

**ÉTUDE BIOMÉTRIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE
DES RELATIONS ENTRE LES GONADES,
LE FOIE ET LA THYROÏDE
CHEZ *SCYLIORHINUS CANICULUS* (L.).
CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES CARACTÈRES SEXUELS
SECONDAIRES DES CHONDRICHTHYENS.**

par

Jean Mellinger

Laboratoire de Zoologie et d'Embryologie expérimentale (1),
Faculté des Sciences de Strasbourg (2).

Résumé

Les relations biométriques entre les gonades, le foie et la thyroïde ont été précisées pour les Roussettes pêchées dans le Pas-de-Calais. On a pu ainsi caractériser plus nettement les étapes de l'acquisition de la maturité génitale, qui revêt dans cette espèce un caractère tardif et soudain chez la femelle, quand on la compare au mâle. L'accroissement du foie et de la thyroïde par allométrie positive donne lieu à un dimorphisme sexuel net dès que le poids de 400 g est dépassé, stade auquel le mâle devient déjà mature. Chez la femelle sur le point de devenir mûre, une brusque prise de poids a été mise en évidence, qui se traduit par une relation poids/taille spéciale des femelles mûres. Cette discontinuité ne résulte pas de la croissance d'un organe particulier, comme l'ovaire, mais provient sans doute d'une réaction générale de l'organisme, typique de cette espèce. Son incidence sur les variations du rapport hépato-somatique est évidente. Une décharge lipidique du foie a lieu pendant la première vitellogenèse, mais l'existence d'un transfert de substance de cet organe vers l'ovaire n'est pas prouvée.

La malnutrition entraîne à la fois un épuisement hépatique et l'atrésie ovarienne. Cette dernière évoque une castration par l'involution du tractus génital, surtout des glandes nidamentaires, qui lui fait suite. Par contre, les importantes variations de la thyroïde (poids, taux de colloïde et activité mitotique), étudiées en détail chez les femelles pré-matures et matures, n'ont pu être rapportées à aucune phase déterminée de l'activité génitale, telle que la ponte, et ne sont pas affectées par l'atrésie.

Après la phase de crise qui correspond à l'acquisition de la maturité, on distingue une phase adulte finale des femelles, marquée par des fluctuations considérables du poids des différents organes. Chez ces femelles de plus de 800 g, en général, la compensation de la décharge hépatique paraît assurée dans un premier temps par une prolifération des hépatocytes, suivie dans un deuxième temps d'une reconstitution des réserves lipidiques.

Une revue des données actuelles sur la longévité, le taux de croissance, la relation poids/taille et le rapport hépato-somatique, chez les Chondrichthyens, fait ressortir l'existence d'un dimorphisme sexuel dans de nombreux cas. A la liste des caractères sexuels secondaires déjà connus, il convient d'ajouter ceux que les études biométriques décèlent. On a également tenté de savoir à quel sexe appartient chacun d'eux.

(1) Adresse : 12, rue de l'Université, Strasbourg (France).

(2) Nous remercions très vivement M. le Professeur R. Defretin de son hospitalité à l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux (Pas-de-Calais), Faculté des Sciences de Lille.

INTRODUCTION

A l'occasion de différents séjours à Wimereux (Pas-de-Calais), des Roussettes (*Scyliorhinus caniculus* = *Scyllium canicula*, etc.) ont été récoltées pour une étude de l'hypophyse (Mellinger, 1963). Sans chercher à réaliser une étude biométrique approfondie, nous avons relevé au moment de l'autopsie, pour chaque poisson, quelques mesures permettant d'apprécier le stade de la croissance ou de l'évolution génitale auquel on avait affaire. La grande variabilité des données, par exemple le poids du foie, rendait cette appréciation difficile. Les travaux antérieurs de biométrie, souvent effectués sans l'aide de méthodes statistiques sûres, ne donnaient pas les indications nécessaires. Il a donc fallu établir des graphiques de dispersion et rechercher les lois de variation régissant les organes intéressants, dans les deux sexes, pour notre matériel. Etant donnée la rareté des données concernant les Poissons cartilagineux, il nous a paru utile de donner, avec nos propres résultats, un aperçu général des connaissances biométriques actuelles sur ces Vertébrés bien particuliers, en nous plaçant au point de vue des différences sexuelles.

Le rôle des réserves lipidiques du foie dans la vitellogenèse de grand accroissement est bien connu chez les Poissons (cf. Olivereau et Leloup, 1950 ; Zahnd, 1957). Chez les Téléostéens, le foie s'enrichit en huile avant la croissance des ovocytes et se vide au profit de l'ovaire au moment de la vitellogenèse, dans beaucoup d'espèces. D'après Zahnd (1957, 1959), qui a étudié ces modifications chez *Xiphophorus* et *Lebistes*, c'est la folliculine qui en est responsable ; mais il est certain que d'autres réserves contribuent à la vitellogenèse, dont le foie ne couvrirait qu'un sixième des besoins. Chez les Séla-ciens, le foie participe aussi à la gestation, et il est souvent difficile, voire même impossible, de distinguer ce qui revient à la vitellogenèse dans les travaux effectués sur les formes vivipares. Parmi les formes ovipares, seule la Petite Roussette a été étudiée avec quelque détail.

Olivereau et Leloup (op. cit.), travaillant sur la Roussette méditerranéenne, qui présente des caractères biométriques très différents de ceux qu'on observe chez les variétés septentrionales (Leloup et Olivereau, 1951), donnent une représentation graphique des variations du rapport hépato-somatique (RHS). Pour l'obtenir, ils classent les mâles d'après le poids testiculaire et les femelles d'après les dimensions atteintes par les ovocytes les plus évolués (et non pas le poids ovarien), sans indiquer la valeur des intervalles de confiance des moyennes observées. Néanmoins, il est clair que le RHS est identique dans les deux sexes et qu'il augmente régulièrement avec le poids du corps, chez les individus infantiles. Chez le mâle, sa valeur se stabilise aux environs de 4, tandis qu'il continue de croître jusqu'à un autre plateau situé à 7 chez la femelle. Notons que la chute du RHS, chez celle-ci, n'a lieu qu'à la fin de la vitellogenèse, c'est-à-dire qu'elle ne se manifeste pas avant que le diamètre des ovocytes atteigne 12 à 14 mm. A l'âge adulte, la moyenne des RHS des femelles oscille entre 4,5 et 5 au cours des pontes successives.

Ces résultats plaident bien en faveur d'un rôle du foie dans la vitellogenèse. Mais, obtenus grâce à un procédé très particulier, différent pour chaque sexe, ils interdisent toute comparaison précise entre mâles et femelles, avec d'autres races ou d'autres espèces. Ils ne tiennent aucun compte de la variabilité. Enfin, la claire distinction entre les femelles immatures et les femelles matures apparaît comme une condition préalable, indispensable pour une telle étude. C'est par là que nous commencerons.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données proviennent de plusieurs groupes de Roussettes.

- I. Une quarantaine de Roussettes, presque toutes femelles, pêchées en mars 1960 et autopsiées immédiatement.
- II. Seize femelles, prises et autopsiées en octobre 1960.
- III. Une trentaine de Roussettes récoltées et sacrifiées aussitôt, en mars 1961.
- IV. Une soixantaine d'hypophysectomisées et de témoins, élevés depuis octobre 1960 jusqu'en mars 1961 ; leur alimentation était assurée par gavage régulier, et le contrôle de leur poids montra qu'il avait augmenté de 4,3 p. 100 en moyenne durant cette période, valeur satisfaisante.
- V. Par contre, un élevage comptant une cinquantaine d'individus, commencé en mars 1961 et poursuivi jusqu'en été, s'est soldé par une chute de poids de 9,5 p. 100 en moyenne ; la nourriture avait été simplement distribuée à la volée, ce qui paraît insuffisant pour cette espèce de Poissons (Vivien, 1941 ; Dodd et coll., 1959).

On a mesuré la longueur totale ($\pm 0,5$ cm), le poids total (± 1 g), le poids du foie, de l'ovaire (ou des deux testicules ; tissu épigonal compris), des deux glandes nidamentaires de la femelle ($\pm 0,5$ g). L'une ou l'autre de ces données manque dans certains lots. Le poids de la thyroïde ($\pm 0,001$ g) fut aussi noté, mais seulement dans les séries expérimentales.

Il fallait s'assurer que l'homogénéité des données était suffisante, de même que celle de leur variance, et cela par des vérifications *a posteriori*. Pour cela, on s'est borné à représenter les points figuratifs avec une couleur différente pour chaque groupe ; un examen de ces graphiques montre une bonne superposition des distributions. Aussi les seules différences retenues dans l'exposé des résultats concerneront-elles le sexe et la maturité génitale, à l'exception d'un cas particulier : les femelles atrétiques du groupe V.

Pour le traitement statistique des données, nous nous référons aux indications données dans les ouvrages de Lison (1958), Schwartz (1963), Arkin et Colton (1956). Pour représenter les croissances relatives des organes, ou l'augmentation du poids du corps en fonction de la taille, nous avons admis et vérifié la validité de la loi d'allométrie simple :

$$y = bx^a,$$

dont la généralité et la signification sont bien connues (Huxley et Teissier, 1936 ; White et Gould, 1965).

RÉSULTATS

Critères de la maturité génitale.

La Roussette a un cycle de reproduction annuel sans période de ponte nettement limitée. Nous avons obtenu des pontes, dans les

bacs d'élevage ou à l'autopsie, depuis octobre jusqu'en juillet, mais surtout pendant les mois d'avril et mai. Rien n'indique une influence de la saison sur les données recueillies.

1. Mâles.

Dans un travail d'histologie, nous avons montré que la mise en route de la spermatogenèse est lente et insensible (Mellinger, 1965). Il est difficile de préciser le moment de l'acquisition de la maturité,

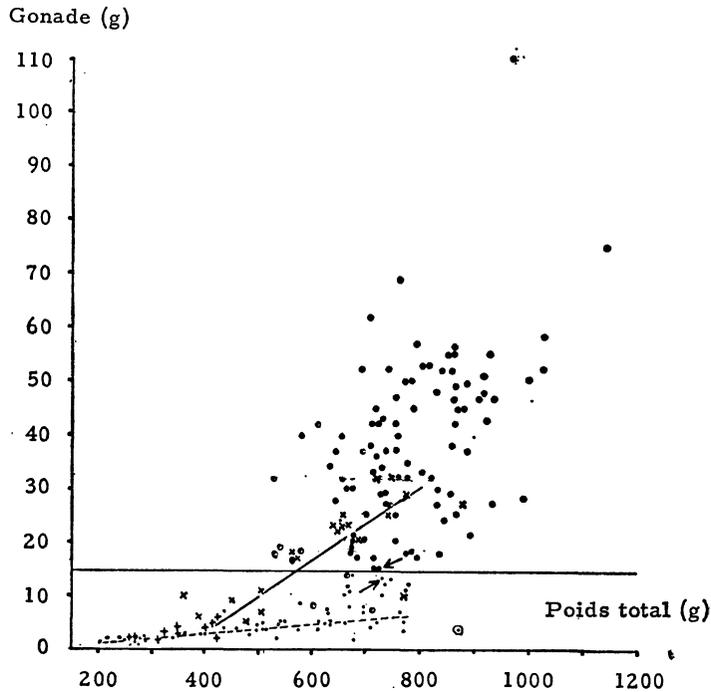


FIG. 1

Relation gonades/poids corporel
(coordonnées arithmétiques ; droites ajustées au jugé)

Comme pour toutes les figures suivantes, explications dans le texte. Conventions : femelles immatures = petits points, femelles matures = gros points, mâles immatures = +, mâles matures = × ; flèches : femelles « débutantes » ; points à centre blanc : femelles atrétiques.

chez le mâle. Par une simple pression sur l'abdomen, on peut faire apparaître du sperme à la papille uro-génitale, chez des individus en apparence immatures. Sur les graphiques, les mâles produisant du sperme sont représentés par des ×, les autres par des + (Fig. 1). Mais on note qu'à partir de 400 g environ, le poids testiculaire, jusque-là très faible encore, augmente plus rapidement en fonction du poids du corps, passant ainsi de 6 g à 30 g environ.

2. Femelles.

Au début, le poids de l'ovaire augmente très lentement en fonction du poids total (Fig. 1). Cette *phase infantile* est beaucoup plus longue que chez le mâle. La maturité génitale survient brusquement, entre 650 et 800 g. D'emblée, l'ovaire peut atteindre son poids maximum, qui est de l'ordre de 50 g. Contrairement à ce qu'on observe pour le testicule, il n'y a pas de corrélation nette entre le poids de l'ovaire et celui du corps, chez les individus matures.

