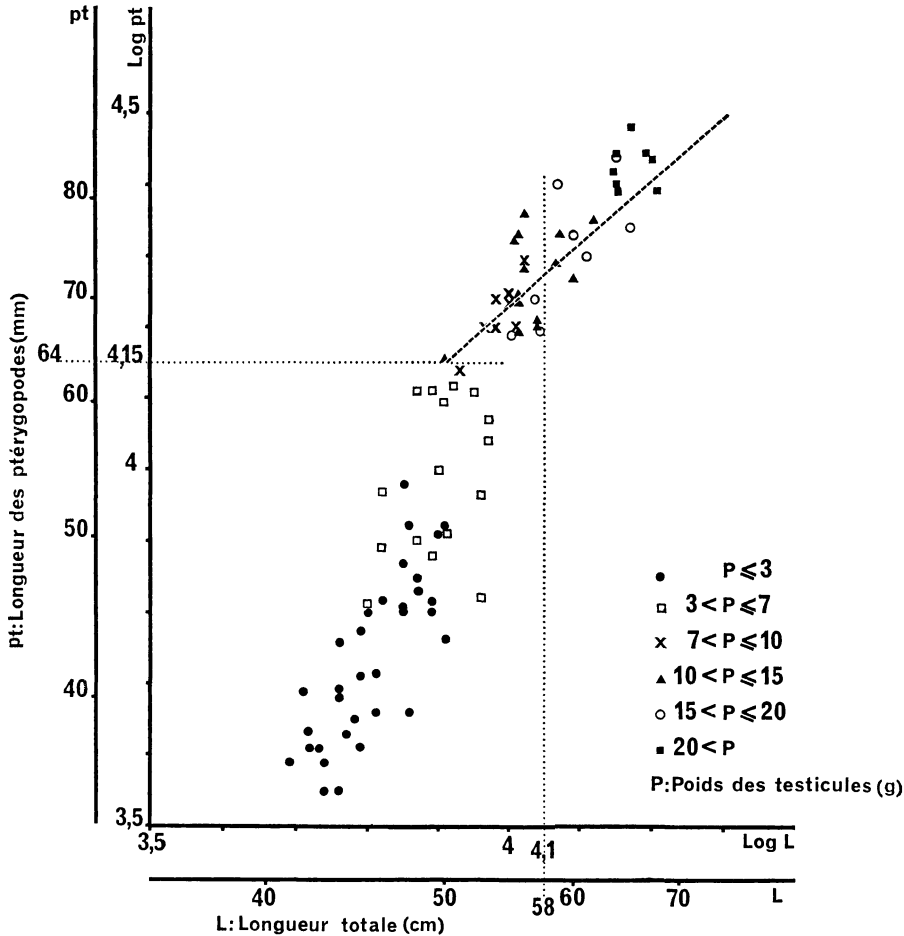


FIG. 4

Longueur des ptérygopodes en fonction de la longueur totale (40 cm), chez les animaux étudiés dans la figure 3.

Dans la représentation graphique, on a porté en ordonnées $\text{Log } pt^3$ soit 3 $\text{log } pt$, le poids croissant comme le cube des dimensions.

Les variations individuelles sont peu importantes. Ce résultat nous permet de conclure que la croissance relative des ptérygopodes est directement liée à l'augmentation du poids des testicules. Les animaux ont été groupés par catégories de tailles et les points figuratifs

qui leur correspondent ont été représentés différemment. On remarque que les points relatifs à chaque catégorie de taille ne sont pas groupés mais dispersés le long de la droite représentative. En effet, pour des animaux de même taille, les variations de poids des testicules sont très importantes, en particulier pour les animaux dont les tailles varient entre 45 et 50 cm : $1 \text{ g} < P < 11 \text{ g}$, entre 50 et 55 cm : $3,5 \text{ g} < P < 18 \text{ g}$. L'augmentation du poids des testicules, facteur déterminant l'accroissement brutal du taux de croissance relative des ptérygopodes, intervient chez des animaux de tailles différentes. Cela explique les variations individuelles observées lorsque la taille est prise comme grandeur de référence. On a adopté ce mode de représentation pour les 100 animaux de la phase de maturation (Fig. 4), en indiquant différemment les points figuratifs relatifs aux diverses catégories d'individus groupés par classes de poids de testicules. On constate alors que, pour une taille donnée, les animaux à ptérygopodes les plus courts sont ceux dont les poids de testicules sont minimums ($P \# 3,5 \text{ g}$) alors que ceux dont les ptérygopodes sont les plus longs ont les testicules les plus développés. En particulier, les animaux de 50 à 58 cm dont les ptérygopodes sont les plus développés ($pt > 64 \text{ mm}$) et dont les points figuratifs s'incorporent à la droite relative à la phase adulte, sont ceux pour lesquels P est le plus élevé pour cette catégorie de taille : $P > 7 \text{ g}$.

