

Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris, 13^e série, 14:13-22, 1993.

Etude des écailles primaires de l'embryon de la roussette
Scyliorhinus canicula (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) au
microscope électronique à balayage.

Par Jean MELLINGER et Francine WRISEZ

Laboratoire de Biologie Animale, Faculté des Sciences, Université de Reims
Champagne-Ardenne, F-51062 Reims Cedex, France; CNRS et Université
de Paris VI, Station Biologique, F-29211 Roscoff, France

Mots clés

Écailles placoides, ligne latérale, développement, éclosion, caractères méristiques

Keywords

Placoid scales, lateral line, development, hatching, meristic characters

A SEM study of primary scales in the embryo of the lesser
spotted dogfish, *Scyliorhinus canicula* (Chondrichthyes:
Scyliorhinidae).

ABSTRACT

The caudal and dorsolateral "primary scales" of *Scyliorhinus canicula* (L.), an oviparous catshark, were studied in embryos and newborns by scanning electron microscopy (SEM) and compared to ordinary placoid scales, which erupt shortly before birth. Four rows of germs corresponding to the caudal scales developed as soon as the lateral line reached its subcaudal terminus nearby. These scales erupted in a sequence, beginning at the tip of the tail at mid development. Their shapes were mushroom-like. Two rows of germs corresponding to the dorsolateral scales developed at the same time, but eruption only occurred towards the end of development. Their shapes were nail-like. Both types of primary scales are specialized placoid scales, of still controversial functions. Similar scales are present in various

Scyliorhinidae, and they can serve as useful meristic characters in the diagnosis of species.

RÉSUMÉ

Les "écailles primaires" caudales et dorso-latérales de la petite roussette, *Scyliorhinus canicula* (L.), une espèce ovipare de Chondrichthyens, ont été étudiées au microscope électronique à balayage chez les embryons et les nouveau-nés, et comparées aux écailles placoïdes ordinaires, dont l'éruption n'a lieu que très peu de temps avant l'éclosion. L'apparition des quatre rangées de bourgeons correspondant aux écailles caudales coïncide avec l'arrivée de l'extrémité de la ligne latérale en position subterminale, où prend fin son extension vers l'arrière. L'éruption des écailles caudales, séquentielle, commence par le bout de la queue, à mi-développement. Elles sont fongiformes. Les deux rangées de bourgeons formateurs des écailles dorso-latérales apparaissent au même moment, mais l'éruption n'a lieu qu'à la fin du développement embryonnaire. Leur forme est celle d'un ongle. Ces deux types d'écailles primaires sont des écailles placoïdes spécialisées, dont le rôle demeure controversé. Ces écailles existent chez les embryons de diverses espèces de Scyliorhinidae, et fournissent au systématique un caractère méristique intéressant.

I. INTRODUCTION

Chez la petite roussette, les écailles placoïdes ordinaires et les dents buccales apparaissent brusquement au moment de l'éclosion ou quelques heures auparavant (REIF, 1980; MELLINGER et coll., 1984b, 1986). Ces écailles couvrent tout le corps. REIF (1980), sur des coupes histologiques d'embryons et de nouveau-nés, et ALOJ TOTÀRO et coll. (1984), en microscopie électronique à balayage de la peau des nouveau-nés et des adultes, ont déjà fourni des descriptions comparées des dents et des écailles de cette espèce.

Mais il existe par ailleurs des écailles primaires, très localisées, qui apparaissent à des stades précis, bien avant l'éclosion. Elles ont été observées par FILIPPI (1859), qui croyait avoir découvert une nouvelle

espèce de roussette, puis par MAYER (1886), qui en a donné une interprétation fantaisiste: ce seraient des "formations parapodiales", analogues aux soies des Annélides, utilisées pour détruire la "couche d'albumen" (c'est-à-dire la gelée qui garnit l'intérieur de la coque de l'oeuf) en vue de son absorption par les filaments branchiaux externes de l'embryon ! Ces écailles sont disposées en files longitudinales, d'une part, sur les flancs des embryons (écailles dorso-latérales, EDL) et, d'autre part, sur l'extrémité caudale (écailles caudales, EC). Les EDL et les EC ont des formes très différentes.

Les EDL, qui sont les plus visibles, ont été réétudiées et figurées par FORD (1921), sous le nom d'écailles primaires ("primary scales"), chez *Scyliorhinus canicula* et *S. stellaris* (Scyliorhinidae). Elles sont disposées en deux rangées continues sur le tronc des embryons et des nouveau-nés.

BUDKER (1938, 1944) les a également redécrites chez *Scyliorhinus canicula*, sous le nom d'écailles "primitives". Il leur attribuait la signification d'un caractère atavique, pouvant servir à établir la phylogenèse des Sélaciens. BUDKER (1944) a également noté la présence des écailles caudales (EC), qui se développent avant les EDL.