En ne tenant compte que des seules fluctuations du graphique (Fig. 1), on pourrait fixer à 10 g le seuil à partir duquel un ovaire doit être considéré comme engagé irréversiblement dans le processus

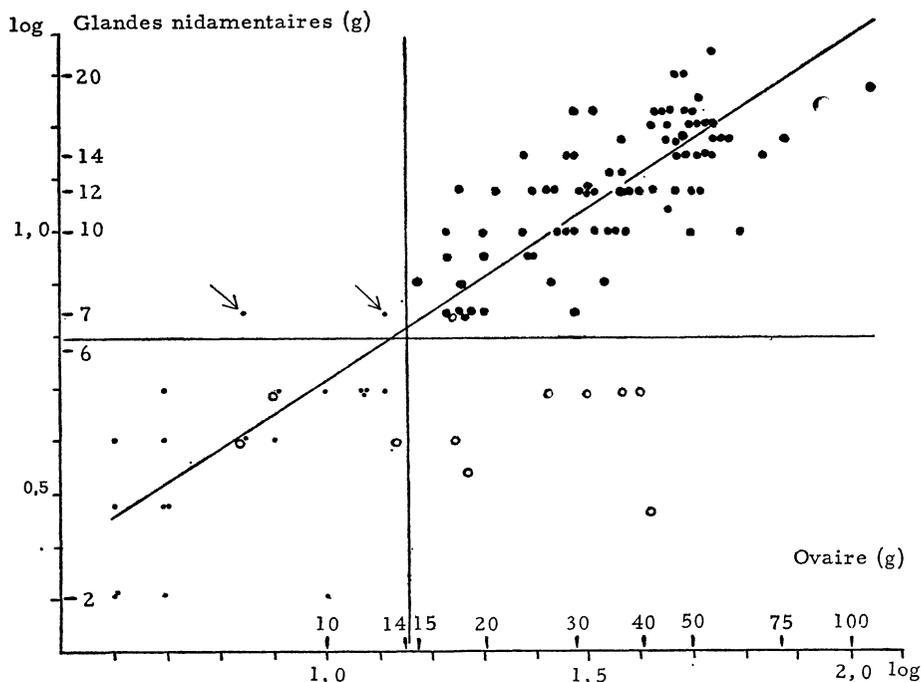


FIG. 2

Relation glandes nidamentaires/ovaire et définition des femelles matures.

Droite de régression : $\log y = 0,0661 + 0,651 \cdot \log x$.

de maturation. Nous avons pourtant préféré celui de 15 g, après étude du graphique (Fig. 2) des variations du poids des deux glandes nidamentaires, en fonction du poids de l'ovaire. Pour assurer la distinction entre femelles mûres et femelles immatures, nous avons tenu compte du développement de ces glandes, en déterminant leur poids minimum chez les adultes.

Les glandes nidamentaires forment la partie la plus différenciée du tractus génital des femelles de Chondrichthyens. Elles subsistent chez la plupart des formes vivipares. Presque inapparentes avant la maturité, elles effectuent leur histogenèse compliquée, probablement

sous l'effet des hormones ovariennes : le benzoate d'oestradiol permet d'induire cette transformation chez les Roussettes immatures (Dodd et Goddard, 1961). Nous allons montrer qu'elles réagissent également à des perturbations ovariennes chez l'adulte.

Le graphique (Fig. 2) indique l'existence d'une allométrie négative. Laissant de côté les cas d'atrésie, nous avons calculé et obtenu l'équation suivante pour la droite de régression d'y en x :

$$\log y = 0,0661 + 0,651 \cdot \log x \quad (n = 100),$$

avec : $r = 0,90$ (intervalle de confiance 3σ : 0,88 - 0,92).

Certaines Roussettes adultes (ovaire de 30 g) ont des glandes qui ne pèsent que 7 g. Cependant, presque tous les cas d'atrésie (groupe V) se situent encore en dessous de cette valeur. Le délai (2 mois et demi, ou 4 mois) était trop court pour que la résorption du vitellus, dans les ovocytes atrétiques, fasse baisser sensiblement le poids de l'ovaire. *Mais l'effet produit sur les glandes nidamentaires apparaît nettement.*

En choisissant le seuil de 15 g pour l'ovaire et de 7 g pour les deux glandes nidamentaires, on concentre dans deux quadrants opposés presque toutes les jeunes Roussettes, d'une part, et les adultes en bonne condition, d'autre part. Les femelles débutantes qui ne répondent qu'à une seule des deux conditions posées, sont représentées dans les graphiques par un petit point, comme les immatures, mais désignées par une flèche. Les femelles atrétiques sont d'anciennes matures ou pré-matures ; elles sont représentées par un point à centre blanc. Le point entouré d'un cercle désigne une femelle anormale, déjà décrite (Mellinger, 1960, 1963). Goitreuse et stérile, elle possédait deux ovaires de structure aberrante : c'est sans doute un cas d'hermaphrodisme. Ses caractères biométriques sont ceux d'une femelle ayant poursuivi son développement somatique au-delà du terme normal de la phase immature, en se conformant aux lois valables pour les femelles immatures.

Relation entre le poids et la taille (Fig. 3).

Poids et taille ont été relevés chez 39 mâles, 55 femelles immatures et 104 femelles mûres. Pour le groupe V, les valeurs utilisées sont celles notées immédiatement après la capture, un amaigrissement important étant survenu par la suite. Le graphique, établi avec les logarithmes des données initiales, permet l'ajustement de deux droites de régression distinctes :

— femelles immatures et mâles ($n = 94$) :

$$\log y = -3,061 + 3,325 \cdot \log x, \quad (1)$$

— femelles mûres ($n = 104$) :

$$\log y = -1,589 + 2,523 \cdot \log x, \quad (2)$$

avec : $r = 0,78$ (intervalle de confiance 3σ : 0,73 - 0,81).

Les distributions marginales des deux séries de données transformées étant normales en ce qui concerne les femelles mûres, ce coefficient de corrélation mesure l'intensité de la liaison.

La pente ($\alpha_0 = 2,523$) de la droite correspondant aux femelles mûres est très significativement différente de celle de la droite ajustée à l'ensemble des points du graphique ($\alpha = 3,547$, $t = 51,2$).

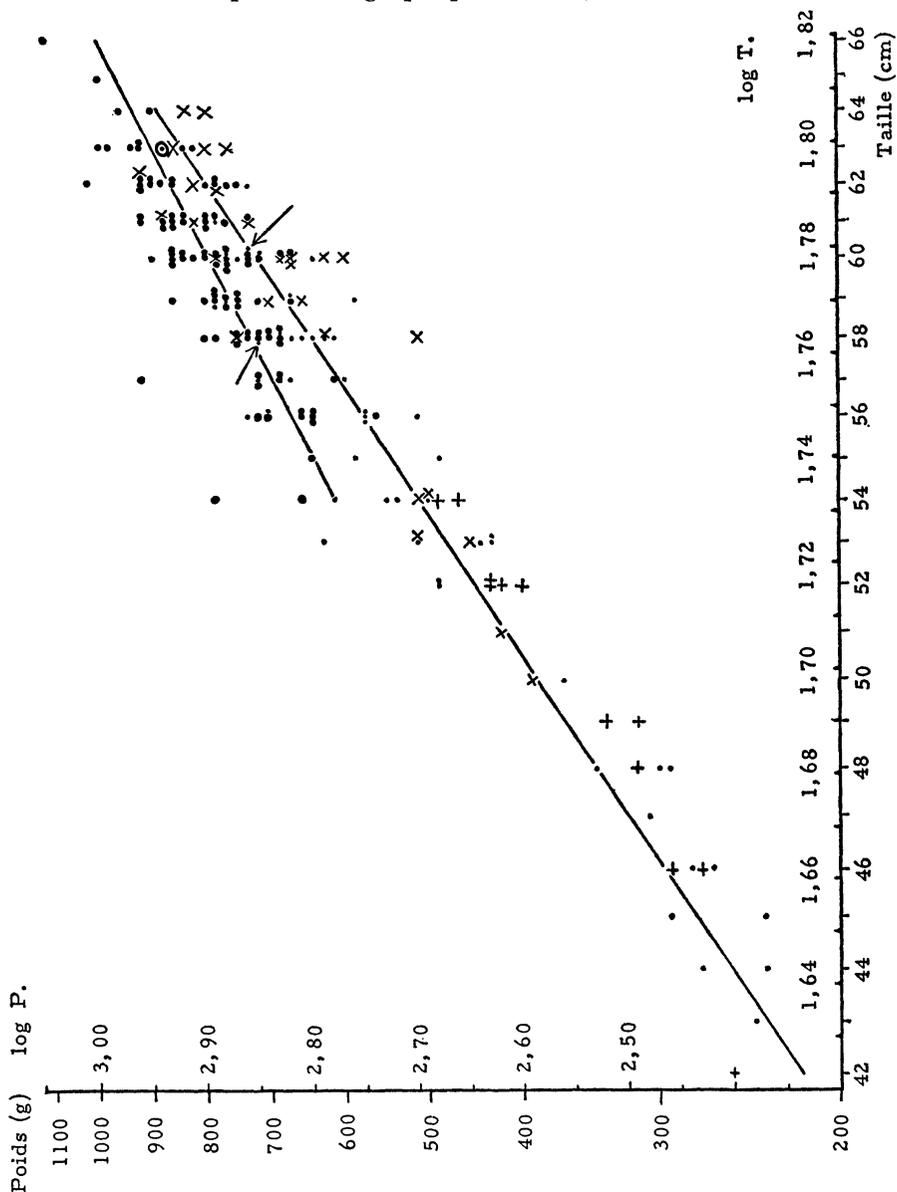


FIG. 3
Relation poids/taille

On peut supposer que la taille augmente régulièrement jusqu'à 64-66 cm, chez les Roussettes des deux sexes. Au moment de la maturité sexuelle, la femelle bénéficie donc d'une augmentation de poids, acquise dans un temps assez court sans doute. Supposant négli-

geable l'accroissement de taille, on peut calculer la valeur moyenne de cette augmentation du poids corporel :

x	54	56	58	60	62 (cm)
y (2)	602,17	660,87	720,98	786,54	853,34 (g)
y (1)	498,21	563,14	631,57	708,46	788,71 (g)
différence	103,96	97,73	89,41	78,08	64,63 (g)

Remarquons dès à présent que l'accroissement du poids ovarien (Fig. 1) ne peut pas expliquer, à lui seul, cette importante *discontinuité de croissance*. Par ailleurs, nous verrons qu'un autre organe, le foie, subit une perte de poids durant la maturation de l'ovaire. Une comparaison avec quelques autres espèces, nous conduira à la conclusion qu'il s'agit d'un phénomène propre aux Roussettes, encore inexpliqué.

Relation entre le poids du foie et le poids corporel (Fig. 4).

La relation paraît isométrique et différente pour chaque sexe. La variabilité étant rendue constante par transformation logarithmique, la conduite d'une analyse de covariance (méthode des écarts réduits), après groupement des données en plusieurs classes d' x , indique une différence très significative entre les deux sexes en ce qui concerne la variance d' y ($F = 16,6$; $DL = 181$). Calculons les droites de régression :

— femelles ($n = 134$) (femelles atrétiques exclues) :

$$\log y = -2,028 + 1,343 \cdot \log x,$$

avec : $r = 0,84$ (intervalle de confiance 3σ : $0,81 - 0,86$) ;

— mâles ($n = 30$) :

$$\log y = 2,342 + 1,416 \cdot \log x,$$

avec : $r = 0,67$ (intervalle de confiance 3σ : $0,54 - 0,76$).

Mais, si cette relation unique est satisfaisante dans le cas des mâles, la distinction faite entre les femelles matures et immatures conduit à une autre interprétation pour les femelles. Entre 650 g et 800 g, c'est-à-dire au moment où se déclenche la vitellogenèse, on observe que les points figuratifs sont en dessous de la droite tracée, pour les premières et au-dessus pour les secondes. Les calculs suivants confirment l'existence d'une discontinuité.

(a) Femelles immatures ($n = 51$) :

$$\log y = -2,924 + 1,691 \cdot \log x, \quad (1)$$

$$\log x = 1,839 + 0,524 \cdot \log y, \quad (2)$$

avec : $r = 0,94$ (intervalle de confiance 3σ : $0,92 - 0,95$).

La pente $\alpha_0(1) = 1,691$ diffère très significativement de celle de la droite de régression calculée pour l'ensemble des femelles ($\alpha = 1,343$, $t = 4,01$).