Ces animaux sont ceux pour lesquels les facteurs qui déterminent le brusque accroissement du poids des testicules sont intervenus dès le début de la phase de maturation. Ils subissent les premiers cette accélération brutale du taux de croissance relative des ptérygopodes et, bien que le poids de leurs testicules soit relativement peu élevé en valeur absolue, ils atteignent précocement un stade au-delà duquel la croissance des ptérygopodes se poursuit selon le taux de croissance plus ralenti des adultes.

DISCUSSION

La croissance relative des ptérygopodes est complexe et comporte quatre phases. En 1948, Teissier a ainsi défini la notion d'étape et de discontinuité : « La croissance d'un animal se divise ainsi naturellement en étapes distinctes. Pendant chacune de ces étapes, les divers organes et les divers constituants biochimiques croissent l'un par rapport à l'autre en suivant des relations d'allométrie simples, la composition chimique, la structure et la forme variant de façon continue. Les étapes successives sont séparées l'une de l'autre par des stades critiques de durée assez brève et sans que le poids ou la taille augmente sensiblement, les règles qui présidaient jusque là à la croissance changent brusquement. Ces stades critiques se marquent sur les diverses courbes de croissance relative par des points anguleux ou des discontinuités. Du point de vue biochimique, ils correspondent à des changements plus ou moins profonds dans l'équilibre réciproque des divers constituants de l'organisme. Du point de vue physiologique, ils correspondent fréquemment à des modifications importantes dans le jeu des corrélations humorales ».

Dans les deux premières phases, il existe une étroite corrélation entre la taille des animaux et la longueur des ptérygopodes sauf dans l'intervalle $9 < L < 12$ cm correspondant à l'éclosion et à l'adaptation des animaux à la vie autonome. Cette discontinuité représente un stade critique au cours duquel intervient, chez des animaux de taille différente, un mécanisme physiologique responsable de l'accroissement du taux de croissance relative des ptérygopodes.

La phase de maturation est caractérisée par une accélération brutale du taux de croissance relative des ptérygopodes, liée à l'augmentation du poids des testicules et intervenant chez des animaux de taille différente ; cela explique les variations individuelles importantes lorsque la taille est prise comme grandeur de référence. De ce point de vue, la phase de maturation représente un stade critique, elle a une durée relativement importante, s'étale sur environ quatre ans et la corrélation entre les deux variables est très satisfaisante malgré les variations individuelles. Les limites définies graphiquement sont les données relatives aux cas extrêmes représentant les animaux précoces et les animaux physiologiquement retardés. C'est à l'intérieur de ces limites que se produit effectivement l'intervention de mécanismes physiologiquement responsables de l'accélération de la croissance des ptérygopodes ; cette intervention ne débute pas chez tous les animaux à une taille déterminée. Pour les animaux de plus de 58 cm, se produit une brusque diminution du taux de croissance des ptérygopodes, tous ces individus sont adultes, le poids des testicules, comme la longueur des ptérygopodes augmente peu.

L'étude de la phase juvénile a porté sur des animaux d'élevage, le plus petit individu capturé en mer mesurant 38 cm. Tous les animaux de la phase de maturation, sauf dix obtenus par élevage, avaient été pêchés ainsi que tous les adultes. Les animaux de la phase juvénile et ceux de la phase de maturation sont donc d'origine différente. Il faut remarquer, tout d'abord, que les données biométriques relatives aux animaux d'élevage s'intègrent parfaitement dans le nuage rectiligne formé par l'ensemble des points figuratifs. Au cours de l'étude histophysiologique dont les résultats seront présentés ailleurs, nous n'avons observé aucune différence relative à la structure de la gonade, entre les deux catégories d'animaux. En ce qui concerne la phase de maturation, les résultats que nous présentons sont en accord avec ceux obtenus par plusieurs auteurs sur diverses espèces de Raies, au cours d'études portant uniquement sur des animaux provenant de la nature ; aucune étude n'a concerné les embryons. Le brusque accroissement de longueur des ptérygopodes chez les immatures a déjà été signalé par Fries et al. (1895) et Malm (1877). Steven (1934), sur *Raia clavata* et Phillipson (1955), sur *Raia radiata*, ont étudié la croissance relative des ptérygopodes en rapportant la longueur des organes copulateurs à la largeur du disque, cette mesure étant représentative de la taille des animaux ; Richards et al. (1963) ont rapporté la longueur des ptérygopodes, exprimée en pourcentage de la longueur totale, à la longueur totale des animaux. La courbe que nous avons présentée est comparable à celles obtenues par Steven et Richards et al. en coordonnées arithmétiques et par Phillipson en coordonnées logarithmiques. Steven distingue trois phases : une première phase correspondant à la phase juvénile durant laquelle « la

