

L'ENCÉPHALE DE *SCYLIORHINUS CANICULA*
(LINNÉ, 1758) (CHONDRICHTHYES, SELACII,
SCYLIORHINIDAE).

RECHERCHE D'UNE GRANDEUR DE RÉFÉRENCE
POUR DES ÉTUDES QUANTITATIVES

par

Jean-Marc Ridet, Roland Bauchot, Christian Delfini, Roland Platel
et Michel Thireau (1)

Laboratoire de Neuroanatomie comparée - Université de Paris VII (2)

Résumé

Après une description sommaire de l'encéphale de *Scyliorhinus canicula* (L.) (Petite Roussette), les corrélations entre le poids somatique (Ps), le poids encéphalique (Pe) et un certain nombre de paramètres linéaires (longueurs totale b , préanale a , prédorsale d et céphalique c) sont analysés statistiquement ($n = 66$).

Contrairement à ce qu'on constate chez les Vertébrés terrestres ou les Téléostéens, l'effet immédiat du liquide de Bouin sur l'encéphale de *Scyliorhinus* est une augmentation de poids de 12 p. 100, suivie au bout de 2 heures 30 environ de la perte de poids normale.

Chez *Scyliorhinus canicula* (L.) la relation intraspécifique pondérale encéphalo-somatique montre un coefficient d'allométrie de 0,56 (Axe majeur réduit : 0,566 ; Coefficient de régression : 0,533 ; Axe principal de l'ellipse : 0,560), ce qui représente une valeur sensiblement plus élevée que celle des autres Vertébrés étudiés à ce jour (Mammifères : 0,23 - Bauchot et Stephan, 1964 ; Reptiles Sauriens : 0,391 - Platel, 1972).

L'étude des relations liant à divers paramètres linéaires le poids encéphalique ou le poids somatique montre que, longueur totale mise à part, les valeurs métriques ne peuvent être retenues comme grandeur de référence ; seules, les variations de la longueur totale b suivent de très près les variations des poids encéphalique et somatique : coefficient de corrélation : Pe/b , $r = 0,9754$; b/Ps , $r = 0,9873$.

Introduction

L'étude quantitative des diverses formations encéphaliques nécessite la connaissance du poids de cet encéphale et le choix d'une grandeur de référence tenant lieu de variable indépendante ; c'est le poids somatique qui est généralement retenu pour de telles études. La détermination du poids somatique spécifique moyen est relativement aisée chez les Vertébrés supérieurs (Mammifères et Oiseaux)

(1) Avec la collaboration technique de Mlle M.-C. Frémi.

(2) Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université de Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris (France).

qui sont l'objet d'une croissance finie ; dans les autres cas (Reptiles, Amphibiens, Poissons osseux et Sélaciens), il faut, au préalable, analyser l'évolution de la relation pondérale encéphalo-somatique au sein d'un échantillon suffisamment important et diversifié pour que le maximum de classes d'âge soit représenté. Cette étude intraspécifique fournit un coefficient d'allométrie qui diffère peu dans un même groupe zoologique (Classe, Ordre, Famille) pour les espèces qui se situent à un même degré évolutif ; elle révèle aussi pour le poids somatique une variabilité qui conduit à chercher une autre valeur de référence plus fiable (moins sujette aux facteurs extérieurs et à la période de l'année au cours de laquelle se fait le prélèvement).

Les études déjà effectuées sur les Reptiles Sauriens (Platel et Bauchot, 1970 ; Bauchot, Platel et Petermann, 1972) et sur la Truite Arc-en-ciel (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973) ont montré que, dans une telle relation pondérale encéphalo-somatique, il était possible de substituer au poids somatique des mensurations externes non soumises aux fluctuations saisonnières : il s'agit de la longueur museau-cloaque dans le cas des Lézards et de la longueur préanale pour la Truite. Il nous a paru intéressant de réaliser une étude comparable chez un Sélacien, pour qui, à notre connaissance, une telle analyse n'a jamais été tentée ; les données biométriques relatives à la petite Roussette (*Scyliorhinus canicula*) portent essentiellement sur les organes génitaux, le foie ou les rapports poids somatique/taille (Olivereau et Leloup, 1950 ; Mellinger, 1966).

La détermination du coefficient d'allométrie de la relation pondérale encéphalo-somatique intraspécifique montre qu'il est de 0,23 chez les Mammifères (Bauchot et Stephan, 1964), mais qu'il est plus élevé chez le Scinque (Reptile Saurien) : 0,367 (Platel et Bauchot, 1970) et chez la Truite Arc-en-ciel (Poisson Téléostéen) : 0,462 (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973). Les seules informations que l'on possède sur les Chondrichthyens sont dues à Necrasov, Haimovici et Cristescu (1959) ; en fait, leurs « indices de poids » sont des quotients des différents poids (somatique, encéphalique...) ; les autres données proviennent de la comparaison de la longueur des diverses parties de l'encéphale ; enfin l'absence de toute analyse statistique rend difficile l'utilisation de leurs résultats.

Matériel

Ce travail a été réalisé, au printemps de cette année, sur 66 individus appartenant à l'espèce *Scyliorhinus canicula* (L.) (Petite Roussette). Les animaux de 1 à 36 proviennent du Laboratoire de Biologie marine de Concarneau, de 37 à 62 de la Station biologique de Roscoff ; les quatre derniers (63 à 66) appartiennent à un élevage réalisé par G. Collenot (1966) dans l'aquarium marin de notre laboratoire.

On reconnaît le sexe des animaux à la présence de ptérygopodes chez les mâles. Aucun des individus femelles n'était en période de reproduction (pas d'œufs dans les oviductes). Si on tient compte des données de Mellinger (1966), la moitié de notre échantillon est composé d'individus sexuellement mûrs (poids des mâles supérieur à 400 grammes, poids des femelles égal ou supérieur à 600 grammes) ;

cependant, un certain nombre de femelles dont le poids excédait 600 grammes, nous ont paru immatures (glandes nidamentaires encore peu développées) ; il est probable qu'il s'agit, dans ce cas, d'individus à qui la captivité prolongée (quatre mois) a fait perdre la faculté de se reproduire (Guariglia, 1937).

Méthode

Protocole de mesures et de dissection.

Chaque animal est anesthésié au MS 222 (Laboratoire Sandoz), puis pesé et mesuré. Les mensurations suivantes ont été retenues : longueur totale *b*, longueur museau-cloaque (préanale) *a*, longueur prédorsale *d* et longueur céphalique *c* mesurée du bout du museau à la dernière fente branchiale (Fig. 1).

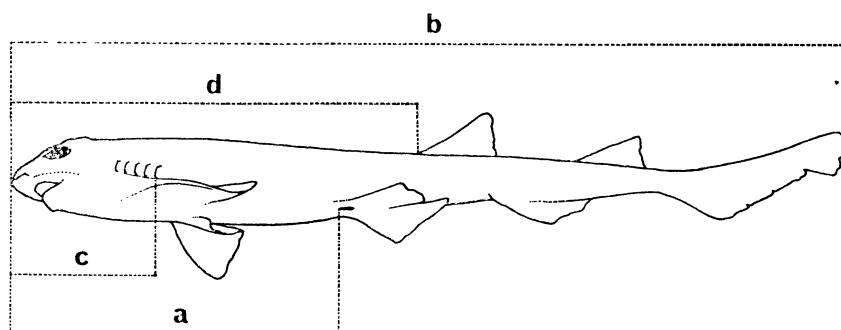


FIG. 1

Scyliorhinus canicula : vue latérale schématique sur laquelle sont rappelées les longueurs préanale *a*, totale *b*, céphalique *c* et prédorsale *d*.