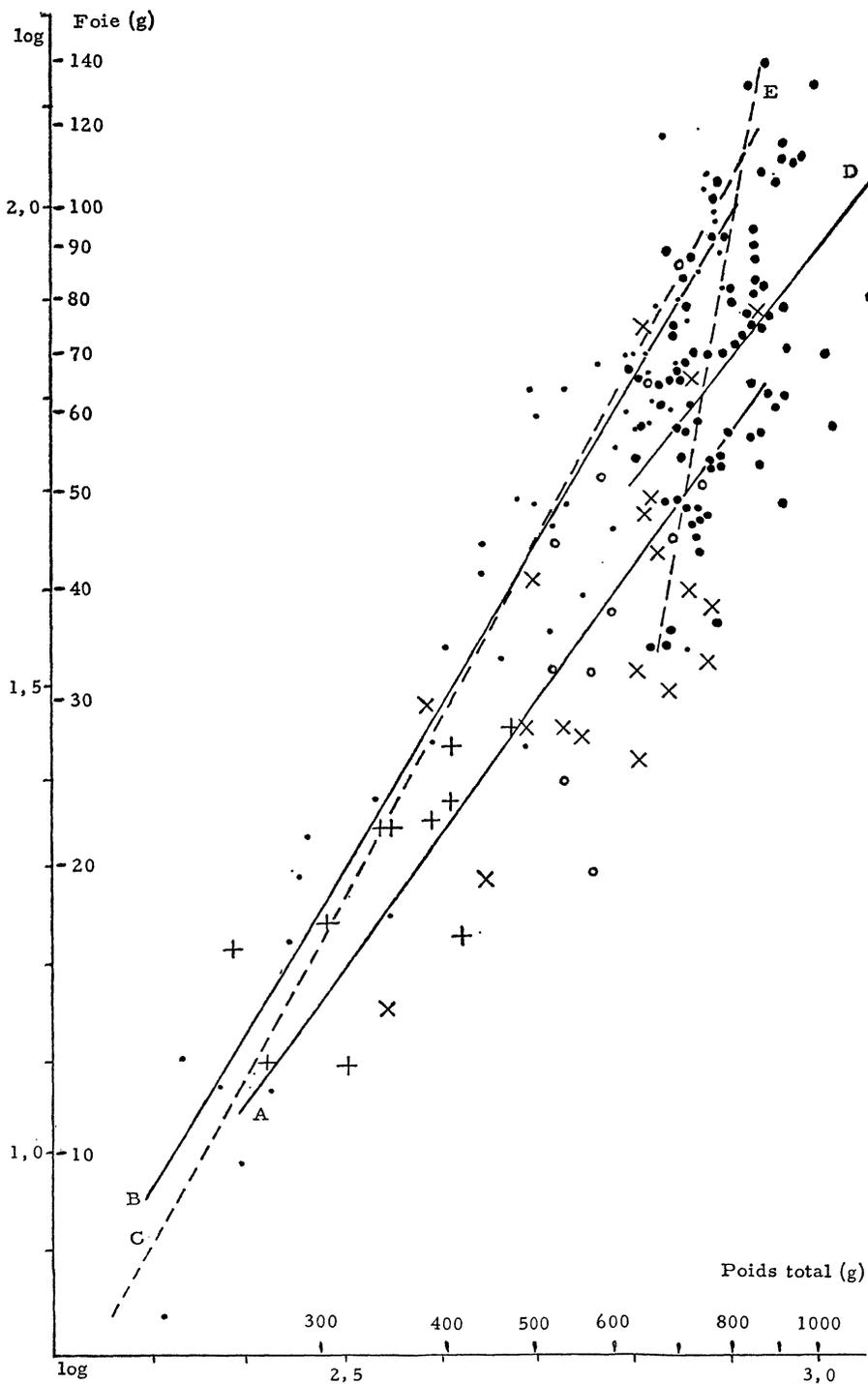


FIG. 4

Relation foie/poids corporel

Droites de régression d'Y en X : A, mâles, B, femelles immatures, D, femelles matures. Droites de régression d'X en Y (en tirets) : C, femelles immatures, E, femelles matures. Les femelles atrétiques sont figurées, mais n'entrent pas dans les calculs.

En $y = 35$ g, $x = 737$ g, un point situé nettement à l'écart des autres correspond à une femelle particulièrement retardée dans son développement génital (taille : 62 cm). Par ailleurs, les femelles immatures se distinguent des mâles par une variabilité moindre, pour un intervalle de variation équivalent suivant x ($r = 0,94$, contre $0,67$ pour les mâles).

(b) Femelles matures ($n = 83$) :

$$\log y = -1,435 + 1,129 \cdot \log x, \quad (3)$$

$$\log x = 2,557 + 0,184 \cdot \log y, \quad (4)$$

$$r = 0,45 \text{ (intervalle de confiance } 3\sigma : 0,34 - 0,53)$$

On pourrait voir dans cette *nouvelle discontinuité de croissance*, bien entendu, la simple conséquence de la discontinuité précédente. La chute du RHS serait obtenue par la brusque augmentation du poids du corps, sans qu'aucun changement n'intervienne au numérateur. On peut tenter de vérifier graphiquement cette hypothèse en considérant les deux droites de régression d' x en y . Il suffit de porter sur la première (équation n° 2) les points ayant pour abscisses les valeurs y (1) calculées précédemment (tableau, page 114), de jumeler chacun d'eux avec un point situé sur la deuxième droite (équation n° 4) et ayant la même ordonnée, enfin d'évaluer le gain de poids en passant de l'un à l'autre et de comparer ce résultat avec celui obtenu à partir de la relation poids/taille. Les deux résultats concordent dans une région du graphique où le poids des femelles mûres atteint, en gros, 800 g (foie : 100 g). Chez les femelles moins évoluées, la chute du RHS ferait supposer une augmentation du poids corporel bien plus élevée que prévu. *Il faut donc admettre une diminution concomitante du poids du foie dans ce phénomène, chez les femelles de moins de 800 g.*

L'évolution des femelles adultes se ferait donc en deux phases successives. La première vitellogenèse entraînerait une réduction hépatique. Mais une récupération ultérieure de ses réserves permettrait à cet organe d'atteindre son poids maximum chez des femelles mûres de plus de 800 g, qui semblent correspondre aux adultes les plus âgés.

Relation entre le poids du foie et celui de la gonade (Fig. 5).

Le graphique (Fig. 5) n'est pas la simple transposition du graphique gonade/poids corporel (Fig. 1). Vers la droite, les points figuratifs des femelles sont répartis dans trois zones :

- zone inférieure, occupée par des individus reconnus anormaux ou atrétiques ;
- zone moyenne, où la densité des points est élevée, avec une distribution qui évoque une corrélation négative pour les femelles de moins de 800 g, normales :

$$r = -0,15 \text{ (intervalle de confiance } 3\sigma : 0,00 - 0,30),$$

$$t = 0,964 \text{ (} 0,50 > p > 0,10 \text{)} ;$$

mais l'effectif dont nous disposons ($n = 45$) n'est pas assez grand pour le confirmer avec un degré de certitude suffisant ;

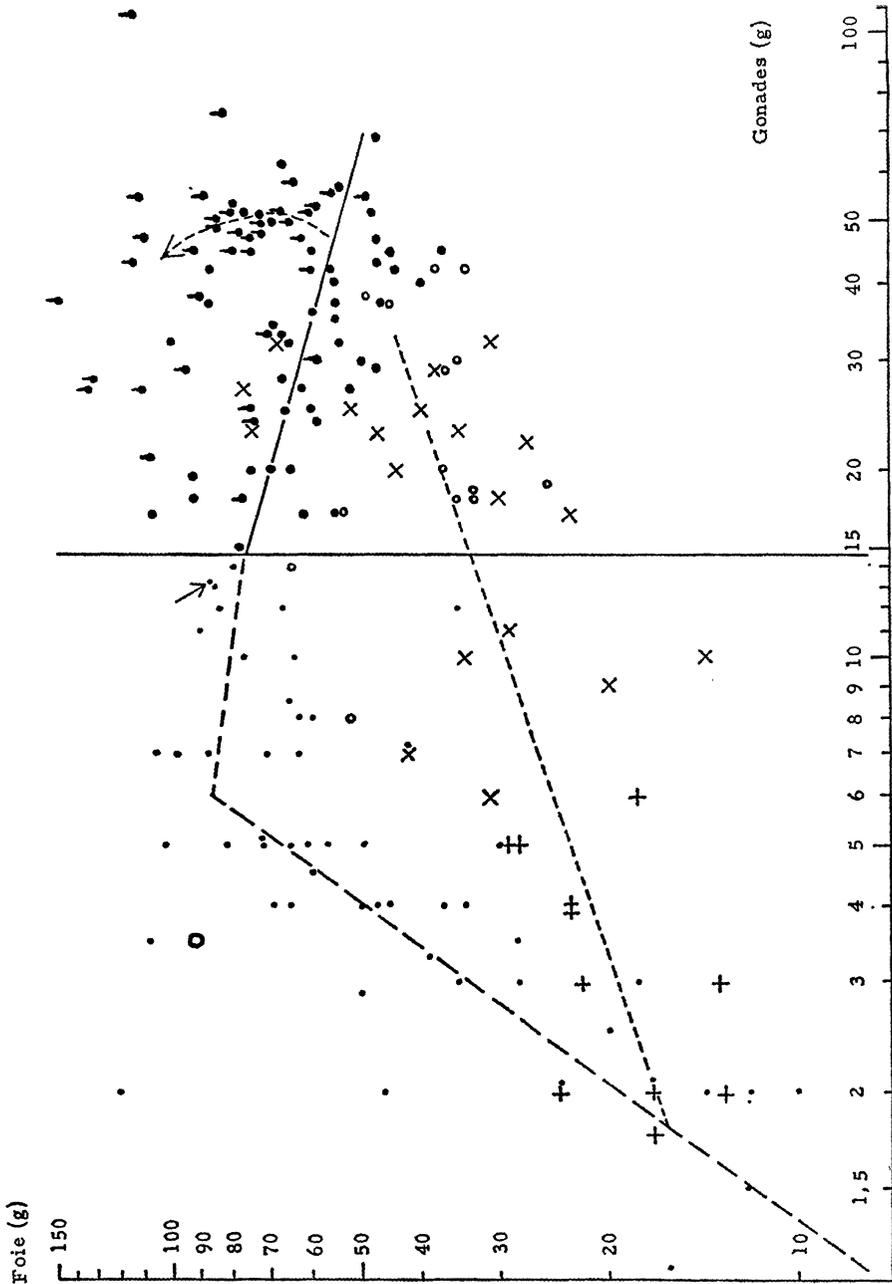


FIG. 5

Relation foie/gonades (coordonnées logarithmiques)

Evolution la plus probable indiquée (au jugé) pour les mâles (petits tirets), les femelles immatures et pré-matures (grands tirets) et les femelles de 800 g et plus (tirets + flèches). Droite de régression relative aux femelles normales de moins de 800 g : $\log y = 2,215 - 0,279 \cdot \log x$.

— enfin, une zone supérieure où les points sont très dispersés et correspondent généralement à des femelles de 800 g et plus (points surmontés d'une pointe, Fig. 5).

On peut supposer que les femelles les plus lourdes sont également les plus âgées. Elles sont particulièrement nombreuses et concentrées à l'extrémité de la zone moyenne, qui se trouve ainsi prolongée verticalement. Ceci semble confirmer l'hypothèse, déjà formulée, d'une *reprise de la croissance hépatique*. Mais ultérieurement, vu la grande dispersion des points figuratifs, on pourrait imaginer, soit que le poids du foie devient indépendant de celui de l'ovaire, soit qu'il évolue de manière cyclique au cours de phases de vitellogenèse successives.

Relation entre le volume des hépatocytes et le poids du foie (Fig. 6).

La chute du poids du foie au cours de la vitellogenèse correspond, *grosso modo*, à l'augmentation du poids ovarien, ce qui semble confirmer l'idée d'un transfert de réserves hépatiques dans l'ovaire pour l'élaboration du vitellus. La chute du RHS observée chez les femelles gestantes de nombreux Sélaciens a été rapportée à une diminution du contenu du foie en huile. Se basant sur l'étude d'un matériel particulièrement abondant, Ripley et Bolomey (1946) ont montré, chez *Galeorhinus zyopterus*, que la valeur maximum est atteinte chez les femelles au début de la gestation ($\text{RHS} \leq 20$), avec une teneur en huile de 75 p. 100, la valeur minimum en fin de gestation et juste après la parturition ($\text{RHS} = 4$; teneur en huile : moins de 40 p. 100). Ranzi et Zezza (1936), chez *Trygon violacea*, puis Falkenheim (1937), chez divers Squaloïdes, ont tenté d'expliquer les variations pondérales du foie par des variations du volume des réserves lipidiques contenues dans les hépatocytes, mais leurs méthodes (comptage de noyaux) ne sont pas assez bien explicitées et les valeurs obtenues trop dispersées.

La variation du volume de l'hépatocyte explique-t-elle les variations du poids du foie chez un Sélacien ovipare, comme la Roussette ? La relation qui les lie est-elle constante au cours de la vie ? Comment se manifeste l'atrésie ?

Le volume moyen des hépatocytes n'a pas été mesuré directement, ni même calculé, mais on a simplement compté les nucléoles visibles dans une surface donnée, dans des coupes histologiques épaisses de 5 μ (coloration : acide periodique - Schiff - hématoxyline d'Ehrlich). Chaque noyau n'en contient d'habitude qu'un seul, d'observation très aisée. On échappe ainsi aux graves inconvénients que comportent les comptages de noyaux (problèmes posés par les portions de noyaux, colorabilité). L'unité d'échantillonnage choisie est la surface du cercle gravé au centre du champ de l'oculaire intégrateur n° 1 d'A. Hennig (Zeiss) et dans lequel une série de lignes parallèles facilitent l'opération. Les rares nucléoles placés sous la circonférence ont été comptés seulement lorsque leur centre était dans le cercle. Dans les conditions d'emploi (microscope Zeiss « Standard », oculaire Kpl 8x, objectif achromatique 40x, écartement binoculaire 59 mm), la surface délimitée était de 107.520 μ^2 .