longueur des ptérygopodes montre une corrélation linéaire avec la taille de l'animal représentée par la largeur du disque » ; une seconde phase est nommée phase d'adolescence par l'auteur, enfin une troisième phase concerne les animaux adultes pour lesquels la croissance des ptérygopodes est très ralentie par rapport à la phase précédente. La phase d'adolescence décrite par Steven et aussi par Phillipson correspond à la troisième phase que nous avons décrite comme phase de maturation. Comme nous, chez la Roussette, Steven note que l'accélération du taux de croissance des ptérygopodes ne débute pas chez tous les animaux à une taille déterminée. Certains animaux sont physiologiquement précoces et ont déjà atteint la maturité sexuelle pour des tailles de 50 cm chez la Roussette et 44 cm de largeur de disque chez la Raie, alors que d'autres animaux de même taille appartiennent encore, du point de vue physiologique, à la phase juvénile. L'intervalle de tailles qui occupe le milieu de la phase de maturation (45-50 cm chez la Roussette et 51-55 cm de largeur de disque chez *R. clavata*) comprend à la fois des animaux physiologiquement immatures et des animaux sexuellement mûrs ; c'est en effet dans cet intervalle que, chez la Roussette, les variations dans le poids des testicules sont les plus importantes. Les limites de taille de la phase de maturation qui ont été définies sont celles à l'intérieur desquelles la maturation se produit effectivement. En se basant sur les expériences de marquage, Steven pense que cette phase d'adolescence s'étend sur deux années. En ce qui concerne la Roussette, il m'est difficile de fixer exactement la durée de cette phase car je n'ai obtenu en élevage que quelques animaux atteignant ces tailles. Mais il semble que la durée donnée par Steven soit approximativement valable pour la Roussette car il faut environ quatre ans à un animal de 40 cm pour atteindre 60 cm. Des expériences de marquage seraient nécessaires ainsi qu'une étude chronologique de la croissance des ptérygopodes.

Au cours de ce travail, nous avons défini la maturité sexuelle, en nous référant aux données graphiques traduisant la croissance relative des ptérygopodes. Cela pose le problème de la définition de la maturité sexuelle. La plupart des auteurs qui ont étudié cette question l'ont souvent définie très imparfaitement. En général, ils prennent en considération la présence de sperme dans les réceptacles séminaux et l'aspect plus ou moins coloré et vascularisé des testicules (Olivereau et al., 1950 ; Fauré-Fremiet, 1942 et Phillipson, 1955). Mellinger (1966), dans une étude histophysiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde, a utilisé le poids des gonades. Il précise qu'il est difficile de définir le moment de l'acquisition de la maturité sexuelle chez le mâle, le début de la spermatogenèse s'installant très lentement (Mellinger, 1955). La présence de sperme dans les réceptacles séminaux est à utiliser avec réserve. En effet, l'étude histologique des gonades d'animaux en apparence sexuellement mûrs de 50 à 60 cm de longueur, montre que la présence de spermatozoïdes dans les canaux déférents et dans les réceptacles séminaux va de pair avec des signes de dégénérescence ; ces processus de dégénérescence affectent d'ailleurs, plus ou moins, l'évolution de la lignée germinale durant une grande partie de la phase de maturation. Dans les cystes mûrs, les spermatozoïdes sont parfois anormaux, non groupés en faisceaux, dispersés parmi les cellules de Sertoli, l'hélice céphalique semble mal formée. De tels spermatozoïdes sont libérés dans les

canaux déférents. On ne peut pas considérer de tels animaux comme sexuellement mûrs ; la gonade n'a pas une structure de gonade adulte ; quant aux spermatozoïdes libérés, ils sont anormaux et on peut émettre des réserves quant à leur pouvoir fécondant. Les seuls critères biométriques précédemment définis paraissent donc insuffisants pour préciser de façon satisfaisante la maturité sexuelle.