Après mise à nu et préfixation dans le picroformol acétique de Bouin, l'encéphale est isolé de la tête ; les nerfs crâniens sont sectionnés à leur départ ; les tractus optiques sont coupés immédiatement en avant du chiasma ; la section entre encéphale et moelle épinière s'effectue au niveau de la première paire de nerfs rachidiens.

Le corps est pesé à 0,1 g près pour les individus juvéniles, à 1 g près pour les animaux « adultes », soit avec une précision moyenne de 2 p. 1000 dans les deux cas ; l'encéphale est pesé à l'aide d'une balance de précision à 0,001 g près, soit avec une erreur relative de 1 p. 1000 ; quant aux longueurs, mesurées au mm près, elles sont obtenues avec une précision moyenne qui varie de 1 p. 100 pour la longueur céphalique *c* à 2 p. 1000 pour la longueur totale *b*. Ces données sont rassemblées dans le tableau I.

Modification du poids encéphalique au cours de la fixation.

Le séjour de l'encéphale des Vertébrés dans le fixateur de Bouin s'accompagne de modifications pondérales qu'il est nécessaire d'estimer. L'un de nous (Bauchot, 1967) a montré chez le Rat (et vérifié

TABLEAU I
Scyliorhinus canicula : Données numériques individuelles.

N°	Ps	b	d	a	c	Pe	N°	Ps	b	d	a	c	Pe
01	590,0	59,3	30,5	25,3	10,1	1,165	34	338,0	49,1	23,0	20,1	7,7	0,919
02*	865,0	71,2	33,6	28,7	11,5	1,584	35*	217,0	41,7	20,0	17,7	6,5	0,729
03*	323,0	48,5	22,9	21,0	8,6	1,037	36	344,0	49,2	24,0	20,9	8,8	0,963
04	220,0	41,8	19,3	16,9	7,7	0,917	37	452,0	55,7	26,5	22,5	9,8	1,419
05*	715,0	59,2	28,5	26,4	11,6	1,369	38*	760,0	64,9	31,6	29,4	11,9	1,484
06	652,0	56,9	28,0	24,2	10,1	1,479	39*	415,0	53,1	25,1	21,8	9,8	1,241
07	237,0	42,2	20,2	17,5	7,8	0,903	40	700,0	62,3	29,9	26,3	11,1	1,462
08	300,0	45,9	21,6	18,9	8,3	1,011	41	572,0	60,5	29,5	26,1	10,2	1,340
09	362,0	47,0	22,7	20,0	8,1	1,077	42	444,0	55,6	26,4	23,3	9,8	1,294
10	505,0	55,5	26,0	23,3	10,7	1,295	43	540,0	60,5	28,4	24,6	10,9	1,441
11	710,0	58,4	28,3	25,9	10,2	1,434	44	613,0	59,2	28,7	24,9	10,9	1,499
12	365,0	49,0	22,1	19,9	9,2	1,072	45	538,0	58,4	28,7	24,6	10,8	1,370
13	265,0	46,0	21,7	19,0	8,6	1,013	46	630,0	59,4	28,9	24,9	10,7	1,422
14*	818,0	64,8	31,4	28,2	11,1	1,781	47*	687,0	61,0	30,3	26,5	11,9	1,658
15	185,0	39,7	18,3	16,1	7,2	0,759	48	672,0	59,5	28,8	25,6	10,4	1,593
16	208,0	43,1	20,1	16,8	7,4	0,804	49	586,0	59,7	29,2	25,6	11,3	1,496
17*	301,0	50,5	22,9	20,8	8,9	1,002	50	440,0	53,0	26,8	23,3	9,7	1,402
18	362,0	47,7	21,3	19,2	8,9	1,053	51	288,0	45,7	21,6	18,4	7,8	1,084
19*	492,0	54,8	25,3	23,0	10,1	1,293	52	512,0	56,0	28,4	24,4	10,6	1,360
20*	213,0	43,0	20,2	17,6	7,8	1,013	53	368,0	52,4	25,2	21,6	9,5	1,170
21	396,0	51,3	23,7	21,0	9,0	1,152	54	692,0	59,6	28,7	25,3	10,7	1,540
22	465,0	54,5	25,5	22,0	9,9	1,195	55*	600,0	60,4	29,0	25,5	10,2	1,482
23	373,0	46,7	22,7	19,8	8,6	1,050	56	277,0	48,7	23,2	19,9	8,5	1,136
24*	680,0	62,4	29,2	25,7	11,0	1,399	57	499,0	58,2	28,1	25,4	10,0	1,344
25	770,0	64,4	31,0	27,5	11,4	1,551	58	695,0	59,8	29,1	25,4	10,0	1,348
26	310,0	46,5	22,2	18,7	8,7	1,000	59	701,0	60,1	28,7	25,0	10,9	1,484
27	170,0	41,4	19,4	16,4	7,4	0,805	60	605,0	58,5	28,0	25,4	10,3	1,552
28	262,0	46,0	20,3	18,3	8,2	1,101	61	605,0	59,0	28,7	25,1	11,4	1,452
29	202,0	43,4	20,5	17,1	7,6	0,813	62	614,0	56,5	28,0	23,8	9,5	1,329
30	332,0	48,2	22,9	19,8	8,5	0,937	63	25,9	22,6	10,4	9,7	3,6	0,219
31*	226,0	46,1	22,1	18,9	7,3	0,891	64	24,2	21,1	9,3	8,5	3,7	0,222
32	223,0	42,1	20,4	17,4	7,5	0,866	65	98,4	31,2	14,9	13,7	5,3	0,469
33	325,0	50,3	23,9	20,9	7,6	1,031	66	36,0	23,7	11,1	9,6	4,1	0,281

Les poids sont exprimés en grammes, les mensurations somatiques en centimètres. Les mâles sont marqués d'un astérisque ; les individus sexuellement mârs sont en caractères gras.

par la suite chez de nombreux Mammifères) que cette opération a pour conséquence une diminution du poids (environ 4 p. 100 au cours des premières 24 heures de la fixation) ; on retrouve également ce phénomène et ce pourcentage chez les Reptiles, les Amphibiens et les Téléostéens. Chez la Roussette, au contraire, le séjour dans le Bouin s'accompagne d'une augmentation brusque et importante du poids de l'encéphale (12 p. 100 après 2 h 30 de fixation). Nous en avons analysé l'évolution à l'aide de 9 encéphales prélevés et pesés d'abord à l'état frais. On porte alors chaque poids frais initial à la valeur 1.000 pour pouvoir ensuite en exprimer la variation en pour mille de cette valeur de base. Les pesées sont effectuées toutes les 30 minutes pendant les trois premières heures, puis chaque heure jusqu'à la septième heure ; l'expérience est ensuite prolongée pendant 259 heures en espaçant progressivement les mesures (24 heures, 48 heures, 96 heures...). On calcule enfin, pour chaque série de pesées, la valeur moyenne et l'écart type pour les 9 poids encéphaliques. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau II ; la courbe de variation du poids encéphalique moyen est donnée par la figure 2. On constate que l'amplitude maximale est rapidement atteinte (2 h 30 environ après le début de l'immersion dans le

TABLEAU II
Scyliorhinus canicula : Evolution du poids encéphalique au cours de la fixation dans le Bouin.