La densité cellulaire est assez constante. Mais, pour assurer un maximum d'homogénéité des données, les dispositions suivantes ont été adoptées. Quelques foies ayant des cellules plus serrées autour des vaisseaux furent laissés de côté. D'autres, où les éléments périphériques étaient nettement plus volumineux, n'ont subi de comptages que dans la portion centrale du parenchyme ; la zone corticale ne dépassait jamais 500 μ d'épaisseur. Pour

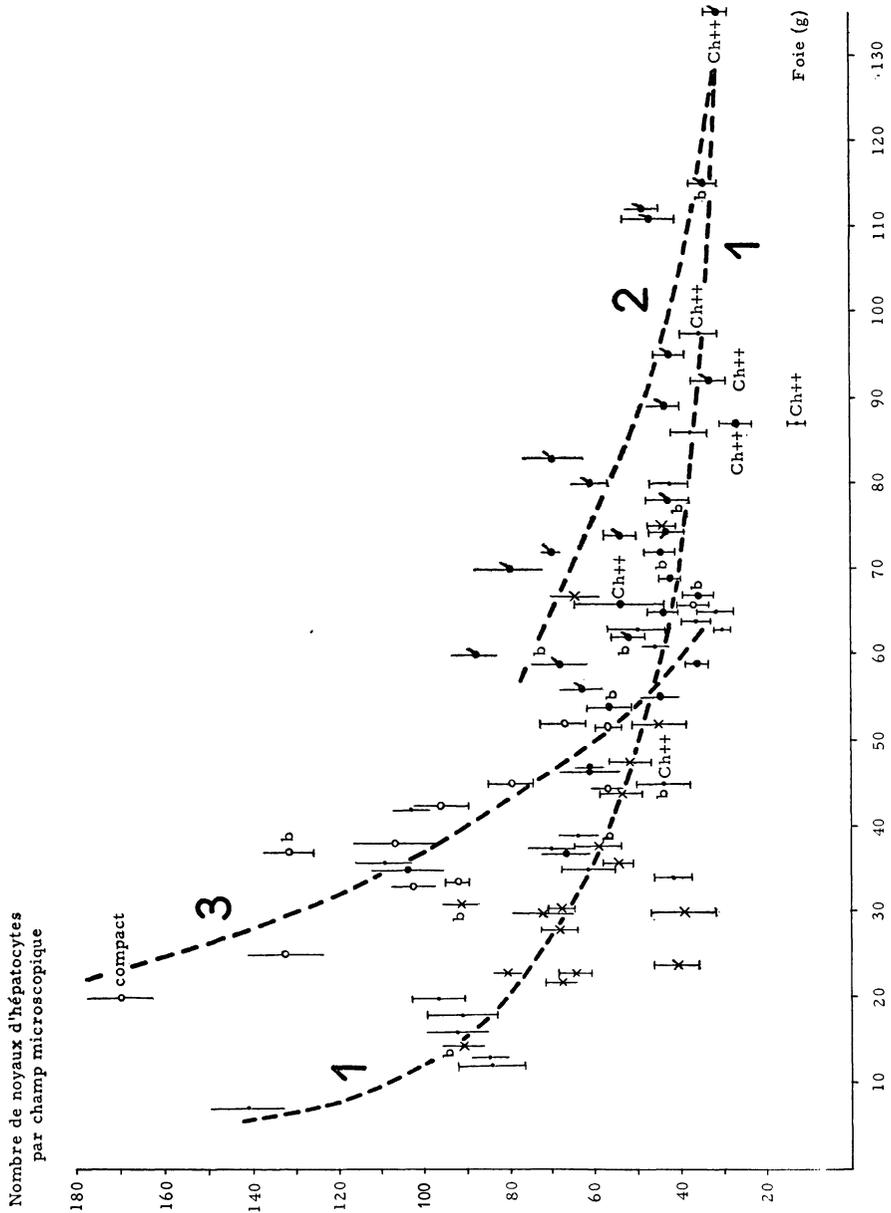


FIG. 6

Relation entre le volume des hépatocytes
(représenté par un paramètre, la densité de la population de noyaux)
et le poids du foie

Courbes de régression tracées à vue : 1, Roussettes normales de moins de 800 g ; 2, femelles de 800 g et plus ; 3, femelles atrétiques.

éliminer les perturbations dues aux vaisseaux, la position des champs de comptage fut choisie de manière à exclure tous ceux dont le diamètre excédait celui des capillaires. Quant à ceux-ci, des préparations injectées

nous avaient montré qu'ils formaient un réseau isotrope, à petites mailles, dépourvu d'organisation lobulaire. Enfin, toutes les coupes utilisées provenaient de la même région du foie, à deux ou trois centimètres de l'extrémité postérieure.

Le chiffre retenu pour chaque Roussette (Fig. 6) représente la moyenne des numérations de 10 champs. L'homogénéité de l'échantillon est contrôlée par le test de χ^2 . L'intervalle de confiance 95 p. 100 de cette moyenne est calculée en supposant la distribution normale, les effectifs étant élevés.

D'après les distributions observées, on distingue trois catégories de Roussettes, auxquelles on a ajusté (à vue) trois courbes de régression d'y en x :

- femelles de moins de 800 g et mâles (courbe 1),
- femelles de 800 g et plus (courbe 2),
- femelles atrétiques (courbe 3).

Les deux dernières indiquent une densité nucléaire systématiquement plus élevée, phénomène dans lequel intervient essentiellement une diminution des réserves lipidiques (hépatocytes à petites vacuoles cytoplasmiques : intervalle de confiance figuré par un simple trait ; hépatocytes à grande vacuole : trait limité à ses deux bouts ; cas intermédiaires : limité seulement à un bout).

L'aspect histologique du foie ne varie pas uniformément avec la densité des noyaux ou avec le poids. Le volume des hépatocytes ne dépend donc pas uniquement de la quantité de lipides de réserve qu'on peut estimer grossièrement d'après l'importance des vacuoles et des globules non dissous par le toluène. Mais, c'est sans doute le principal facteur déterminant ce volume. Avec 170 nucléoles par champ, on observe un foie « compact », sans vacuoles ; cette structure est exceptionnelle. Normalement, l'hépatocyte pauvre en lipides contient plusieurs petites vacuoles. En pleine charge, elles confluent en une seule grande vacuole, qui tend à envahir tout le corps cellulaire, de telle façon que, dans les cas extrêmes (notés « Ch++ »), le noyau apparaît écrasé contre la membrane.

L'ergastoplasme est bien visible dans nos préparations, mais il n'est guère développé que dans une douzaine de cas (marqués « b »), où la basophilie cytoplasmique était importante. Il n'y a de corrélation ni avec le sexe, ni avec la maturité, ni avec le volume cellulaire : cette basophilie dépend peut-être de conditions alimentaires.

La courbe n° 1 traduit la relation de proportionnalité inverse à laquelle se conforment, en gros, les Roussettes poursuivant normalement leur évolution sexuelle. Les trois femelles dont les points figuratifs sont en position écartée, parmi ceux des atrétiques ($y = 100-110$, $x = 35-45$), ne sont pas toutes anormales. La femelle immature la plus écartée avait des caractères biométriques tout à fait normaux. Des deux autres, l'une est la femelle « retardée », signalée plus haut, l'autre est mûre, mais accuse un déficit du poids hépatique semblable à celui des atrétiques et son ovaire, en cours de maturation, renferme un tiers d'ovocytes atrétiques.

La courbe n° 3 présente l'intérêt de nous indiquer une franche déviation des valeurs enregistrées chez les femelles atrétiques, par rapport aux femelles normales. *Mais cette déviation, pour certaines d'entre elles, reste encore peu marquée, alors que l'ovaire a déjà subi une atrésie massive.* Ce fait nous paraît très important, car il prouve

que *l'involution hépatique est secondaire à l'atrésie ovarienne et non l'inverse*, comme on aurait pu le supposer. Au début, les hépatocytes restent chargés de lipides ; ensuite, il semble qu'ils se vident peu à peu.

Quant à la courbe n° 2, elle souligne une évolution particulière que les relations étudiées plus haut faisaient seulement soupçonner : les femelles adultes de 800 g et plus sont sujettes à des modifications hépatiques différentes de celles qu'on rencontre chez les autres femelles. La déplétion contemporaine de la vitellogenèse initiale occasionne un simple retour en arrière, suivant la courbe n° 1 (points de femelles mûres situés en $x = 35$ à 55 g). Après cette chute de poids du foie, limitée à 20 ou 30 g (voir aussi Fig. 5), les femelles arrivent à peser généralement 800 g et plus. C'est pourquoi l'on retrouve des points figuratifs, distinctifs de ces femelles et notés comme ceux de foies « vides », nettement au-dessus de la courbe n° 1. A mesure que le poids augmente de nouveau (courbe n° 2), les hépatocytes apparaissent rechargés et leur volume augmente. *En conclusion*, si la réduction du volume cellulaire contemporaine de la première vitellogenèse s'opère par simple déplétion lipidique, d'ailleurs limitée, celle qui lui succède, alors même que le poids du foie subit une nouvelle augmentation, semble résulter plutôt d'une multiplication cellulaire. A la crise génitale, succéderait une réaction hyperplasique du foie, permettant une nouvelle phase de croissance sans que les hépatocytes soient trop chargés.

Nous n'avons pas observé une seule mitose dans le foie. Par contre, nous avons été frappé par *l'abondance des figures d'amitose*, surtout chez certaines Roussettes : divisions nucléolaires dans des noyaux hypertrophiés, formation de deux noyaux par étranglement, nombreux noyaux jumelés d'aspect symétrique. Par la suite, nous nous sommes aperçu que les foies les plus riches en amitoses étaient précisément ceux de Roussettes atrétiques ou de Roussettes femelles de plus de 800 g. Dans des études ultérieures, il conviendrait donc d'étudier de plus près le mode de division des hépatocytes et les facteurs susceptibles d'intervenir dans leur multiplication. En effet, on peut penser que celle-ci est active au début de la vie, la taille de l'organe adulte étant obtenue ensuite par l'accumulation des réserves (courbe n° 1). *Toute déviation par rapport à la courbe de base signifierait une reprise de la multiplication des hépatocytes* (courbes n° 2 et 3).

Relation entre le poids de la thyroïde et celui du corps (Fig. 7).

De toutes les différences sexuelles enregistrées, le dimorphisme thyroïdien est la plus spectaculaire. La variabilité du poids thyroïdien étant des plus considérables et compte tenu également de la faiblesse des effectifs de mâles et de femelles étudiés, tracer des droites de régression n'aurait pas grand intérêt. L'étude des relations du poids thyroïdien avec celui des gonades et du foie sera, de même, laissée de côté. Les variations de la thyroïde rappellent, avec moins de netteté, ce qui a été vu pour le foie.

Chez le mâle, le poids de la glande oscille autour de 25 mg (maximum observé : 55 mg), moyenne qui ne change pas lorsque la croissance générale, celle du foie ou des testicules, se poursuivent.

Chez la femelle, on distingue deux phases successives. Durant la période infantile (jusqu'à $x = 400$ g, environ), la thyroïde ne dépasse pas 50 mg ; il n'apparaît aucun dimorphisme sexuel. Chez les femelles

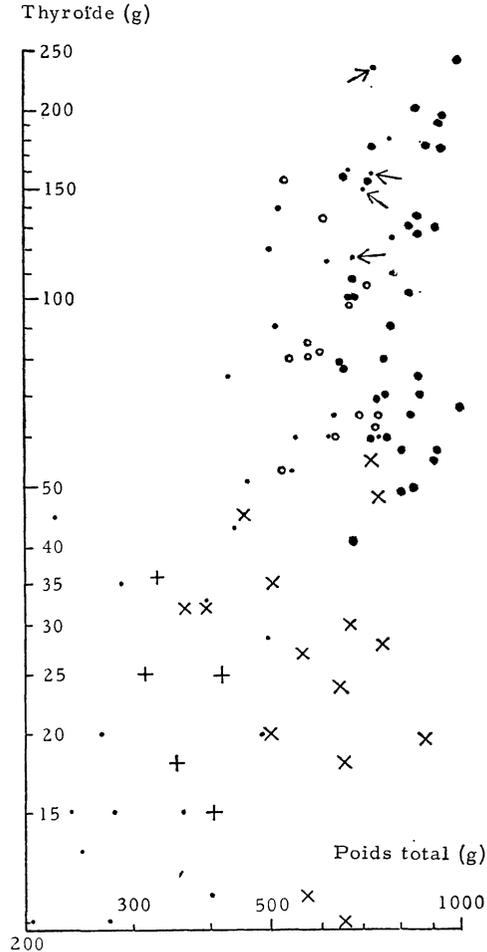


FIG. 7

Graphique de dispersion poids thyroïdien/poids corporel
(coordonnées logarithmiques)

Comparer avec la Fig. 4.

pré-matures et matures, son poids devient extrêmement variable : pour une moyenne qui est de l'ordre de 120 mg, on observe un maximum de 240 mg (au moins le double chez l'individu goitreux) et un minimum qui tend à s'élever jusque vers 50 mg. *Ces larges variations correspondent-elles à un cycle thyroïdien ?* Dans l'affirmative, on devrait observer une corrélation entre le poids de la glande et la quantité de colloïde qu'elle renferme.

Relation entre le poids de la thyroïde et la quantité de colloïde (Fig. 8).