L'intérêt de ces écailles n'est peut-être pas uniquement d'ordre systématique et phylogénétique, mais également fonctionnel. GROVER (1974), chez *Cephaloscyllium ventriosum* (syn. *C. uter*), attribue aux EDL une fonction dans l'éclosion, bien qu'il n'ait jamais observé l'éclosion naturelle, et que ses arguments se fondent uniquement sur des expériences d'éclosion artificiellement répétée. Cette fonction nous a paru superflue chez *Scyliorhinus canicula* (MELLINGER et coll., 1986), bien que l'éclosion naturelle n'ait pas été davantage observée chez cette espèce.

Désirant obtenir des informations plus détaillées sur la morphologie de ces écailles particulières, afin de tenter de préciser leurs fonctions, nous avons examiné au microscope électronique à balayage les EDL, les EC et les écailles placoïdes ordinaires d'une série continue d'embryons et de nouveau-nés. Un réexamen de la littérature permet de confirmer leur présence chez tous les Scyliorhinidae examinés jusqu'ici. Leur présence chez les autres Chondrichthyens est discutée. Enfin, de nouvelles hypothèses sur leurs fonctions sont proposées.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les oeufs de petite roussette, *Scyliorhinus canicula* (L., 1758), provenant de la Manche (Station Biologique de Roscoff), ont été incubés au laboratoire dans les conditions indiquées précédemment (MELLINGER et WRITSEZ, 1989). Soixante cinq embryons et nouveau-nés ont été utilisés pour l'étude au microscope électronique, couvrant les stades de 10 mm à 107 mm, longueur totale du corps (L). Immobilisés par immersion dans une solution de MS 222 (Sandoz), ils ont été fixés à 4°C, d'abord dans une solution de glutaraldéhyde à 5%, tamponnée par du cacodylate 0,1 M, ensuite rincés dans ce tampon et fixés dans une solution de tétroxyde d'osmium à 1% dans le même tampon, ajusté à un pH de 7,4. L'osmolalité physiologique (1 000 mOsm.kg⁻¹ d'eau) était réalisée par addition d'urée aux solutions fixatrices. Les examens au microscope électronique à balayage ont été réalisés après une dessiccation par la méthode du point critique et une métallisation de la surface des échantillons à l'or-palladium. Les prises de vues ont été réalisées à des grossissements allant de 45 à 450 fois.

D'autres embryons et nouveau-nés, fixés au mélange de Bouin-Hollande trichloracétique, ont été utilisés pour des observations complémentaires en microscopie photonique.

III. RÉSULTATS

Ecailles primaires caudales (EC)

Les EC (Fig. 1-5) forment quatre rangées longitudinales, soit deux de chaque côté, à l'extrémité de la queue des embryons et des nouveau-nés. Les rangées dorsales en comptent 9 à 13 (mode: 10), les ventrales 5 à 10 (mode: 8) (Fig. 6). Les dernières EC de chaque rangée se trouvent directement implantées sur le bout de la queue, de telle sorte qu'il est parfois difficile de déterminer le côté du corps auquel il faut les rattacher (Fig. 4). Les bourgeons qui les produisent sont serrés les uns contre les autres (Fig. 1), et les EC sont presque en contact les unes avec les autres au moment de leur éruption (Fig. 2). Par la suite, la distance entre les EC d'une même rangée augmente régulièrement de l'arrière vers l'avant (Fig. 4 et 5), ce qui traduit l'existence d'un gradient de croissance au niveau de l'extrémité caudale. Occasionnellement, on observe une lacune dans une

rangée; il peut s'agir d'une agénésie locale, ou d'un arrachement accidentel (Fig. 5).

Nous n'avons pas étudié la dissymétrie des rangées, c'est-à-dire la différence entre les nombres d'écaillés selon le côté du corps. Notons que les roussettes fixées dans le liquide de Bouin-Hollande et conservées en alcool perdent souvent une partie de leurs EC.

Les bourgeons des EC sont déjà nettement visibles sous la forme de boursouflures à partir du stade 28 mm. Leur présence, facile à constater *in vivo* sous la loupe binoculaire, permet de subdiviser le stade O du développement et caractérise le stade O2 (MELLINGER et coll., 1984a, 1986). La formation de ces bourgeons coïncide avec l'arrivée de l'extrémité de la ligne latérale dans cette région du corps de l'embryon.