n°	Pe f.	t°	t 1/2	t 1	t 1,5	t 2	t 2,5	t 3	t 4	t 5	t 6	t 7	t 31	t 51	t 91	t 139	t 163	t 259
36	0.963	1.000	1.067	1.098	1.133	1.135	1.158	1.153	1.142	1.143	1.143	1.138	1.083	1.076	1.019	—	—	—
37	1.419	1.000	1.032	1.069	1.094	1.106	1.112	1.104	1.115	1.115	1.113	1.111	1.083	1.038	1.011	—	—	—
38	1.484	1.000	1.078	1.094	1.115	1.105	1.119	1.100	1.115	1.104	1.103	1.085	1.067	1.037	1.009	0.986	0.972	0.966
39	1.241	1.000	1.027	1.079	1.093	1.110	1.106	1.110	1.121	1.111	1.109	1.085	1.070	1.023	0.999	0.995	0.992	0.952
40	1.462	1.000	1.038	1.074	1.092	1.118	1.106	1.102	1.103	1.096	1.097	1.078	1.073	1.014	0.984	—	—	—
41	1.340	1.000	1.059	1.082	1.097	1.118	1.124	1.111	1.113	1.103	1.118	1.087	1.082	1.031	1.009	0.999	0.991	0.958
42	1.294	1.000	1.055	1.083	1.094	1.100	1.096	1.094	1.095	1.083	1.070	1.060	1.052	1.015	0.984	0.967	0.955	0.954
43	1.441	1.000	1.041	1.082	1.104	1.117	1.115	1.112	1.112	1.105	1.083	1.085	1.062	1.028	0.997	—	—	—
46	1.422	1.000	1.052	1.089	1.092	1.102	1.108	1.096	1.097	1.089	1.079	1.067	1.048	1.010	0.992	0.979	0.970	0.952
Moyenne			1.050	1.083	1.102	1.112	1.116	1.109	1.113	1.105	1.102	1.088	1.069	1.030	1.000	0.985	0.976	0.956
σ			0.016	0.009	0.013	0.010	0.017	0.017	0.013	0.016	0.021	0.022	0.012	0.019	0.012	0.011	0.014	0.005

Pe.f. : Poids frais; t°, t 1/2, t 1, t 1,5... : espacement dans le temps (en heures) des différentes pesées.

Bouin), puis décroît très lentement ensuite ; on retrouve la valeur du poids frais environ 95 heures après le début de l'expérience.

C'est un fait connu depuis longtemps que le sang des Sélaciens est isotonique à l'eau de mer ; il montre cependant par rapport à celle-ci un déficit en sels que compense la présence d'importantes quantités d'urée : de 8 à 14 g par litre suivant les espèces (Smith, 1929) ; cette urée est responsable du tiers de la pression osmotique du sang (Smith, 1936).

Chez *Scyliorhinus canicula*, la pression osmotique du sérum est de 1,19 osmole, c'est-à-dire légèrement supérieure à celle de l'eau

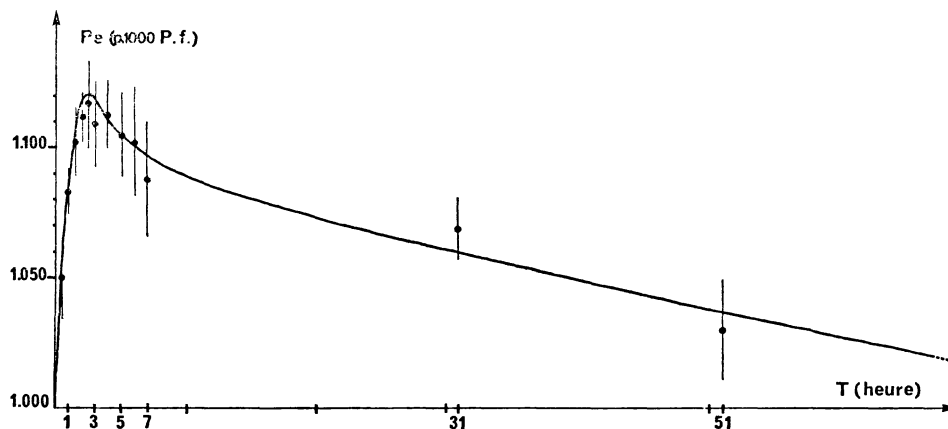


FIG. 2

Evolution du poids de l'encéphale de *Scyliorhinus canicula* dans le liquide de Bouin. P.f. : poids frais.

de mer : 1,16 osmole (Nicol, 1967). Une telle valeur pourrait expliquer l'augmentation brusque de poids que nous avons constatée lors des premières heures de la fixation. Cependant, les études de Baker (1933) sur la pression osmotique de divers fixateurs montrent que le liquide de Bouin possède une pression osmotique de 100 atmosphères, soit 4,2 osmoles ; mais Tellyesniczky (1927) considère que la pression osmotique des fixateurs ne peut être déterminante car de nombreux phénomènes entrent en jeu : vitesse de pénétration des divers consti-

FIG. 3

Scyliorhinus canicula : dessins de l'encéphale d'un individu « adulte » en vue dorsale (a) et ventrale (b), et schéma de l'encéphale d'un individu « juvénile » en vue dorsale (c).

aur. : auricule cérébelleuse ; b.o. : bulbe olfactif ; c.a.p.d. : commissure antérieure, partie dorsale ; c.a.p.v. : commissure antérieure, partie ventrale ; c.e. : canal de l'épendyme ; c.o. : chiasma optique ; cer. : cervelet ; épi. : tige épiphysaire ; hab. : ganglions de l'habenula ; hypo. : hypophyse ; inf. : infundibulum ; l. inf. hyp. : lobe inférieur de l'hypothalamus ; m.e. : moelle épinière ; m.o. : medulla oblongata ; n.o.s. : nerf ophtalmique superficiel ; n.r. : première paire de nerfs rachidiens ; n.t. : nerf terminal ; r.n.e. : recessus neuroporique externe ; s.v. : sac vasculaire ; t.c.a. : toile choroïdienne antérieure ; t.c. 4° v. : toile choroïdienne du quatrième ventricule ; t.m. : toit mésencéphalique ; teg. : tegmentum ; v.t. : velum transverse ; TEL. : télencéphale ; DIENC. : diencéphale ; MES. : mésencéphale ; RHOMB. : rhombencéphale ; II à X : nerfs crâniens.

tuants, degré de dissolution des lipides, précipitation plus ou moins rapide des protéines ; il estime enfin que les échanges à travers les membranes semi-perméables peuvent présenter des modifications