L'emploi de l'oculaire intégrateur n° 1 d'A. Hennig (Zeiss) dans des conditions de casualisation stricte pourrait permettre une estimation du pourcentage P du volume de la colloïde des cavités thyroïdiennes par rapport au volume total de la glande. Mais ce serait au prix d'un labeur démesuré, et des extractions pratiquées sur l'organe

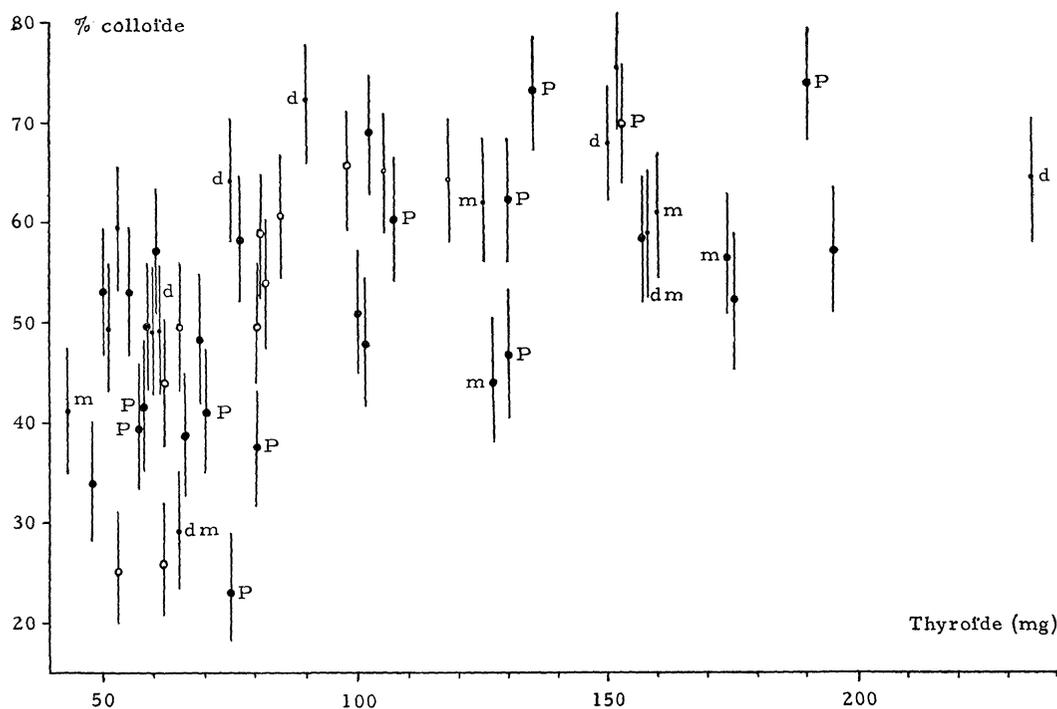


FIG. 8

Relation entre le pourcentage de colloïde cavitaire (en volume) et le poids de la thyroïde, chez les femelles à thyroïde bien développée (> 40 mg)
Intervalles de confiance 95 p. 100.

frais seraient alors plus indiquées. Ces méthodes présenteraient toutefois le grave inconvénient de ne tenir aucun compte de l'hétérogénéité structurale de la thyroïde de la Roussette et des différences de réactivité physiologique, évidentes à l'examen histologique.

La région postérieure, renflée, présente les variations histologiques les plus grandes, d'un individu à l'autre, en relation avec la résorption ou le stockage de la colloïde. Nous avons donc pensé augmenter la sensibilité de la méthode en effectuant nos mesures dans la région la plus réactive.

Seules ont été étudiées les thyroïdes de plus de 40 mg, prélevées sur des femelles pré-matures ou matures. Sur une coupe sagittale de la glande, on a d'abord fixé la limite du corps thyroïdien à une ligne passant par les points d'inflexion de la surface. La position des

10 champs de comptage (total des points : 250) a été déterminée en actionnant les verniers de la platine d'après les indications d'une table de nombres au hasard, les champs entièrement superposés à la région choisie étant seuls retenus. L'homogénéité des échantillons était acquise avec ces dix unités (test χ^2). Les pourcentages recueillis ont été portés dans le graphique (Fig. 8), avec les intervalles de confiance 95 p. 100 calculés à l'aide d'une table de la fonction b incomplète.

La forme de la relation n'apparaît pas clairement. En gros, les femelles à poids thyroïdien limité ont un pourcentage de 30 à 60 p. 100, tandis que les femelles dont la thyroïde dépasse 80 mg ont des pourcentages plus élevés, de 50 à 75 p. 100. Il semblerait donc que les variations du poids thyroïdien soient le résultat d'un cycle sécrétoire, au moins en partie.

Toutefois, si l'on tient compte également de certains aspects histologiques (mitoses nombreuses : Fig. 8, m) et de l'état physiologique de chacune des femelles (immature ; d, débutante ; mature ; P, femelle en ponte ; atrétique), on s'aperçoit qu'il n'y a pas la moindre corrélation entre toutes ces données. *La thyroïde de la Roussette, à ce stade, ne présente donc aucun caractère morphologique sur lequel on puisse se fonder pour apprécier son activité physiologique.* Toutes ses variations doivent être considérées comme le résultat d'une variabilité individuelle, pour l'instant.

DISCUSSION

Les Chondrichthyens sont très peu étudiés du point de vue de la biologie sexuelle. Nous avons essayé de réunir ici un maximum de données, afin de les confronter, sous les trois rubriques suivantes : les discontinuités de croissance, les stades du développement génital, enfin, les différences sexuelles.

Evaluation et signification des discontinuités de croissance.

On a déjà signalé des discontinuités de croissance diverses chez les Chondrichthyens. La relation poids/taille (Fig. 9) en présente souvent. Chez *Galeorhinus zyopterus*, α passe de 3,269 à 4,156 lorsque la taille de la femelle dépasse 149 cm (Ripley, 1946). Chez la Roussette de Banyuls (Leloup et Olivereau, op. cit.), la discontinuité apparaîtrait à 35-36 cm, mais elle est très faible ($\alpha_1 = 2,68$, $\alpha_2 = 2,97$). Malheureusement, ces données reposent sur des déterminations purement graphiques et le lien entre la discontinuité et l'acquisition de la maturité sexuelle n'est pas bien établi. Ainsi, le nombre de femelles obéissant à la deuxième relation, chez la Roussette, est nettement plus élevé que celui des femelles considérées comme matures par les auteurs. De surcroît, les graphiques de dispersion sont parfaitement superposables dans les deux sexes et les différences entre les équations pourraient être fortuites. Pour obtenir une différence significative, chez la femelle, il est indispensable de définir préalablement la démarcation entre femelles matures et immatures.

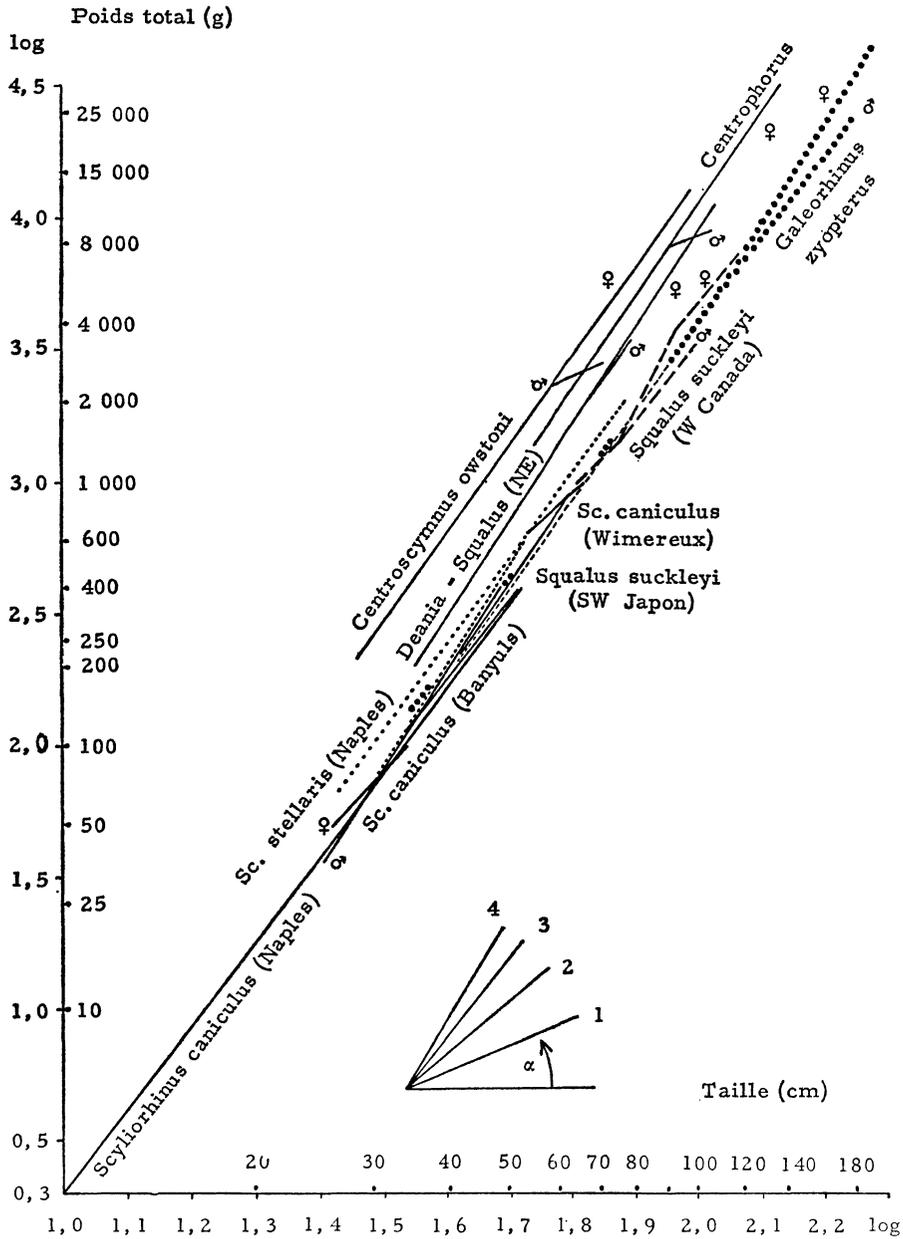


Fig. 9

Relation poids/taille chez divers Chondrichthyens

Logarithmes des données. Graphique établi à l'aide de données recueillies chez d'autres auteurs (sauf pour *Sc. caniculus*, Wimereux) : Higashi et coll., 1953-1955 (*Centroscymnus*, *Centrophorus*, *Deania*), Yamamura et Kondo, 1948 — Yamamura, 1952 — Arakawa, 1950 (*Squalus* au N.-E. du Japon), Yamamoto et Kibesaki, 1950 (*Squalus* mâle, au S.W. du Japon : tirets moyens), Pugsley, 1939 (*Squalus*, côte W. du Canada : grands tirets), Ripley, 1946 (*Galeorhinus zyopterus* : gros points ; tracé interrompu trois fois par nécessité), Maschlanka, 1955 (*Scyliorhinus stellaris*, à Naples), Olivereau et Leloup, 1950 (*Sc. stellaris*, à Banyuls : autre pointillé, à droite du début du tracé de *Galeorhinus*), Maschlanka, 1955 (*Sc. caniculus*, à Naples : depuis l'éclosion), Leloup et Olivereau, 1951 (*Sc. caniculus*, à Banyuls : graphique en deux segments pour les femelles, selon l'interprétation des auteurs).

Dans le cas de la Roussette de Wimereux, cette distinction n'est pas arbitraire : après transformation logarithmique, le graphique « poids des glandes nidamentaires/poids ovarien » présente réellement deux régions assez distinctes, deux nuages de points situés dans le prolongement l'un de l'autre. Si l'on disposait de mesures plus nombreuses et plus précises, on pourrait tenter de calculer un coefficient

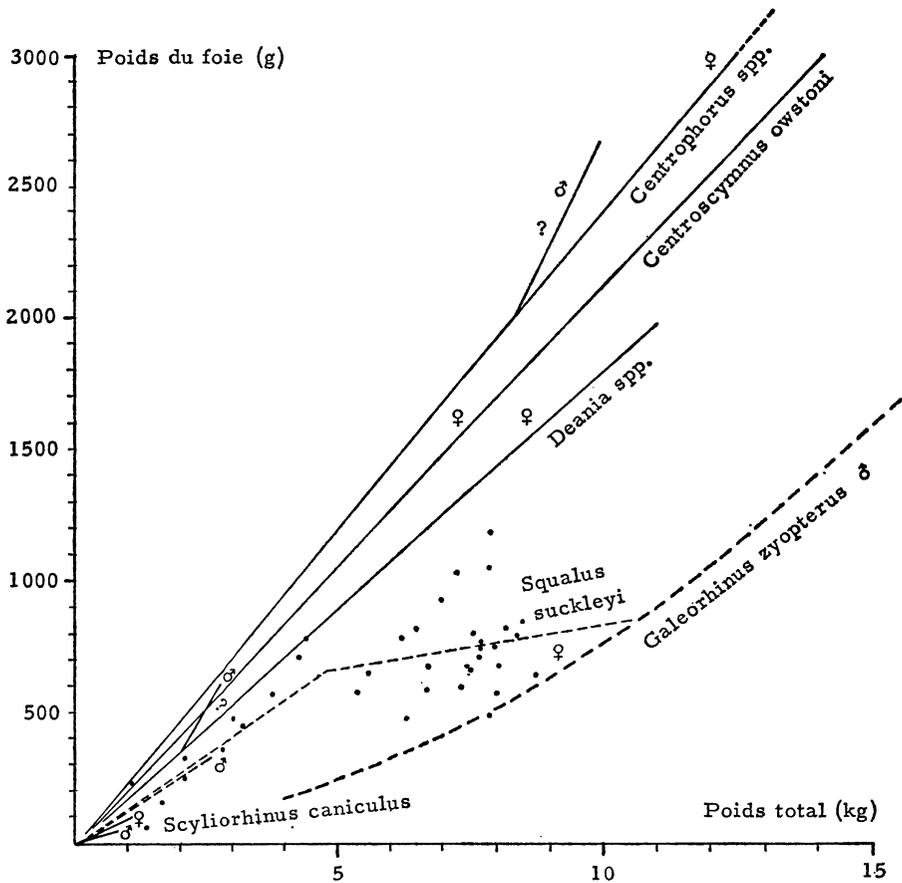


FIG. 10
Relation foie/poids corporel chez divers Chondrichthyens

Mêmes sources que pour Fig. 9 (*Squalus* : données de Yamamura, 1952). Les tracés de *Centrophorus* et de *Galeorhinus* (mâle) sont incomplets. Les femelles immatures non gestantes ou gestantes de *Galeorhinus* n'ont pu être comprises dans ce tracé (cf. texte).

de corrélation pour chaque groupe. En ce qui concerne l'ovaire, le graphique (Fig. 1) est assez démonstratif.