La prééclosion, ouverture de la coque de l'oeuf sous l'effet des hydrolases produites par la glande de l'éclosion, est un phénomène typique des Chondrichthyens ovipares. Elle survient à la moitié du développement, après trois mois d'incubation à 16°C. Les embryons atteignent alors une longueur de 38-40 mm. C'est un bon point de repère, car l'éruption des EC se déroule aux stades 38-53 mm. Elle a lieu dans un ordre précis, de l'arrière vers l'avant dans chaque rangée. Au moment de la prééclosion, les EC antérieures sont encore à l'état de bourgeons, alors que les plus caudales sont pleinement développées (Fig. 2).

A compter du stade 60 mm, l'extrémité de la ligne latérale dépasse la première EC ventrale, qui se trouve à proximité de la dernière ouverture de ce canal sensoriel (Fig. 4 et 5). Les écaillés placoïdes ordinaires postérieures se forment au-dessus et en dessous des premières EC, atteignant vers l'arrière la troisième EC ventrale et la quatrième EC dorsale. Elles sont plus rares entre les deux rangées d'EC (Fig. 5).

Chez les nouveau-nés (Fig. 5), l'extrémité caudale du corps persiste sous la forme d'un mucron, entre les deux replis sagittaux formant la nageoire caudale. Le mucron finit par être englobé dans la nageoire caudale. A ce stade, on peut procéder à une comparasion des EC avec les écaillés ordinaires du point de vue de leur forme et de leur distribution, qui sont bien différentes. Les EC ont une racine plus ou moins cylindrique, portant une "couronne" débordante, aplatie, l'ensemble évoquant la forme de certains champignons. La forme de la couronne varie dans chaque rangée, de l'avant vers l'arrière: plus ou moins arrondie ou polygonale à l'avant, elle est moins régulière à l'arrière et développe même quelques pointes sur ses bords (Fig. 2 à 5).

Ecailles primaires dorso-latérales (EDL)

Les bourgeons des EDL apparaissent à partir du stade 38 mm, c'est-à-dire au moment de la préclosion, aussi bien chez les embryons obtenus à partir d'oeufs de roussettes méditerranéennes (MELLINGER et coll., 1984a) que de roussettes de la Manche (MELLINGER et coll., 1986). Leur éruption a lieu beaucoup plus tard que celle des EC, à partir du stade 74 mm, et ne s'achève que peu de temps avant la naissance.

Les EDL, ou leurs bourgeons, sont disposées à intervalles réguliers en deux rangées symétriques, dans la région dorso-latérale du tronc. Les rangées d'EDL du nouveau-né s'étendent depuis l'arrière de la dernière fente branchiale, jusqu'à un autre niveau situé à l'avant de la première nageoire dorsale. Chez les embryons, les nageoires impaires se forment au sein d'un repli cutané sagittal continu, qui persiste encore en avant de l'ébauche de la première dorsale au moment où les bourgeons apparaissent (Fig. 7-7'), comme l'a déjà noté MAYER (1886).

Les deux rangées d'EDL ou de bourgeons se trouvent au-dessus de la ligne latérale, et s'en écartent progressivement en direction caudale (Fig. 7-7'). L'éventuelle correspondance entre la périodicité des EDL et celle des myotomes ou des orifices du canal latéral n'a pas été étudiée. Mais chaque EDL possède sa symétrique de l'autre côté du corps, et les différences parfois constatées entre les nombres totaux d'EDL selon la rangée, chez un embryon ou chez un nouveau-né, correspondent au défaut de développement d'une ou deux EDL postérieures. Les résultats de nos propres dénombrements sont en accord avec ceux de FORD (1921) (Tableau 1); le mode est de 31 EDL par rangée.

L'éruption des EDL est très progressive. Elle a lieu dans de l'arrière vers l'avant, comme pour les EC. Dans chaque rangée, on observe (Fig. 8-8') des écailles à différents stades de l'éruption, ce qui permet, contrairement au cas des EC, de reconstituer le phénomène en détail. La lente perforation de l'épiderme commence au centre du bourgeon et s'étend vers sa périphérie. Un orifice accessoire peut se former de manière transitoire. A la fin, les lèvres de l'ouverture deviennent plus irrégulières. Enfin, lorsque toute la face externe de l'écaille est dégagée, celle-ci redresse son extrémité, tournée vers l'arrière (Fig. 9). L'écaille adopte ainsi sa position définitive, très oblique, prenant une forme comparable à un ongle. Elle possède une base très large et résiste fortement à

l'arrachement. Son extrémité est arrondie. Sa surface est lisse, contrairement à celle des écailles placoïdes ordinaires, creusées d'alvéoles à leur base (Fig. 10). Ces alvéoles, d'après MUÑOZ-CHÁPULI (1985a), pourraient correspondre aux empreintes des améloblastes.