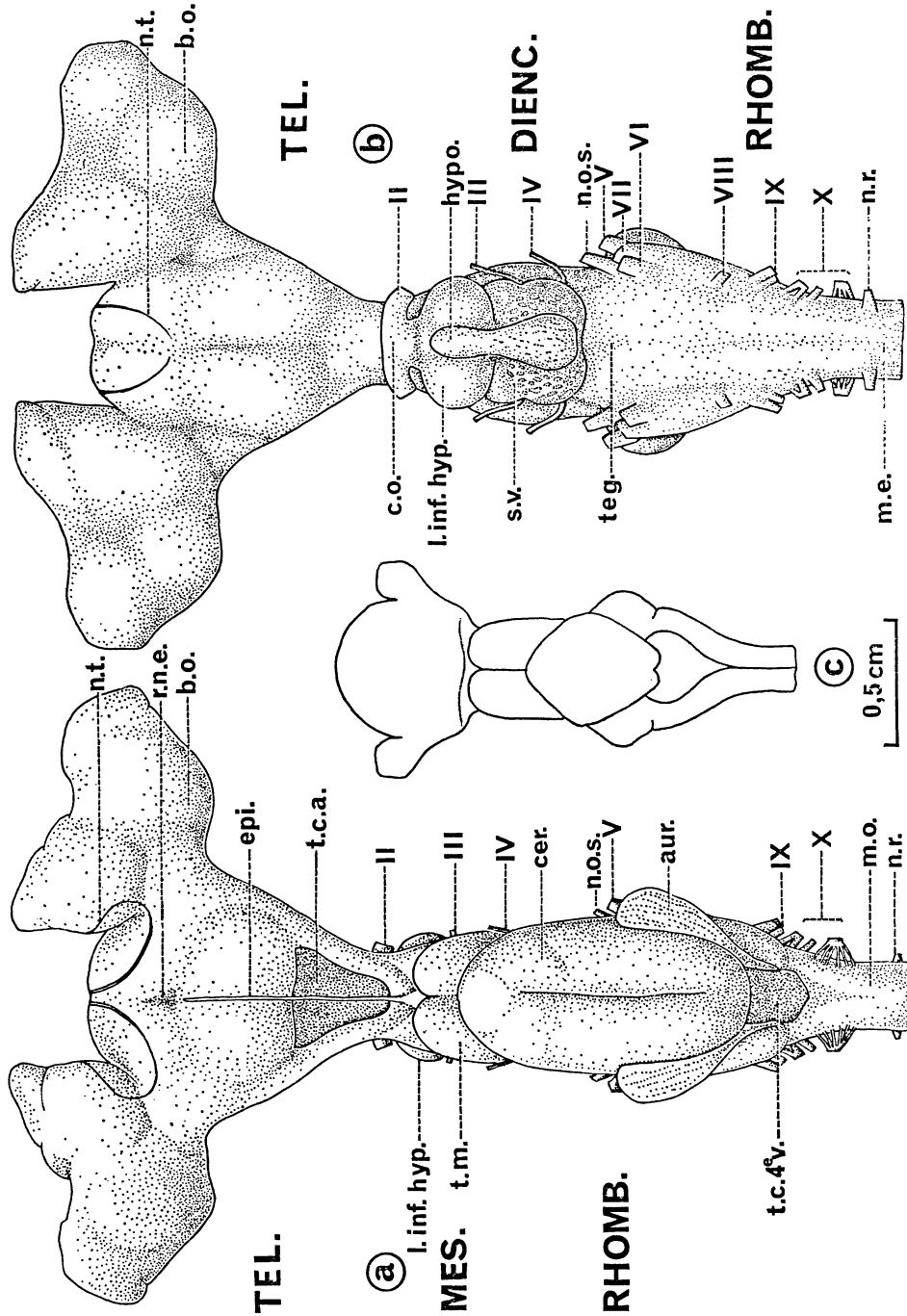


FIG. 3

importantes dans une cellule en cours de fixation. Nous constatons, en effet, une augmentation du poids de l'encéphale, due vraisemblablement à une entrée d'eau, bien que le Bouin soit théoriquement hypertonique par rapport au sang des Sélaciens ; il est donc probable que certains des constituants de ce fixateur n'interviennent pas dans un premier temps ; il s'agit vraisemblablement de l'acide picrique. Le sang de Mammifère ayant une pression osmotique de 0,32 osmole et celui de la Roussette, de 1,19 osmole, la différence de comportement peut alors s'expliquer en supposant que la pression osmotique réelle du liquide de Bouin est intermédiaire entre ces deux valeurs.

Des travaux de Obenberger, Cejkova, Bolkova et Babicky (1971) et Obenberger, Bolkova, Cejkova et Babicky (1971) sur la cornée de la Roussette sembleraient indiquer que, dans le processus étudié, le pH des solutions, et non la pression osmotique, joue le rôle déterminant. Il n'en reste pas moins vrai que le tissu de Sélacien, quelle que soit la cause invoquée, se comporte dans le fixateur acide de Bouin de façon opposée à celle des Mammifères ou des Téléostéens.

Description sommaire de l'encéphale

Les caractéristiques de l'encéphale de la Petite Roussette, *Scyliorhinus canicula* (L.) sont bien connues (Haller, 1898 ; Johnston, 1911 ; Hafferl, 1925), et de nombreux auteurs en ont donné une représentation le plus souvent limitée à la face dorsale ; aussi avons-nous jugé utile d'en proposer ici les trois aspects, dorsal, ventral (Fig. 3, a et b) et latéral (Fig. 4, a) ; nous y avons adjoint un schéma de l'encéphale d'un individu juvénile, en vue dorsale, car ce dernier montre des particularités qu'on ne retrouve plus chez l'adulte (Fig. 3, c). Le schéma d'une coupe sagittale médiane complète notre illustration (Fig. 4, b) ; un tel document fait en effet souvent défaut et, seuls, Ariëns Kappers (1921), Bäckström (1924) et Beccari (1943) en ont donné une représentation partielle.

La variabilité pondérale et métrique

Méthode de calcul.

La variabilité des données de l'échantillon est analysée pour chacun des paramètres par calcul de la valeur moyenne, de l'écart type ainsi que de l'« erreur » standard en pourcentage, c'est-à-dire de l'écart type rapporté à la moyenne. Ce dernier procédé permet la comparaison de la variabilité pour des moyennes différentes. L'utilisation de la racine cubique du poids somatique ($\sqrt[3]{Ps}$ est l'homologue d'une longueur) permet de rendre compte de la variabilité de cette dernière donnée dans l'analyse des grandeurs linéaires.

Résultats.

Les résultats de ces calculs sont consignés dans le tableau III. On y voit que l'« erreur » standard p. 100 du poids encéphalique ($Pe : 28,81$) est très nettement inférieure à celle du corps entier

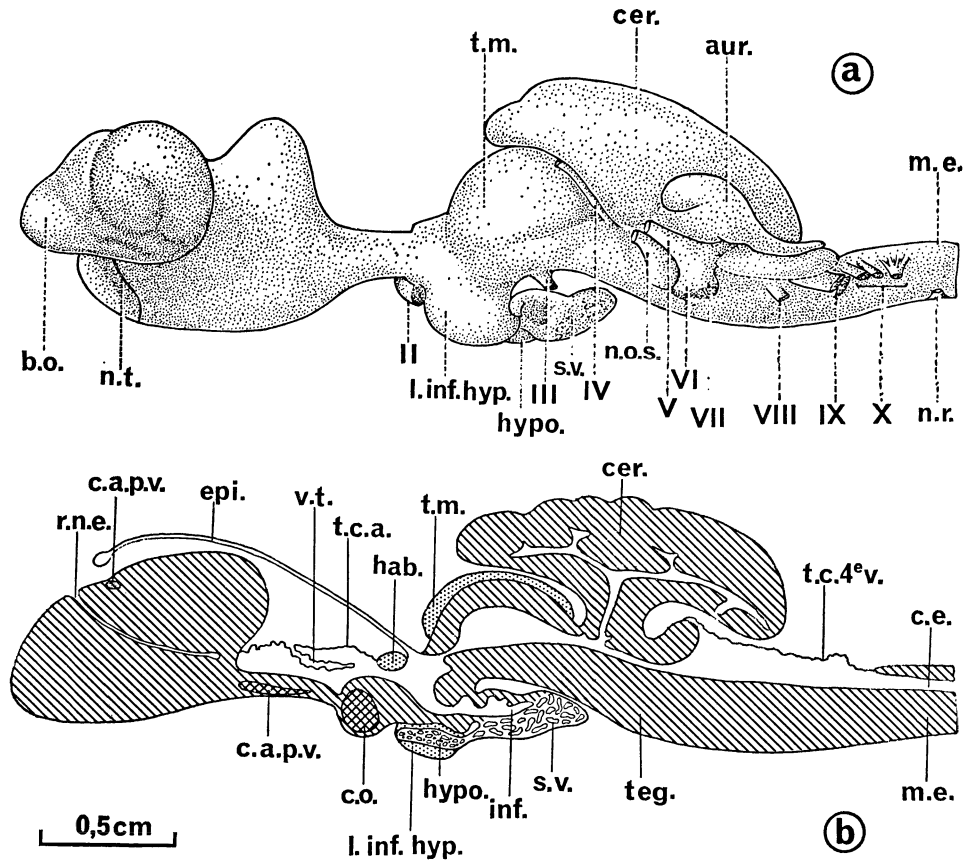


FIG. 4

Scyliorhinus canicula : dessin de l'encéphale en vue latérale (a) et schéma de la coupe sagittale médiane (b) (les structures recouvertes de pointillés ne figurent pas dans le plan sagittal médian). Mêmes abréviations que pour la figure 3.