Notre étude révèle donc une discontinuité dans l'évolution du poids corporel, chez la Roussette femelle, lorsque commence la vitellogénèse. Mais nous savons que la majoration de poids due à l'ovaire est compensée par une diminution du poids du foie. Dans l'ensemble, cette discontinuité tire donc plutôt son origine d'une réaction générale de l'organisme. Il serait intéressant de rechercher si certains organes,

certaines tissus ou certains constituants chimiques en sont plus spécialement responsables, du point de vue pondéral. D'autre part, il faudra déterminer les agents qui provoquent ce phénomène.

Les relations poids/taille de diverses autres espèces de Sélaciens, établies par différents auteurs ou tirées de leurs données numériques, présentent-elles des discontinuités du même type (Fig. 9) ? Grâce à des travaux réalisés sur des espèces d'eaux profondes comme *Centros-*

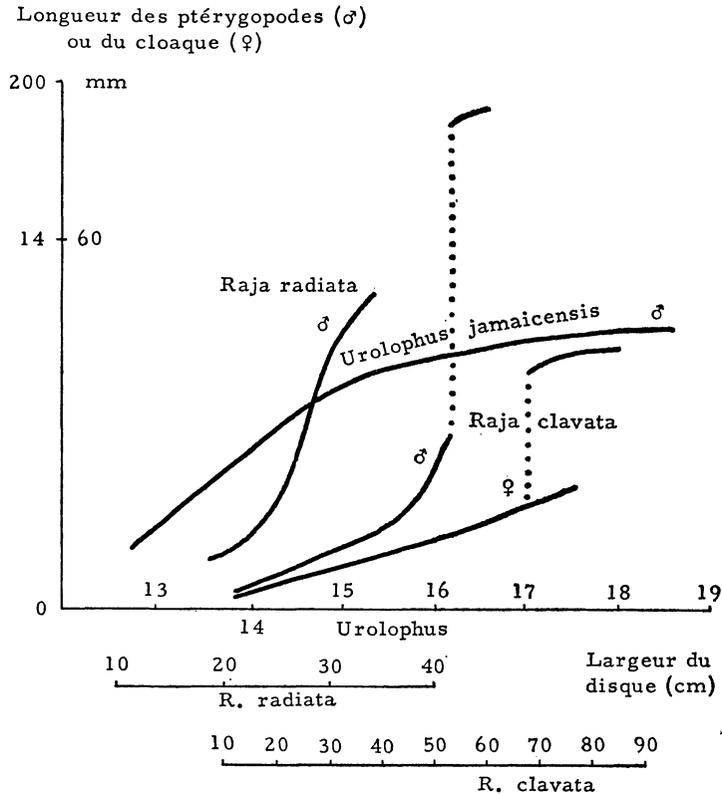


FIG. 11

Evolution des ptérygopodes ou du cloaque en fonction de la croissance du disque (N.B. : cette mesure remplace la longueur du corps, chez les Raies, celle-ci étant imprécise)

En abscisse : échelle différente pour chaque espèce. En ordonnée : 60 mm, ptérygopodes d'*Urolophus* (d'après La Marca, 1964) ; 14 mm, ptérygopodes de *R. radiata* (d'après Phillipson, 1955) ; 200 mm, ptérygopodes et cloaque de *R. clavata* (d'après Steven, 1934). Les zones de discontinuité en pointillé renfermaient très peu de cas.

cymnus owstoni, des espèces de *Centrophorus* et de *Deania*, on se rend compte qu'il existe un type de relation très différent, sans doute plus général. Chez ces espèces, le mâle passe par une discontinuité négative, c'est-à-dire que la pente diminue brusquement, lorsqu'il devient adulte et que son poids subit un déficit important. La femelle, de son côté, poursuit normalement sa croissance : ni la vitellogenèse ni la gestation ne perturbent la relation. La croissance du mâle est

limitée, en poids comme en longueur. Il en est de même chez *Squalus* (*Sq. suckleyi*, *Sq. acanthias* : ces noms couvrent sans doute une série de sous-espèces); ici, le changement de pente est imperceptible. Dans ces conditions, on peut se demander si l'interprétation fournie par Ripley, pour *Galeorhinus zyopterus*, en dépit du nombre considérable d'exemplaires sur lequel elle repose, est vraiment la bonne. De toute évidence, le mâle de *Galeorhinus* a une croissance limitée et déviée !

Chez les espèces étudiées (Fig. 10), la relation foie/poids corporel est le plus souvent isométrique : le RHS est constant. Chez les mâles de certaines formes (*Centrophorus*, *Deania*), il est possible qu'il se produise une déviation vers le haut (augmentation de la pente) à maturité ; son degré de signification n'a pas pu être déterminé. Ces espèces sont celles où le RHS est particulièrement élevé, ainsi qu'on l'avait déjà reconnu sur des cas isolés (cf. Olivereau et Leloup, op. cit.) : 23,8 pour *Centrophorus* (dont le foie peut atteindre 8 kg), 21,2 pour *Centroscyminus*, 18 pour les *Deania*. Il varie de 3,4 jusqu'à 17,6 chez nos Roussettes ; la relation étant presque linéaire, la moyenne sera d'environ 10 chez les femelles, 6,6 chez les mâles. Elle est voisine, chez les femelles, de celles que Maschlanka (1955) a décrites à Naples pour *Scyliorhinus stellaris* et *Sc. caniculus*.

Mais il arrive que cette relation montre une allométrie positive assez nette, comme chez *Galeorhinus* mâle. Dans cette espèce, le RHS est relativement faible. Comme nous l'avons rapporté plus haut, il baisse de manière étonnante en fin de gestation et remonte ensuite. C'est aussi le cas pour *Squalus*, d'après les données recueillies par Yamamura (1952) (Fig. 10), confirmant un travail de Pugsley (1939).

De toutes les espèces étudiées, la Roussette est donc la seule qui présente un dimorphisme limité au foie et une discontinuité de la relation foie/poids corporel liée à la première vitellogenèse, si l'on se limite aux données sûres. Il serait intéressant de pouvoir comparer l'évolution du RHS chez les Roussettes de Banyuls et de Wimereux ; mais, pour les raisons indiquées dans l'introduction, c'est difficile. A Wimereux, la variation est différente chez les mâles : on passe de 4,6 à 7,5 progressivement ; chez les femelles immatures, de 3,9 à 11,6 ; chez les femelles matures, de 8,4 à 12 environ. Il est difficile d'expliquer les plateaux obtenus dans chaque sexe à Banyuls, par Olivereau et Leloup. On comprend mieux la chute finale observée chez les femelles. A la différence de ces auteurs, nous envisageons ce phénomène comme essentiellement discontinu. Sa composante principale est la discontinuité du poids corporel, sa composante accessoire consiste en une déplétion hépatique, fonction d'une croissance ovarienne d'allure explosive.

La figure 11 résume les données que nous avons pu trouver sur la croissance relative des ptérygopodes (Steven, 1934 ; Phillipson, 1955 ; La Marca, 1964) et du cloaque (Steven, *ibid.*). Traitées par les méthodes de calcul adéquates, ces données auraient sans doute permis de tirer les conclusions suivantes. Les ptérygopodes d'*Urolophus* ont une croissance allométrique négative, comparable à celle des glandes nidamentaires de la Roussette, donc sans discontinuité apparente (maturité sexuelle acquise pour $x = 14$). Au contraire, elle apparaît bien dans le cas de *Raja radiata* : il y a passage d'une allométrie positive à une allométrie négative, au niveau d'un point

d'inflexion. A noter que l'apparition d'épines alaires et de lobules testiculaires, considérée par Phillipson comme le meilleur critère de la maturité, se situe avant le point d'inflexion, au cours d'une période d'adolescence ($x = 24$ à 26). Chez la Raie bouclée (*R. clavata*), la discontinuité ne se manifeste pas seulement par un changement de l'exposant α , mais encore par une modification brutale et très importante du coefficient b , d'où le décrochage vertical des graphiques. En effet, ceci se produit aussi bien pour le cloaque que pour les ptérygopodes. La courbe relative au cloaque est moins raide et évoque la relation poids/taille des Roussettes, par l'existence de femelles « retardées » au-delà ($x = 77$) du début de la discontinuité ($x = 68$).

Stades du développement génital.

La rapide augmentation de pente de la courbe de croissance relative des ptérygopodes, chez *Raja clavata*, avant la discontinuité, avait permis à Steven (op. cit.) de distinguer une phase d'adolescence ($x = 40$ à 53). Par des expériences de baguage, cet auteur avait estimé à une ou deux années la durée de cette phase, assez courte par rapport aux 17 ou 18 années de la vie du mâle. Cette distinction est valable s'il existe vraiment une discontinuité supplémentaire en $x = 40$ cm, ce qui est possible. *La seule façon de définir objectivement des stades du développement génital est en effet de se baser sur l'existence de discontinuités de croissance, en l'absence de données physiologiques.*

La distinction des immatures et des matures fait naturellement appel, en premier lieu, à une étude des gonades. Dans le cas de la Roussette femelle, la tâche est facilitée par la rapidité de la croissance ovarienne par rapport à celle du corps. Il suffit de fixer un seuil du poids ovarien tel que l'ovaire contienne automatiquement des ovocytes prêts à être pondus. De plus, il faut veiller à ce que les caractères sexuels secondaires essentiels (perméabilité du tractus génital, activité des glandes accessoires) soient pleinement développés.

Bien entendu, les caractères sexuels secondaires peuvent apparaître avant la maturation complète des produits sexuels, permettant ainsi de définir une phase d'adolescence. C'est lorsque la femelle pèse entre 400 g et 650 g que le foie et la thyroïde prennent un grand développement, chez la Roussette. Mais 400 g est précisément le poids auquel les mâles deviennent matures. Dès lors, on pourrait supposer qu'ils subissent une réduction du taux de croissance de ces organes, tandis que l'allométrie positive que ceux-ci présentent chez les femelles constituerait la loi de croissance « neutre ». Telle paraît être, en effet, la leçon qu'il faut tirer de l'étude des *Centrophorus*, *Centroscymnus*, *Deania*, *Squalus*, etc., chez qui le mâle est beaucoup plus précoce que la femelle et subit une inhibition de croissance, d'ailleurs générale et non pas limitée à un organe.

Ford (1921), Fauré-Fremiet (1942), Leloup et Olivereau (op. cit.) ont tous décrit des tailles maximums identiques pour les deux sexes, chez la Roussette, et estiment aussi que la maturité est atteinte au même moment chez le mâle et la femelle. Mais il est vrai qu'aucun d'entre eux n'a déterminé l'état sexuel de ces Poissons à l'aide d'une

méthode précise. Quant aux différences de taille et, également, en ce qui concerne les relations poids/taille dans chaque sexe, nous pensons qu'il faudrait encore étudier un matériel plus abondant avant de pouvoir conclure à la parfaite similitude des mâles et des femelles. En attendant, il est permis de croire que *la maturité sexuelle peut se traduire de manière variable selon les espèces et, aussi, suivant les organes : on observerait, soit la réduction du taux de croissance du corps sans modification du RHS, soit l'inverse (Roussette mâle)*.

L'évolution de la Roussette femelle à l'âge adulte n'est pas facile à reconnaître d'après des données statistiques. Mais les indications qu'elles nous fournissent ici permettent d'envisager, en gros, l'existence de deux phases successives. La première correspondrait à la *crise de première vitellogenèse*, caractérisée par trois phénomènes à déroulement rapide : gain de poids corporel, croissance de l'ovaire, chute du poids du foie. La seconde, dans laquelle se trouvait engagée l'autre moitié des femelles adultes, est marquée par la *reconstitution des réserves du foie, après une légère réaction hyperplasique*.