Une étude ultérieure de la structure des gonades d'animaux immatures permettra de considérer à la fois les données biométriques et le degré d'évolution de la spermatogenèse.

En ce qui concerne la nature des mécanismes physiologiques responsables de l'accélération et de la croissance des ptérygopodes, Hisaw et Abramowitz (1938) et Hisaw et Albert (1947) ont montré que chez *Mustelus canis* des implantations de « pellets » de testostérone déterminent une augmentation du taux de croissance des ptérygopodes. Goddard et Dodd (1955) ont constaté que des injections de propionate de testostérone à des mâles immatures de *Raia radiata* stimulent la croissance des ptérygopodes. Malgré les doses massives injectées, le taux de croissance n'augmente que très peu. Ces auteurs pensent qu'un effet plus grand serait obtenu si les animaux injectés étaient plus proches de la maturité sexuelle. On peut donc penser que l'augmentation du taux de croissance des ptérygopodes est liée à la sécrétion d'hormones mâles. Le problème sera envisagé du point de vue biochimique et histochimique au cours de l'étude histophysiologique des gonades des animaux immatures.

CONCLUSION

Chez la Roussette, la croissance relative des ptérygopodes comprend quatre phases : la phase embryonnaire, la phase juvénile dont le début est marqué, à l'éclosion, chez des animaux de 10 cm de longueur, par une première accélération du taux de croissance des ptérygopodes ; au début de la troisième phase, dite de maturation, chez des animaux dont les tailles varient entre 40 et 50 cm, le taux de croissance des ptérygopodes subit une forte accélération directement liée à l'augmentation, très importante, du poids des testicules ; enfin, au-delà de 58 cm, tous les animaux sont adultes et sexuellement mûrs, la taille des ptérygopodes comme le poids des testicules varie peu. La phase de maturation était connue depuis longtemps et a été l'objet de nombreuses études. Il est remarquable de constater que dès l'éclosion, plusieurs années avant la phase de maturation, une première accélération survient chez de très jeunes animaux. Nous montrerons, au cours de l'étude histophysiologique, que ces deux accélérations de la croissance des organes copulateurs, qui surviennent à l'éclosion et au moment de l'acquisition de la maturité sexuelle, sont directement liées à l'activité endocrine du testicule.

Summary

Biometrical study of the relative growth rate of claspers
in the dogfish *Scyliorhinus canicula* L.

For this study the claspers length has been plotted on logarithmic coordinates. In the first place during all the period of time of development, the claspers length from 834 individuals has been measured and plotted against the total length of the animals, and on the other hand against the testis weight of hundred individuals measuring over forty centimeters of total length. The resulting points are arranged along three lines connected by discontinuities. These connections give an account of some critical periods taking place during the physiological evolution of these animals. The relative increase of claspers length includes four periods. The embryonic stage, the juvenile stage which displays from its beginning (i.e. just after hatching) the first acceleration of the growth rate of claspers in the 10 cm long animals, and the so-called maturation stage or third stage which is a discontinuity and takes place in the 30 to 40 cm long animals. During this stage a strong rise in the growth rate of claspers is to be observed and is closely related to an important increase of the testis weight. Finally after the 58 cm length is attained the animals are mature and adult and few variations can be noted in their testis and in the claspers length.

Zusammenfassung

Biometrisches Studium des relativen Wachstums der Pterygopoden
des Katzenhaißfischs *Scyliorhinus canicula* L.