Ps : 69,13). Ce résultat confirme ce que nous avons déjà noté chez la Truite Arc-en-ciel, c'est-à-dire que le poids encéphalique caractérise mieux l'espèce que le poids somatique (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973).

La comparaison des « erreurs » standard p. 100 des diverses valeurs métriques montre qu'elles diffèrent peu les unes des autres ;

TABLEAU III
Scyliorhinus canicula : Etude de la variabilité.

Grandeur	Moyenne	Ecart-type	" Erreur " standard %
Pe	1,168	0,336	28,81
Ps	344,23	237,98	69,13
$\sqrt[3]{Ps}$	7,34	1,47	19,96
d	24,65	5,08	20,60
a	23,87	5,10	21,34
b	51,58	10,00	19,39
c	9,17	1,88	20,51

il n'est donc pas possible, à ce stade, de retenir l'une de ces variables plutôt qu'une autre comme grandeur de référence; le poids somatique peut aussi être retenu, puisque l'erreur standard de sa racine cubique est du même ordre de grandeur que celles des paramètres linéaires.

Le poids encéphalique chez *Scyliorhinus canicula* (L.).

Méthodes de calcul.

La relation qui lie le poids encéphalique et le poids somatique est une relation d'allométrie qu'exprime la formule :

$$Pe = kPs^{\alpha}$$

que l'on étudie plus aisément après transformation logarithmique :

$$\log Pe = \alpha \log Ps + \log k$$

car elle devient l'équation d'une droite de pente α et d'ordonnée à l'origine $\log k$.

La détermination de la pente α est un problème de régression qui suppose le calcul préalable du coefficient de corrélation r des n couples de valeurs étudiées (ici $n=66$). L'usage du coefficient de régression (CR) sous-entend cependant que l'une des variables (Pe) est dépendante de l'autre (Ps), ce qui n'est pas démontré. Aussi, préférons-nous faire appel à deux autres méthodes présentant un plus haut degré de généralité ; il s'agit de la détermination de la pente de l'axe majeur réduit (AMR) de Teissier (1948) d'une part et de l'axe principal (AP) de l'ellipse de distribution d'autre part.

Une étude identique est faite pour les relations Pe/a , Pe/b , Pe/c et Pe/d ainsi que $Pe/\sqrt[3]{Ps}$; nous avons enfin complété cette analyse en comparant au poids somatique les diverses longueurs retenues : relations a/Ps , b/Ps , c/Ps et d/Ps .

TABLEAU IV
Scyliorhinus canicula : Etude des corrélations ; principaux coefficients.

Relation	Coefficient de corrélation	Coefficient de régression	Axe majeur réduit	Axe principal de l'ellipse
Pe/Ps	0,9767	0,553	0,566	0,560
Pe/ $\sqrt[3]{Ps}$	0,9768	1,660	1,700	1,719
Pe/d	0,9694	1,613	1,664	1,689
Pe/a	0,9646	1,624	1,683	1,712
Pe/b	0,9754	1,725	1,769	1,792
Pe/c	0,9747	1,617	1,659	1,679
d/Ps	0,9864	0,336	0,340	0,337
a/Ps	0,9872	0,332	0,336	0,333
b/Ps	0,9873	0,316	0,320	0,317
c/Ps	0,9761	0,333	0,342	0,335

L'ensemble de ces résultats est consigné dans le tableau IV et les figures 5, 6 et 7 en illustrent l'aspect graphique en doubles coordonnées logarithmiques : Fig. 5, relation Pe/Ps ; Fig. 6, relations Pe/a , Pe/b , Pe/c , Pe/d ; Fig. 7, relations a/Ps , b/Ps , c/Ps , d/Ps .

Résultats.

Nous avons d'abord comparé la valeur du coefficient d'allométrie de la relation poids/taille trouvé par Mellinger (1966) à celle que nous avons calculée pour a/Ps . Nos résultats sont identiques, ce qui nous permettra plus loin d'utiliser certaines des conclusions de cet auteur, lors de la ségrégation des individus sexuellement mûrs et immatures, par exemple.

La pente de l'axe majeur réduit de la relation Pe/Ps est de 0,566, celle de l'axe principal de l'ellipse 0,560 et le coefficient de

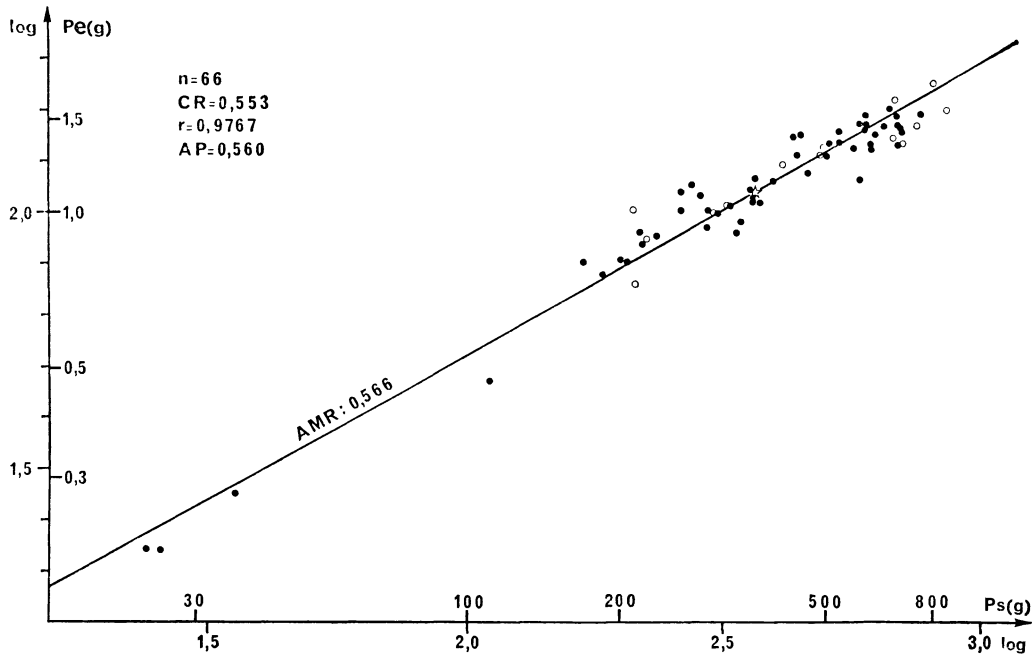


FIG. 5

Corrélation poids encéphalique - poids somatique (Pe/Ps); coordonnées logarithmiques; AMR : axe majeur réduit; AP : axe principal de l'ellipse; CR : coefficient de régression; le centre de gravité est indiqué par une étoile; les individus mâles sont représentés par un cercle clair, les individus femelles, par un point noir.

régression 0,553. Ces valeurs sont proches de celles qu'on obtient chez un autre Sélacien, *Torpedo marmorata* Risso dont l'étude est actuellement en cours (AMR=0,563 ; AP=0,560 ; CR=0,556). Les coefficients d'allométrie de la relation pondérale encéphalo-somatique chez ces deux Chondrichthyens sont donc bien supérieurs à ceux qui ont été trouvés chez la Truite Arc-en-ciel (Téléostéen, Salmonidé : 0,462) (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973), chez les Sauriens (0,391) (Platel, 1972), chez le Poulet (pendant la phase de croissance postnatale : 0,365) (Platel, Bauchot et Delfini, 1973) ou pour les Mammifères Insectivores (0,23) (Bauchot et Stephan, 1964). Il semble donc se confirmer, bien qu'il soit encore trop tôt pour se prononcer de façon définitive, que la valeur de l'allométrie pondérale encéphalo-

somatique intraspécifique soit caractéristique de la classe de Vertébrés étudiée, sinon de son niveau évolutif.