Le rôle des oestrogènes est bien connu dans l'activation du foie, chez les Vertébrés formant des œufs de grande taille (cf. Zahnd, op. cit). Suivant les cas, les aspects cytologiques témoignant d'une hyperactivité des hépatocytes ont été observés au cours de la phase d'accumulation ou pendant la décharge des réserves. La même remarque s'applique aux mitoses, qui peuvent être nombreuses. Chez la Roussette, il n'y a jamais de mitoses, mais les images de division directe des hépatocytes sont assez nettes pour faire admettre qu'il s'agit là du mode de division normal de ces cellules. A poids égal, la densité nucléaire est bien plus élevée chez beaucoup de femelles atrétiques que chez les individus normaux. En même temps, les figures d'amitose abondent. Ici, contrairement à ce qui est connu chez d'autres Vertébrés, l'hyperplasie hépatique pourrait donc avoir lieu en l'absence d'oestrogènes, puisque les glandes nidamentaires sont involuées. Dans ce cas, l'hyperplasie du foie succédant à la crise de vitellogenèse serait-elle également provoquée par une diminution des oestrogènes ? L'interprétation de l'évolution hépatique chez la femelle adulte pose des problèmes encore insolubles.

Les différences sexuelles des Chondrichthyens.

La différenciation sexuelle de la Roussette a été étudiée récemment chez l'embryon par Thiébold (1964). Certains des caractères les plus typiques ne répondent pas à l'injection d'hormones et semblent donc purement somato-sexuels ; ce sont, chez la femelle, l'agénésie de 5 à 7 canalicules néphrostomiaux dans le mésonéphros antérieur et, chez le mâle, la différenciation des organes copulateurs.

Les caractères sexuels secondaires comprennent toutes les différences qui apparaissent entre les deux sexes au moment de la maturité sexuelle, ou dont l'évolution est périodique. Ils peuvent être de nature morphologique, physiologique ou psychique. Nous en proposons une liste aussi complète que possible, dans laquelle nous avons tenté d'attribuer chacun d'eux à l'un des deux sexes (Tableau I).

Les courbes de croissance actuellement connues, ou qui peuvent être déduites de certains travaux, sont réunies dans le graphique,

TABLEAU I
Caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens

Sexe (probable)	Caractères	Espèces	Références
MALE :	1. Ptérygopodes turgescents, développés en longueur.	toutes	auct.
	2. Maturité sexuelle précoce.	toutes ?	cf texte
	3. Longévité moindre.	toutes ?	cf texte
	4. Croissance limitée, générale ou partielle (discontinuités).	toutes ?	cf texte
	5. Discontinuité de la relation poids/taille.	nombreux Squalus	cf texte
	6. Taux d'hydrocarbures hépatiques plus élevé.	<i>Centroscymnus owstoni</i>	Higashi et coll. (1953a)
	7. Epines alaires.	<i>Raja radiata</i>	Phillipson (1955)
	8. Dents pointues.	Mobulidés	Arambourg et Bertin (1958)
		cert. Raies	Borcea (1905)
	9. Mâchoires plus fortes.	<i>Sc. caniculus</i>	Arthur (1950)
	10. Activité et agressivité plus grandes.	<i>Negaprion brevirostris</i>	Clark (1963)
11. Tenaculum frontal.	Holocéphales	auct.	
FEMELLE :	1. Région cloacale fonctionnelle.	toutes	auct.
	2. Apparition d'une globuline dans le sang.	toutes ?	Saito (1957-58)
	3. Variations histologiques des glandes endocrines.	toutes ?	cf Mellinger (1963)
	4. Variations des réserves hépatiques à l'occasion de la vitellogenèse ou de la gestation.	fréquent, mais très variable	cf texte
	5. Gain de poids corporel subit.	<i>Sc. caniculus</i>	ce travail

Fig. 12. L'une d'elles (*Heterodontus galeus*) provient d'un seul Poisson, conservé en aquarium pendant une douzaine d'années (Whitley, 1950). Les autres sont des courbes moyennes, valables pour chaque espèce. La croissance de *Squalus acanthias* est la seule qui ait bénéficié d'une méthode d'étude aussi précise et aussi indiscutable que celles en usage chez les Téléostéens. En effet, l'emploi d'écaillés ou d'otolithes est impossible chez les Chondrichthyens. Mais l'aiguillon dorsal du Chien de mer présente des stries d'accroissement annuelles, dont Holden et Meadows (1962) ont su tirer le meilleur parti pour reconstituer l'histoire de cette espèce importante, dont Ford avait déjà fait connaître la croissance embryonnaire. Les données de Steven (1936) sur la Raie bouclée (*Raja clavata*), obtenues grâce à des expériences de baguage, nous ont permis de tracer une courbe approximative, mais sûre, qui tient également compte de la longévité indiquée par Bourlière (1946) pour cette espèce. Partout, la croissance limitée et la longévité moindre du mâle, liées à la précocité de sa maturité sexuelle, sont perceptibles.

Chez les espèces vivipares (s.l.), le cycle de reproduction est annuel ou même bisannuel (*Squalus*). La longueur des embryons atteint une valeur fixe pour chaque mois de l'année. Il est facile de déterminer leur courbe de croissance. Grâce à Backus, Springer et Arnold (1956), elle nous est connue chez un grand Requin des Caraïbes, *Pterolamiops longimanus* (Poey). Cette espèce croît avec une grande rapidité (Fig. 12) et atteint 350 cm. Dans tous les cas

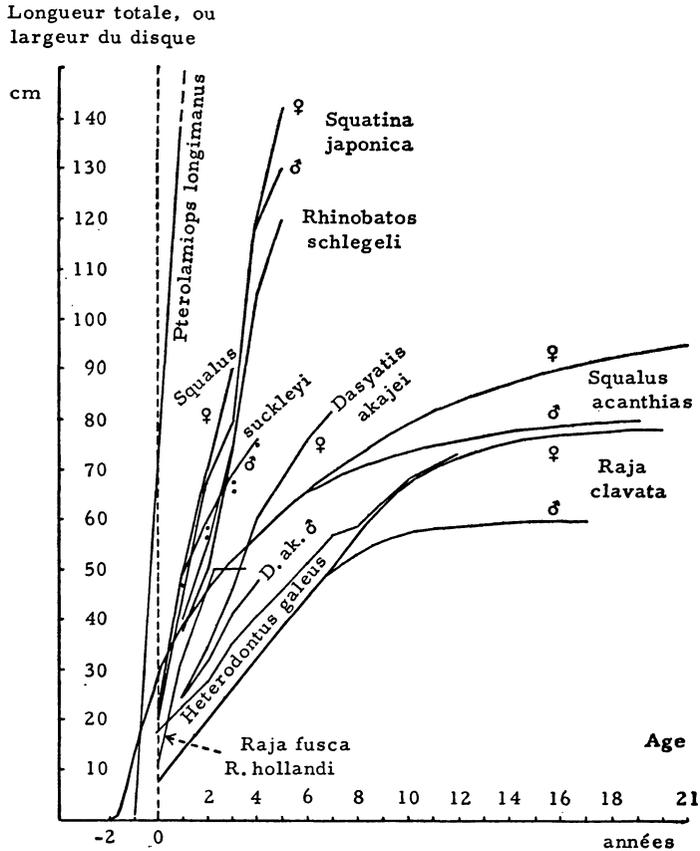


FIG. 12

Courbes de croissance de divers Chondrichthyens, d'après les données de plusieurs auteurs (cf. texte)

La ligne verticale en pointillés marque le moment de la naissance ou de l'éclosion (*Raja*). Les courbes de croissance de *Mustelus manazo* et *M. kanekonis*, très proches de celle du mâle de *Squalus suckleyi* (voir les réserves faites dans le texte pour ce dernier), ne sont pas tracées, mais seulement figurées par des points annuels (les femelles vivraient 4 ans, les mâles seulement 3 ans).

où cette méthode a été employée, on a constaté que la taille est la même dans les deux sexes à la naissance. Chez les formes ovipares, on l'a souvent vérifié à l'éclosion. Les différences qui se révèlent plus tard correspondent bien à des caractères sexuels secondaires.

La même différence sexuelle apparaît dans plusieurs autres courbes. Mais la méthode qui a permis de les tracer n'est pas aussi indiscutable que les précédentes. Pour les deux Raies *Raja fusca* et

R. hollandi, qui ne semblent pas présenter de dimorphisme, Ishiyama (1951, a et b) s'est basé sur des anneaux calcifiés vertébraux dont la formation aurait lieu durant l'hiver. Pour *Dasyatis* (*D. akajei*), *Mustelus* (*M. manazo* et *M. kanekonis*), *Squatina* (*S. japonica*) et *Rhinobatos* (*R. schlegeli*), Yokota (1951, 1952) utilise des diagrammes de fréquences. Chez les mâles, la croissance des organes copulateurs serait périodique et aurait lieu chaque année, au moment de la reproduction. Les diagrammes sont également polyphasiques dans le cas de la taille du corps, en raison, semble-t-il, du synchronisme des cycles annuels de gestation chez les femelles. L'allure de la croissance de *Squalus suckleyi*, basée sur les données de Yamamura (1953), nous paraît franchement suspecte. Il ne s'agit que d'une sous-espèce de *Squalus acanthias*, d'après certains auteurs ; leur évolution génitale est en tout cas la même (Yamamoto et Kibesaki, 1950). D'autres tentatives basées sur les fréquences de tailles ont échoué (Doi, 1950 : *Prionace glauca*).

CONCLUSION

L'existence de différences sexuelles permanentes est un fait très général chez les Chondrichthyens. Ces Poissons à fécondation interne possèdent des organes copulateurs hautement spécialisés. Le mâle dispose encore d'autres caractères sexuels secondaires, jusqu'ici peu étudiés : épines alaires ou dents plus développées (Raies), mâchoires plus fortes (Roussette), comportements particuliers. *La loi de croissance trouvée chez la femelle représente souvent celle du type neutre*. Son développement génital tardif permet à certains organes de prendre des proportions très importantes, surtout dans le cas d'une allométrie positive comme en montrent le foie et la thyroïde de la Roussette femelle. On comprend que certains auteurs aient pu croire à une croissance particulière de ces organes, avant le déclenchement de la vitellogenèse. En ce qui concerne la Roussette, il serait toutefois encore prématuré de se prononcer en faveur d'une des deux alternatives proposées : stimulation de la croissance du foie chez la femelle ou ralentissement chez le mâle.

La seule stimulation de croissance observable est le gain de poids total des Roussettes femelles au début de la première vitellogenèse. Comme, d'autre part, le foie subit une légère déplétion lipidique, sa croissance relative accuse une importante discontinuité et la valeur du RHS baisse fortement. Mais il baisserait également si le foie poursuivait sa croissance au même rythme qu'auparavant.

La capacité qu'a cet organe de se vider, puis de reconstituer ses réserves, se trouve développée chez des espèces dont les cycles biologiques sont les plus divers. Elle se manifeste aussi bien lors de la première vitellogenèse qu'au moment de la gestation. Pour être certain qu'il ne s'agit pas des effets d'un jeûne périodique de la femelle et que cette décharge a bien lieu au profit de l'ovaire, comme on l'affirme généralement, il faudrait procéder à une étude métabolique approfondie. A notre connaissance, peu d'analyses précises ont été effectuées sur le foie (Malins, Wekell et Clifford, 1965) ou l'ovaire (Zama, Katada et Igarashi, 1955).

Le rôle attribué à la thyroïde dans la reproduction (cf. Olivereau, 1954) n'est pas encore bien établi chez ces Poissons. L'évolution histologique de cette glande chez la Roussette de Banyuls (Olivereau, 1949a) n'a pu être retrouvée à Wimereux, où l'on note une variabilité individuelle considérable. Comme chez la Torpille (*Torpedo marmorata*), il serait utile de confirmer les données morphologiques (Olivereau, 1949b) par des tests physiologiques (Leloup, 1949). Les récentes recherches de Greif et Alfano (1963, 1964) établissent, chez *Mustelus canis*, la sensibilité des mitochondries hépatiques à l'action d'hormones thyroïdiennes. Ceci constitue une sérieuse indication quant aux relations entre les deux organes, dont les évolutions biométriques sont bien parallèles.

S'il nous est apparu intéressant de dégager dans ce travail, dans toute la mesure possible, les caractères généraux des Poissons cartilagineux, nous n'oublions pas pour autant les particularités de l'espèce étudiée. La Petite Roussette pond toute l'année (Ford, op. cit. ; Harris, 1952), alors que *Scyliorhinus stellaris* aurait une période de ponte limitée (Ford). Le gain de poids des femelles au début de la vitellogénèse reste unique chez les Chondrichthyens.

(Reçu le 5 octobre 1965.)

Zusammenfassung

Die Beziehungen zwischen Geschlechtsdrüsen, Leber und Schilddrüse bei dem Haifisch *Scyliorhinus caniculus* (L.) sind von einem biometrischen und histophysiologischen Standpunkt untersucht worden. Das später reifende Weibchen gewinnt über das Männchen eine hervorragende Entwicklung der Leber und der Schilddrüse. Es wird diskutiert, ob dieser Sexualdimorphismus durch eine Minderung der Wachstumsgeschwindigkeit des Männchens oder durch eine Wachstumsstimulation des Weibchens entsteht. Am Anfang der Eidotterbildung lässt dieses eine besondere, aber unerklärte Zunahme seines Gewichtes erkennen. Das allein könnte eine prozentuale Abnahme des Lebergewichts bestimmen. Aber während dieser Krise zeigen die Fettstoffe der Leber noch deutliche Änderungen. Strukturelle Variationen der Schilddrüse konnten mit der Eierablage u. a. Faktoren nicht in Bezug gebracht werden. Ein Bericht über den Sexualdimorphismus bei den Chondrichthyes wird beigelegt.