Für diese Untersuchung wurde die Länge der Pterygopoden in logarithmischen Koordinaten einerseits in Bezug auf die Gesamtlänge bei 834 Tieren während der gesamten Dauer ihrer Entwicklung aufgetragen, andererseits bei 100 Tieren, die mehr als 40 cm lang waren, in Bezug auf Hodengewicht. Die entsprechenden Punkte sind auf drei Geraden angeordnet, die Winkel bilden. Diese Übergänge entsprechen kritischen Stadien der physiologischen Entwicklung der Tiere. Das relative Wachstum der Pterygopoden weist 4 Phasen auf : die Embryonalphase ; die Juvenilphase, deren Beginn beim Schlüpfen, bei Tieren von 10 cm Länge durch eine erste Beschleunigung des Wachstumsrhythmus gekennzeichnet ist ; beim Beginn der dritten Phase (Tieren zwischen 40 und 50 cm) der Reifungsphase, die bildet eine Diskontinuität, erfährt die Wachstumsgeschwindigkeit der Pterygopoden eine starke Beschleunigung, die direkt an die sehr starke Erhöhung des Hodengewichts gebunden ist ; bei Tieren über 58 cm Länge sind die Tiere adult und geschlechtsreif und die Dimension der Pterygopoden sowie das Hodengewicht schwanken wenig.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHARNIAUX-COTTON, H., 1957. — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels secondaires d'*Orchestia gammarella* (Pallas), Crustacé Amphipode. *Ann. des Sc. nat. Zoologie*, 29, pp. 413-559.
- 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.
- DODD, J.M., 1955. — The hormones of sex and reproduction and their effects in fishes and lower Chordates. *Mem. Soc. Endocrin.*, 4, pp. 166-187.
- DODD, J.M., EVENNETT, P.J. et GODDARD, C.K., 1960. — Reproductive endocrinology in Cyclostomes and Elasmobranchs. *Symposia of the Zoological Society of London*.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1942. — Notes sur la biologie sexuelle de *Scyliorhinus canicula*. *Bull. Biol. France-Belgique*, 76, pp. 244-249.
- FORD, E., 1921. — A contribution to our knowledge of the life-histories of the dogfishes landed at Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 12, pp. 468-505.
- FRIES, EKSTRÖM et SUNDEVALL, 1895. — A history of Scandinavian Fishes. 2nd Ed., Stockholm (d'après Steven).
- GODDARD, C.K. et DODD, J.M., d'après Dodd (1955).

- HISAW, F.L. et ABRAMOWITZ, A.A., 1938. — Physiology of reproduction in the dogfishes *Mustelus canis* and *Squalus acanthias*. *Woods Hole Oceanogr. Inst.*, 22.
- HISAW, F.L. et ALBERT, A., 1947. — *Biol. Bull.*, *Woods Hole*, 92, 187, d'après Dodd (1955).
- HUXLEY, J.S. et TEISSIER, G., 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C.R. Soc. Biol.*, 121, pp. 934-936.
- LAMOTTE, M., 1957. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. *Masson et Cie*.
- 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, pp. 182-209.
- MALM, A.W., 1877. — Goteborgs och Bohusläns Fauna, Rygggradsjuren, Goteborg (d'après Steven).
- MAYRAT, A., 1959. — Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Application à la carapace de *Penaeus kerathurus* (Forsk.). *Bull. I.F.A.N.*, 21, pp. 21-59.
- MELLINGER, J., 1955. — Stades de la spermatogenèse chez *Scylliorhinus caniculus* (L.) : description, données histochimiques, variations normales et expérimentales. *Z. Zellforsch.*, 67, pp. 653-673.
- MELLINGER, J., 1966. — Etude biométrique et histophysiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde chez *Scylliorhinus caniculus* (L.). Contribution à l'étude des caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 107-137.
- OLIVEREAU, M. et LELOUP, J., 1950. — Variations du rapport hépatosomatique chez la Roussette (*Scyllium canicula*) au cours du développement et de la reproduction. *Vie et Milieu*, 1, pp. 377-420.
- PHILLIPSON, J., 1955. — Notes on morphological changes associated with sexual maturity in the male starray Ray, *Raja radiata* Donovan. *Proc. Univ. Phil. Soc.*, 12, pp. 63-72.
- RICHARDS, S.W., MERRIMAN, D. et CALHOUN, L.H., 1963. — Studies on the marine resources of southern New England. IX. The biology of the little skate *Raja erinacea* Mitchill. *Bull. Bingham Oceanogr. Collection*, 18, pp. 5-67.
- STEVEN, G.A., 1934. — Observations on the growth of claspers and cloaca in *Raja clavata* Linnaeus. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 20, pp. 605-614.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4, pp. 14-53.
- THIÉBOLD, J., 1964. — Contribution à l'étude de l'organogenèse urogénitale et de son déterminisme chez un Poisson Elasmobranché : la petite Roussette *Scylliorhinus caniculus* (L.). *Bull. Biol. France-Belgique*, 98, pp. 253-347.