Nous avons enfin calculé la variabilité du coefficient k propre à chaque individu (coefficient d'encéphalisation) de la formule $Pe = kPs^a$ dans la perspective de comparaisons ultérieures avec d'autres espèces; sa valeur moyenne est de 4,028 cg pour $Ps = 1$ g, avec un écart type de 0,363; l'« erreur » standard p. 100 est de 9,010.

L'étude des coefficients de corrélation (tableau IV., deuxième colonne) montre que le poids somatique et sa racine cubique sont les valeurs dont la variation suit au plus près celle du poids encéphalique (Pe/Ps , $r = 0,9767$; $Pe/\sqrt[3]{Ps}$, $r = 0,9768$); la longueur totale b présente également une corrélation étroite avec le poids encéphalique (Pe/b , $r = 0,9754$), ainsi que la longueur céphalique c (Pe/c , $r = 0,9747$); les deux dernières mensurations, longueurs préanale a et pré-dorsale d montrent des corrélations bien moins élevées (Pe/a , $r = 0,9646$; Pe/d , $r = 0,9694$). Alors que, chez le Scinque (Platel et Bauchot, 1970), l'Agame (Bauchot, Platel et Petermann, 1972) et chez la Truite Arc-en-ciel (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973), la distance préanale pouvait être retenue comme grandeur de référence à défaut du poids somatique, chez la Petite Roussette au contraire, la plus faible valeur du coefficient de corrélation Pe/a nous conduit à choisir une autre grandeur linéaire de référence.

Il importe auparavant de mieux connaître la croissance relative des diverses parties du corps au cours du développement. Leloup et Oliveau (1951) signalent en effet qu'il existe, au moment de la maturité sexuelle une accélération de la croissance de la partie préanale et un ralentissement de la partie postanale. Nous avons fractionné l'échantillon en deux lots: un lot composé d'individus immatures ($n = 32$) et un lot d'individus dont la taille correspond à la maturité sexuelle ($n = 34$) (d'après Fauré-Fremiet, 1942 ainsi que Mellinger, 1966). Cette ségrégation se situe aux environs de 400 g pour le poids somatique et de 53 cm pour la longueur totale (b). Cependant, ce choix est sujet à caution car, comme on l'a signalé plus haut, certaines femelles de grande taille semblaient immatures. De plus, les individus de notre échantillon proviennent soit de Concarneau, soit de Roscoff, et Fauré-Fremiet (1942) a constaté que la maturité sexuelle apparaissait à des tailles différentes dans ces deux localités. Nous pensons cependant que notre limite marque assez fidèlement la séparation entre animaux sexuellement mûrs et immatures puisqu'elle correspond, dans la plupart des relations étudiées, aux points de rupture de pente dont nous allons parler maintenant. Nous avons refait pour chacun des deux lots les mêmes calculs que pour l'ensemble de l'échantillon ainsi que pour les relations $(a - c)/Ps$ et $(b - a)/Ps$ afin d'avoir une idée plus précise de la croissance relative du « tronc » (partie postcéphalique et préanale) et de la queue (partie postanale). La comparaison des pentes (test de Student) (tableau V) montre :

- qu'il existe une différence significative entre les pentes des relations a/Ps et c/Ps ($t = 8,667$ et $t = 4,238$), hautement significative pour les pentes de la relation $(a - c)/Ps$ ($t = 86,089$);
- que la différence est hautement significative en ce qui concerne les pentes de toutes les relations Pe/Ps ou $Pe/\text{longueurs}$ (voir tableau V).

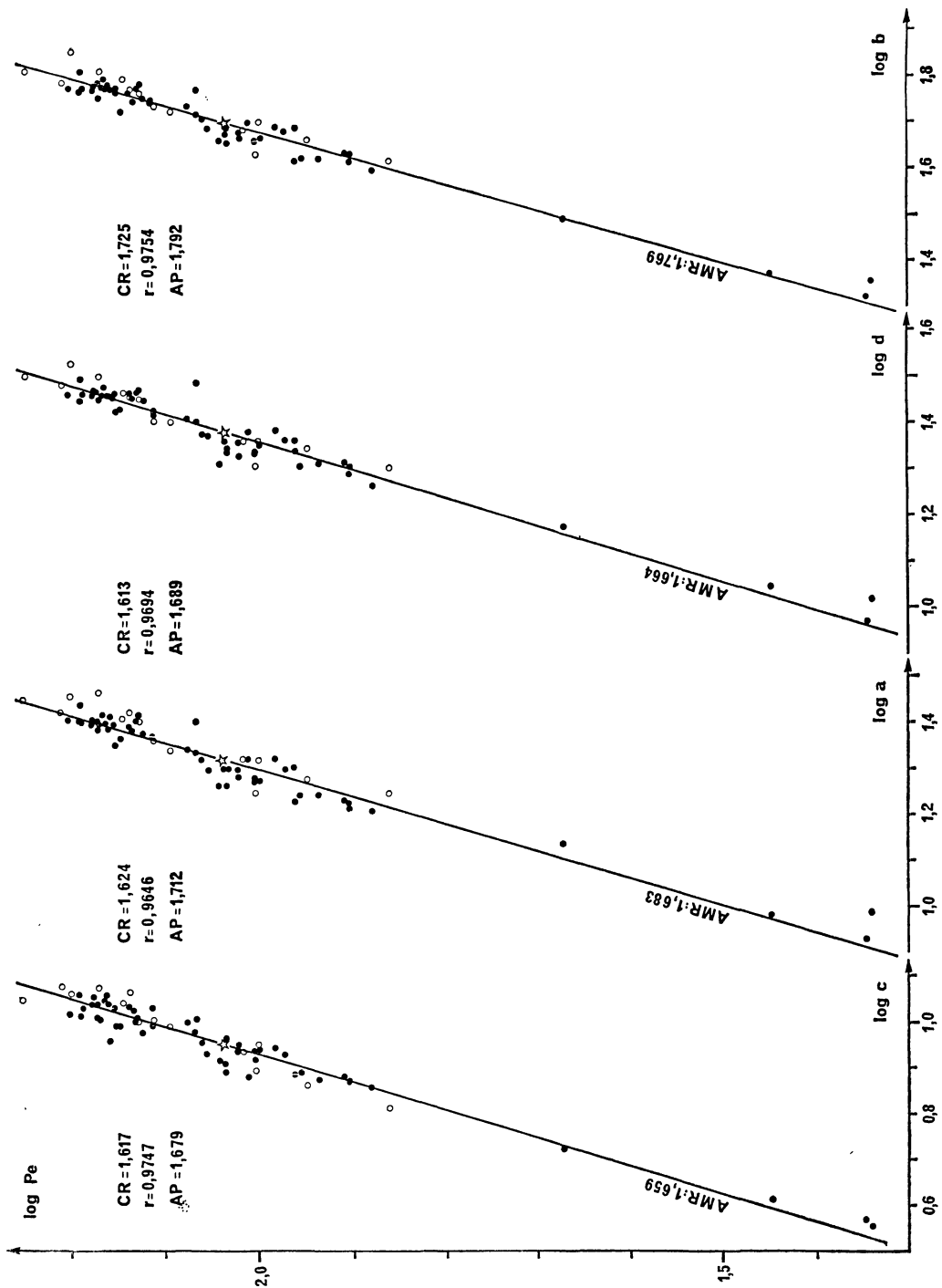


FIG. 6

Corrélation poids encéphalique - divers paramètres linéaires ; a, longueur préanale (Pe/a), b, longueur totale (Pe/b), c, longueur céphalique (Pe/c), d, longueur prédorsale (Pe/d).