Summary

The interrelationships between gonads, liver and thyroid in the dogfish *Scyliorhinus caniculus* (L.) are studied from a biometrical and histophysiological standpoint. Females are growing sexually mature later than males. This may be the reason why they exhibit better developed livers and thyroids. This hypothesis is opposed to the classical concept of an accelerated growth in premature females. As to the changes which occur in the liver-body ratio, it mainly results of the peculiar gain of body weight, distinctive of females at the start of first vitellogenesis. The well-known decrease of liver-oil contents play but a minor role. The highly variable features of the thyroid did not show any relation to the sexual activity. Growth and sexual dimorphism are reviewed in Chondrichthyes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARAKAWA, K., 1950. — Study of fish insulin. I. The value of aburazame (*Squalus suckleyi* Girard) pancreas for insulin source. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 15, pp. 402-406.
- ARAMBOURG, C. et BERTIN, L., 1958. — Sous-classe des Sélaciens. In *Traité de Zoologie*, publié sous la direct. de P.-P. Grassé, XIII, 3, pp. 2016-2056. Masson et Cie édit. Paris.
- ARKIN, H. and COLTON, R.R., 1956. — Tables for statisticians. Barnes and Noble, Inc. : New York, 3rd ed., 152 pp.
- ARTHUR, D.R., 1950. — Abnormalities in the sexual apparatus of the common dog-fish (*Scyliorhinus caniculus*). *Proc. Linn. Soc., London*, 162, pp. 52-56.
- BACKUS, R.H., SPRINGER, S. and ARNOLD, E.L.JR., 1956. — A contribution to the natural history of the white-tip shark, *Pterolamiops longimanus* (Poey). *Deep Sea Res.*, 3, pp. 178-188.
- BORCEA, I., 1905. — Recherches sur le système uro-génital des Elasmobranches. *Arch. Zool. exp. gén.*, 4^e série, pp. 15-484.
- BOURLIÈRE, F., 1946. — Longévité moyenne et longévité maximum chez les Vertébrés. *Année biol.*, 22, pp. 249-270.
- CLARK, E., 1963. — The maintenance of sharks in captivity. Part II. Experimental work on shark behaviour. *Bull. Inst. Océanogr., Monaco*, Suppl. 1D, pp. 1-10.
- DODD, J.M., DODD, M.H.I. and GODDARD, C.K., 1959. — Force-feeding fish under experimental conditions. *Nature*, 184, pp. 1660-1661.
- DODD, J.M. and GODDARD, C.K., 1961. — Some effects of oestradiol benzoate on the reproductive ducts of the female dogfish *Scyliorhinus caniculus*. *Proc. Zool. Soc. London*, 137, pp. 325-331.
- DOI, T., 1950. — On the stock of blue shark from statistics of fin (1). (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 15, pp. 301-305.
- FALKENHEIM, M., 1937. — Fegato, maturita sessuale e gestazione negli Squali. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 16, pp. 212-220.
- FAURÉ-FREMIET, E., 1942. — Notes sur la biologie sexuelle de *Scylliorhinus 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.
- GREIF, R.L. and ALFANO, J.A., 1963. — Thyroid hormone-induced swelling of isolated dogfish liver mitochondria. *Biol. Bull.*, 125, p. 379, Abs.
- GREIF, R.L. and ALFANO, J.A., 1964. — Thyroid hormone induced swelling of isolated dogfish liver mitochondria. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 4, pp. 339-342.
- HARRIS, J.E., 1952. — A note on the breeding season, sex ratio and embryonic development of the dogfish *Scylliorhinus caniculus* (L.). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 31, pp. 269-274.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1953a. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. IV. Hydrocarbon contents in "Yumezame", *Centroscymnus owstoni* Garman. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 19, pp. 836-850.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1953b. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. V. Hydrocarbon contents in "heratsunozame", *Deania* spp. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 19, pp. 851-860.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1953c. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. VI. Hydrocarbon content in the liver oil of the "Aizame", *Centroscymnus* spp. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 19, pp. 861-867.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1954a. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. VII. Hydrocarbon content in the liver oil of the order of "yoroizame", Dalatiidae. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 20, pp. 323-327.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1954b. — Studies on utilization of the liver oil of the deep sea sharks. VIII. Hydrocarbon content in the liver oil of "kindenzame" *Centroscymnus* sp. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 20, pp. 625-626.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1954c. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. IX. The relation between hydrocarbon content in liver oil of male of "Yumezame", *Centroscymnus owstoni* Garman and their milt weight. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 20, pp. 627-632.

- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1954d. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. X. Hydrocarbon content in liver oil of various deep sea sharks and its relationships with specific gravity, refractive index and unsaponifiable matter content. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 20, pp. 633-640.
- HIGASHI, H., KANEKO, T. and SUGII, K., 1955. — Studies on utilization of the liver oil of deep sea sharks. XI. Vitamin A content and molecular-distillation of the liver oil of deep sea sharks. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 21, pp. 448-453.
- HOLDEN, M.J. and MEADOWS, P.S., 1962. — The structure of the spine of the spur dogfish (*Squalus acanthias* L.) and its use for age determination. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 42, pp. 179-197.
- HUXLEY, J.S. et TEISSIER, G., 1936. — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C.R. Soc. Biol.*, 121, pp. 934-937.
- ISHIYAMA, R., 1951a. — Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. 2. On the age-determination of Japanese black-skate *Raja fusca* Garman (Preliminary report). (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 16, pp. 112-118.
- ISHIYAMA, R., 1951b. — Studies on the rays and skates belonging to the family Rajidae, found in Japan and adjacent regions. 3. Age determination of *Raja hollandi* Jordan et Richardson, chiefly inhabiting in the waters of the East China Sea. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 16, pp. 119-124.
- LA MARCA, M.J., 1964. — The functional anatomy of the clasper and clasper gland of the yellow stingray, *Urolophus jamaicensis* (Cuvier). *J. Morph.*, 114, pp. 303-324.
- LELOUP, J., 1949. — Iodémie et état sexuel chez *Torpedo marmorata* Risso. *C.R. Soc. Biol.*, 133, pp. 214-216.
- 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.
- LISON, L., 1958. — Statistique appliquée à la biologie expérimentale. *Gauthier-Villars : Paris*, 346 pp.
- MALINS, D.C., WEKELL, J.C. and CLIFFORD, R.H., 1965. — Composition of the diacyl glyceryl ethers and triglycerides of the flesh and livers of the dogfish (*Squalus acanthias*). *J. Lipid. Res.*, 6, pp. 100-105.
- MASCHLANKA, H., 1955. — Die Proportionsänderungen beim Wachstum der Katzenhaie (*Scylliorhinus canicula* und *Scylliorhinus stellare*). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 26, pp. 12-27.
- MELLINGER, J., 1960. — Esquisse structurale de l'appareil hypophysaire d'un Séla-cien, *Scylliorhinus caniculus* (L.), pour servir de base à une étude expérimentale des corrélations neuro-endocriniennes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 251, pp. 2422-2424.
- MELLINGER, J., 1963. — Les relations neuro-vasculo-glandulaires dans l'appareil hypophysaire de la Roussette, *Scylliorhinus caniculus* (L.) (Poissons Elasmobranches). *Thèse Sciences, Strasbourg*. Impr. Alsatia : Colmar, 211 pp. Réimprimé dans : *Arch. Anat. Histol. Embryol. norm. expér.*, 47 (1964), pp. 1-201.
- MELLINGER, J., 1965. — Stades de la spermatogenèse chez *Scylliorhinus caniculus* (L.) : description, données histo-chimiques, variations normales et expérimentales. *Z. Zellforsch.*, 67, pp. 653-673.
- OLIVEREAU, M., 1949a. — L'activité thyroïdienne chez *Torpedo marmorata* au cours du cycle sexuel. *C.R. Soc. Biol.*, 143, pp. 212-214.
- OLIVEREAU, M., 1949b. — L'activité thyroïdienne de *Scyllium canicula* au cours du cycle sexuel. *C.R. Soc. Biol.*, 143, pp. 247-250.
- OLIVEREAU, M., 1954. — Hypophyse et glande thyroïde chez les Poissons. Etude histophysiologique de quelques corrélations endocriniennes, en particulier chez *Salmo salar* L. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 29, pp. 95-296.
- OLIVEREAU, M. et LÉLOUP, 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 starry ray, *Raja radiata* Donovan. *Proc. Durham Univ. Phil. Soc.*, 12, pp. 63-72.
- PUGSLEY, L.I., 1939. — Factors influencing the vitamin A and D potency of grayfish liver oil *Squalus sucklii* (Girard). *J. Fish. Res. Board Can.*, 4, pp. 312-322.
- RANZI, S. e ZEZZA, P., 1936. — Fegato, maturita sessuale e gestazione in Trygon violacea. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 15, pp. 355-367.
- RIPLEY, W.E., 1946. — The soup fin shark and the fishery. *Calif. Div. Fish and Game, Fish. Bull.*, 64, pp. 7-37.

- RIPLEY, W.E. and BOLOMEY, R.A., 1946. — The relation of the biology of the soupfin to the liver yield of vitamin A. *Calif. Div. Fish and Game, Fish. Bull.*, 64, pp. 39-72.
- SAITO, K., 1957. — Biochemical studies on the fish blood. XI. On the serum protein components of the mature and immature stage of the marine Elasmobranchs. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 22, pp. 773-777.
- SAITO, K., 1958. — Biochemical studies on the fish blood. XIII. On the electrophoretic specificity of serum lipoprotein and glucoprotein. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 24, pp. 531-534.
- SCHWARTZ, D., 1963. — Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. *Ed. Médicales Flammarion : Paris*, 290 pp.
- STEVEN, G.A., 1934. — Observations on the growth of claspers and cloaca in *Raja clavata* Linnaeus. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 19, pp. 887-899.
- STEVEN, G.A., 1936. — Migrations and growth of the thorn-back ray (*Raja clavata* Linné). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 20, pp. 605-614.
- THIÉBOLD, J., 1964. — Contribution à l'étude de l'organogenèse urogénitale et de son déterminisme chez un Poisson Elasmobranché : la petite roussette *Scyliorhinus caniculus* (L.). *Bull. Biol. France-Belgique*, 98, pp. 253-347.
- VIVIEN, J.H., 1941. — Contribution à l'étude de la physiologie hypophysaire dans ses relations avec l'appareil génital, la thyroïde et les corps interrénaux chez les poissons sélaciens et téléostéens. *Bull. Biol. France-Belgique*, 75, pp. 257-309.
- WHITE, J.F. and GOULD, S.J., 1965. — Interpretation of the coefficient in the allometric equation. *Amer. Natur.*, 99, pp. 5-18.
- WHITLEY, G.P., 1950. — Development of a Port Jackson shark. *Proc. Roy. Zool. Soc. New South Wales*, 28. Cité par : DEMPSTER, R.P. and HERALD, E.S., 1961 (Notes on the hornshark *Heterodontus francisci*, with observations on mating activity. *Oceas. Pap. Calif. Acad. Sci.*, 33, pp. 1-7).
- YAMAMOTO, T. and KIBESAKI, O., 1950. — Studies on the spiny dog fish *Squalus suckleyi*. I. On the development and maturity of the genital glands with growth. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 15, pp. 531-538.
- YAMAMURA, Y., 1952. — Study on vitamin A in the liver of aburazame *Squalus suckleyi*. IV. Seasonal variation of the vitamin A potency. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 17, pp. 337-341.
- YAMAMURA, Y., 1953. — Relation between the age of shark and the group accumulative ratio of vitamin A. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 19, pp. 530-532.
- YAMAMURA, Y. and KONDO, S., 1948. — Study on the vitamin A in "aburazame" liver. I. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 15, pp. 7-12.
- YOKOTA, T., 1951. — Studies on the stocks of sharks and rays. II. Age composition of the ray, *Dasyatis akajei* (Muller et Henle), as observed in the catch by trawlers landed at Totoro, Miyazaki prefecture, during a period September, 1949 to May, 1950. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 16, pp. 188-189.
- YOKOTA, T., 1952. — Studies on the stocks of sharks and rays. I. A method of age estimation. (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 17, pp. 321-325.
- ZAHND, J.P., 1957. — Contribution à l'étude des modifications hépatiques au cours du cycle ovarien chez deux Poissons ovovivipares, "*Xiphophorus helleri*" et "*Lebistes reticulatus*". *Thèse Médecine Strasbourg*, Impr. Alsatia : Colmar, 93 pp.
- ZAHND, J.P., 1959. — Modifications hépatiques liées au cycle ovarien chez deux Poissons ovovivipares : *Xiphophorus helleri* et *Lebistes reticulatus*. *Arch. Anat. Histol. Embryol. norm. expér.*, 42, pp. 231-260.
- ZAMA, K., KATADA, M. and IGARASHI, H., 1955. — Studies on the egg fat of shark (*Squalus sucklii* (Girard)). (Rés. anglais). *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 21, pp. 244-247.