Mêmes conventions que pour la figure 5.

Ces résultats permettent de conclure que la croissance de la tête subit un léger ralentissement après la maturité sexuelle, que celle de la région caudale ($b - a$) reste constante, alors que le tronc ($a - c$) présente une forte accélération de sa croissance. La longueur préanale a croît donc sensiblement, alors que la longueur prédorsale d ne présente pas d'accélération de croissance marquée, cette longueur comprenant à la fois une partie céphalique dont la croissance ralentit et une partie caudale dont la croissance est constante. En ce qui concerne les relations liant au poids encéphalique les diverses mensurations, la différence hautement significative est due non plus aux variations de croissance relative des différentes parties du corps, mais au ralentissement de la croissance encéphalique chez les adultes.

TABLEAU V

Scyliorhinus canicula :

Les relations d'allométrie chez les individus sexuellement mûrs et immatures.

Relation	Individus sexuellement mûrs (n = 34) Axe majeur réduit	Individus immatures (n = 32) Axe majeur réduit	t (Student)
Pe/Ps	0,479	0,609	20,114
Pe/d	1,414	1,847	50,597
Pe/a	1,311	1,929	67,102
Pe/b	1,508	1,922	46,464
Pe/c	1,456	1,794	23,427
d/Ps	0,338	0,330	1,570
a/Ps	0,360	0,316	8,667
b/Ps	0,317	0,317	0,055
c/Ps	0,329	0,340	4,238
(b - a)/Ps	0,331	0,320	1,559
(a - c)/Ps	0,740	0,316	86,089

Choix d'une grandeur de référence

Nous avons rappelé plus haut que l'utilisation du poids somatique comme grandeur de référence présente un certain nombre d'inconvénients car ce paramètre peut subir des variations dans les conditions naturelles au cours du cycle annuel (femelles pendant la période de reproduction par exemple) ou à la suite d'une période de captivité plus ou moins prolongée. Aussi est-il souhaitable de rechercher une autre grandeur de référence qui ne soit pas soumise à ce genre de fluctuations. On a montré, chez les Reptiles, que la longueur museau-cloaque fournissait de bons résultats à cet égard (Platel et Bauchot, 1970); récemment, chez la Truite Arc-en-ciel, le choix s'est porté sur la longueur préanale (Bauchot, Platel, Ridet et Thireau, 1973); dans les deux cas, la longueur retenue montrait également une très bonne corrélation avec le poids somatique, car les études ont été réalisées en se tenant à l'écart des conditions particulières mentionnées plus haut. L'analyse qui vient d'être faite ici nous conduit à retenir la longueur totale b chez la Roussette; cependant, chaque fois que cela sera possible, il faudra continuer de lui préférer le poids somatique car il est plus facile de peser un animal que de le mesurer (l'extension plus ou moins forte du corps provoque des erreurs de

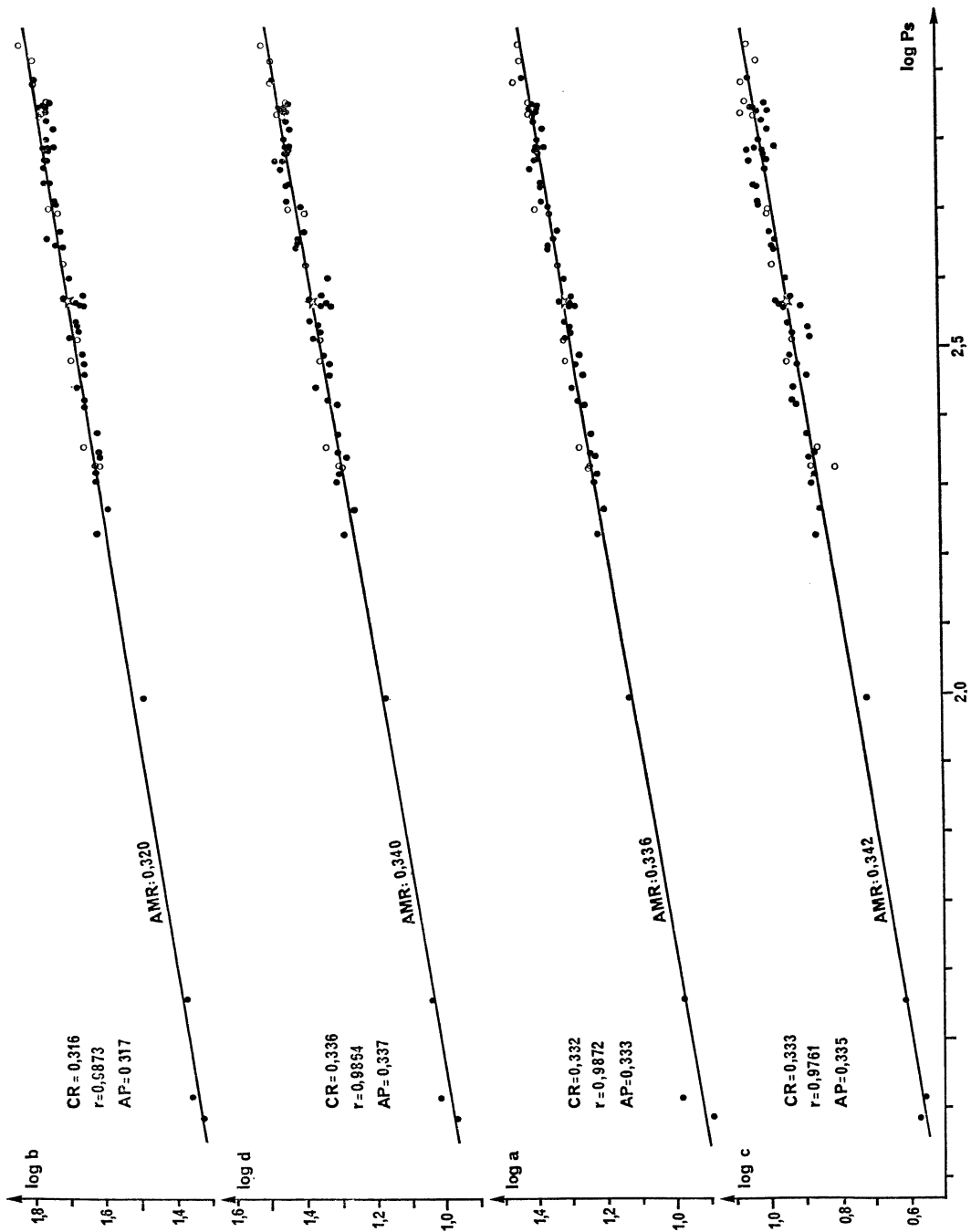


FIG. 7

Corrélation divers paramètres linéaires - poids somatique ; a : longueur préanale (a/Ps) ; b : longueur totale (b/Ps) ; c : longueur céphalique (c/Ps) ; d : longueur prédorsale (d/Ps).

Mêmes conventions que pour les figures 5 et 6.

mesure) et, bien que la variabilité de sa racine cubique (19,96) soit du même ordre de grandeur que celle de la longueur totale b (19,39), la relation Pe/Ps montre un coefficient de corrélation légèrement supérieur à celui de la relation Pe/b (Pe/Ps , $r = 0,9767$; Pe/b , $r = 0,9754$).

Conclusion

Cette analyse des relations encéphalo-somatiques pondérale et métrique chez *Scyliorhinus canicula* (L.) constitue le préalable à toute étude quantitative des formations encéphaliques chez cette espèce. Elle conduit à choisir comme grandeur de référence le poids somatique ou, à défaut, la longueur totale, après avoir montré que, contrairement à ce qui se produit chez les Vertébrés terrestres et les Téléostéens, l'effet immédiat du liquide de Bouin sur l'encéphale est une augmentation de poids de 12 p. 100. On a montré enfin, et ces résultats seront repris à l'occasion d'une prochaine étude interspécifique, que la Petite Roussette avait pour caractéristiques :

- un coefficient d'allométrie encéphalo-somatique pondéral de 0,56; il est voisin de celui de *Torpedo marmorata*, mais diffère de ceux des autres Vertébrés;
- un poids encéphalique et un poids somatique moyens d'« adulte » que l'on peut calculer à partir de l'échantillon limité aux individus sexuellement mûrs.

Summary

After a concise description of the brain of *Scyliorhinus canicula* (L.) (Dog-fish), the various correlations between brain-weight, body-weight and other linear measurements such as total size, preanal length, predorsal length and the length of the head are studied by the means of statistical methods on a sample of 66 individuals.

Contrary to what is known about land Vertebrates and Teleosts, the quick-action of the Bouin's fluid on the *Scyliorhinus*' brain is a weight increase of about 12 p. 100 during the first 2.30 hours before the usual decrease.

In *Scyliorhinus canicula* (L.), the intraspecific brain-body-weight relation shows an allometric coefficient of about 0.56 (reduced major axis: 0.566; regression coefficient: 0.533; ellipse principal axis: 0.560), which is higher than in the other Vertebrates previously studied (Mammals: 0.23 - Bauchot et Stephan, 1964; Saurians: 0.391 - Platel, 1972).

The analysis of the relation between body-weight, or brain-weight, and lengths allowed us to say that, total length excepted, the linear measurements cannot be used as independent variates; the only one variation of the total length follows closely the brain-weight and the body-weight variations: Pe/b , $r = 0.9754$; b/Ps , $r = 0.9873$.

Zusammenfassung

Bei *Scyliorhinus canicula* (L.) zeigt die intraspezifische Hirn- Körpergewichts- beziehung einen Allometrikoeffizienten von 0.56 (Reduzierte Hauptachse: 0.566; Regressionskoeffizient: 0.533, Ellipsenhauptachse: 0.560), der sichtlich höher ist als bei allen anderen bisher untersuchten Vertebraten (Säugetiere: 0.23 - Bauchot und Stephan, 1964; Eidechsen: 0.391 - Platel, 1972).

Im Gegensatz zu den Befunden bei terrestrischen Vertebraten und Knochen- fischen besteht die anfängliche Wirkung der Bouin'schen Flüssigkeit bei Knorpel- fischen in einer Gewichtszunahme des Gehirns von 12 %; nach 2 1/2 Stunden tritt der übliche Gewichtsverlust ein (Bauchot, 1967).

Die Untersuchung der Beziehungen zwischen verschiedenen linearen Parametern einerseits und dem Hirn- oder Körpergewicht andererseits, zeigt, daß diese linearen Maße nicht als Bezugsgrößen verwendet können, abgesehen von der Gesamtlänge des Körpers, deren Variation enge Beziehungen zu jener von Hirn- und Körpergewicht (P_e und P_s) zeigt (Korrelationskoeffizienten : $P_e/b = 0.9754$; $b/P_s = 0.9873$.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARIENS KAPPERS, C.U., 1921. — Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen. De Erven F. Bohn Verlag : Haarlem, 2, 704 pp.
- BÄCKSTRÖM, K., 1924. — Contributions to the forebrain morphology in Selachians. *Acta Zool.*, 5, pp. 123-240.
- BAKER, J.R., 1933. — Cytological Technique. Methuen & Co Ltd: London, 131 pp.
- BAUCHOT, R., 1967. — Les modifications du poids encéphalique au cours de la fixation. *J. Hirnforsch.*, 9, pp. 253-283.
- BAUCHOT, R. et STEPHAN, H., 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores Malgaches. *Acta Zool.*, 45, pp. 63-75.
- BAUCHOT, R., PLATEL, R. et PETERMANN, R., 1972. — La variabilité pondérale de quelques organes chez l'Agame (Margouillat) *Agama agama* (L.) (Reptilia, Sauria, Agamidae). *Zool. Anz.*, 188, sous presse.
- BAUCHOT, R., PLATEL, R., RIDET, J.M. et THIREAU, M., 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool.*, sous presse.
- BECCARI, N., 1943. — Neurologia comparata. Anatomo-funzionale dei Vertebrati compreso l'uomo. Sansoni Edizioni scientifiche : Firenze, 777 pp.
- 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.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1942. — Notes sur la biologie sexuelle de *Scyliorhinus canicula*. *Bull. biol. France-Belgique*, 76, pp. 244-249.
- GUARIGLIA, G., 1937. — Tiroide e ciclo sessuale nei Selaci ovipari. *Boll. Soc. Biol. Sper.*, 12, pp. 690-693.
- HAFFERL, A., 1925. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Vertebratengehirnes. III. Die Entwicklungsgeschichte des Gehirnes von *Scyllium canicula*. *Z. Ant. Entw.*, 77, pp. 572-649.
- HALLER, B., 1898. — Vom Bau des Wirbelthiergehirnes. I. *Salmo* und *Scyllium*. *Morph. Jahrb.*, 26, pp. 345-641.
- JOHNSTON, J.B., 1911. — The Telencephalon of Selachians. *J. Comp. Neurol.*, 21, pp. 1-113.
- 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.
- MELLINGER, J., 1966. — Etude biométrique et histophysiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde chez *Scyliorhinus caniculus* (L.). Contribution à l'étude des caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens. *Cah. Biol. Mar.*, 7, pp. 107-137.
- NECRASOV, O., HAIMOVICI, S. et CRISTESCU, M., 1959. — Contribution à l'étude du système nerveux central des Elasmobranches. *Lucrarile Sesiunii Stiintifice (15-17 septembrie 1956)*, *Statiunii Zoologice Marine « Prof Ioan Borcea » : Agigea*, pp. 195-205.
- NICOL, J.A.C., 1967. — The biology of marine animals. Sr Isaac Pitman & Sons Ltd: London, 699 pp.
- OFENBERGER, J., CEJKOVA, J., BOLKOVA, A. et BABICKY, A., 1971. — Hydration properties of the corneal stroma in Dogfish *Scyliorhinus canicula* L. I. Aqueous solutions near neutral pH. *Ophthal. Res.*, 2, pp. 266-272.
- OBERBERGER, J., BOLKOVA, A., CEJKOVA, J. et BABICKY, A., 1971. — Hydration properties of the corneal stroma in Dogfish *Scyliorhinus canicula* L. II. Acide and alkaline solutions. *Ophthal. Res.*, 2, pp. 317-321.

- 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.
- PLATEL, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C.R. Acad. Sc. Paris*, D, 274, pp. 2181-2184.
- PLATEL, R. et BAUCHOT, R., 1970. — L'encéphale de *Scincus scincus* (L.). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Zool. Anz.*, 184, pp. 33-47.
- PLATEL, R., BAUCHOT, R. et DELFINI, C., 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez *Gallus domesticus* L. Analyse au cours de l'incubation et de la période postnatale. *Zeit. f. wiss. Zool.*, sous presse.
- SMITH, H.W., 1929. — The composition of the body fluids of Elasmobranchs. *J. Biol. Chem.*, 81, pp. 407-419.
- SMITH, H.W., 1936. — The retention and physiological role of urea in the Elasmobranchii. *Biol. Rev.*, 11, pp. 49-77.
- TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie ; sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4, 1, pp. 14-53.
- TELLYESNICKY, K., 1927. — Fixation. Theorie, Allgemeines, Zellenfixation. Fixation und Nachbehandlung. In: Krause, R. Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. Urban & Schwarzenberg : Berlin u. Wien, II., pp. 750-785.