Le redressement des EDL précède nettement l'éruption et le redressement des écailles placoïdes ordinaires (EPO), qui surviennent très brusquement, juste avant l'éclosion, alors que leur développement, à l'intérieur des bourgeons correspondants, est déjà achevé longtemps avant l'éclosion (Fig. 8-8' et 9). L'éruption des EPO est précédée par l'apparition d'un gonflement apical des germes, dû au liquide contenu dans la poche épidermique qui les entoure, comme le montrent quelques-unes de nos observations réalisées *in vivo*, en lumière rasante, sous la loupe binoculaire.

Les EC et les EDL persistent encore plusieurs jours après la naissance, mais deviennent de plus en plus difficiles à découvrir parmi les EPO. Elles n'ont pas été étudiées au-delà de la période périnatale. La peau embryonnaire ne présente aucun neuromaste visible en surface, en association avec les EC ou les EDL.

IV. DISCUSSION

La diversité des écailles placoïdes en fonction de leur emplacement sur le corps des Sélaciens adultes a beaucoup intéressé les systématiciens, dans la mesure où elle doit être prise en compte lorsqu'on utilise la morphologie des écailles dans la détermination des espèces (MUÑOZ-CHÁPULI, 1985a et b; RASCHI et ELSOM, 1986). Elle concerne également les physiologistes, puisqu'on attribue à ces écailles un rôle dans la réduction des turbulences à la surface du corps des requins à nage rapide (REIF, 1978, 1982; RASCHI et ELSOM, 1986). Les écailles spécialisées (écailles associées aux neuromastes isolés, épines, aiguillons, dents rostrales des poissons-scies, etc.) ont particulièrement retenu l'attention des spécialistes. Ainsi, dans une revue d'ensemble, APPLGATE (1967) avait évoqué l'existence d'écailles facilitant l'éclosion des espèces ovipares, bien avant la parution du travail de GROVER (1974), mais sans préciser ses sources.

NAKAYA (1975), dans sa monographie des Scyliorhinidae nippons, a figuré très sommairement les EDL et les EC chez les embryons d'un certain nombre d'espèces, et les a dénombrées. Cet auteur parle de

"denticules élargis" ("enlarged denticles"), sans leur attribuer de fonction particulière, et sans citer de travaux antérieurs mentionnant leur existence. Il est donc nécessaire de rappeler ici que ces écailles sont connues de longue date, de préciser leurs différences avec les EPO, de réexaminer la réalité de leur présence chez divers Chondrichthyens et, sur ces bases, de tenter de comprendre leur utilité pour l'embryon des Chondrichthyens ovipares, et leur signification évolutive.

La présence d'EDL, toujours disposées en deux rangées, est certaine chez les embryons des Scyliorhinidae mentionnées dans le tableau 1. Par ailleurs, REGAN (1908) a signalé chez l'adulte de *Halaelurus chilensis* (syn. *Scyliorhinus chilensis*) deux séries de tubercules alignés entre la tête et la première nageoire dorsale: s'agit-il d'EDL persistantes ?

Des EC ont été décrites ou figurées chez *Scyliorhinus canicula* (MAYER, 1886: n = 11 ou 8 selon la rangée; BUDKER, 1944), *S. stellaris* (MAYER, 1886: n = 18 ou 11 au maximum, selon la rangée; nous confirmons leur présence), *S. torazame* (NAKAYA, 1975), *G. melastomus* (MAYER, 1886: n = 6 ou 5 selon la rangée), mais manqueraient chez *Halaelurus bürgeri* (NAKAYA, 1975). MAYER (1886) souligne que les rangées dorsales sont toujours plus longues que les ventrales.

La présence d'écailles primaires a été signalée chez certains Hemiscyllidae: *Chiloscyllium griseum* et *C. indicum* (d'après BUDKER, 1944, des EC auraient été décrites), *C. plagiosum* (FORD, 1921, mentionne deux rangées irrégulières d'écailles, allant jusqu'à la queue, au stade 150 mm). Cependant, rien de tel n'est mentionné dans la révision de cette famille par DINGERKUS et DeFINO (1983). BUDKER (1944) signale aussi des écailles comparables aux EDL et aux EC chez l'Orectolobidae *Stegosoma "carinatum"* (= *S. fasciatum*, probablement, qui semble être l'espèce unique de requin zébré). Tous sont des Squaloïdes ovipares, mais ces simples mentions ou descriptions superficielles nécessitent des vérifications.

En ce qui concerne les Heterodontidae, REIF (1974) a décrit complètement l'écaillage embryonnaire d'*Heterodontus galeatus*, au stade 103 mm: certaines écailles caudales, anales et prépectoriales joueraient un rôle dans l'éclosion, sur laquelle REIF ne fournit aucun détail. Mais aucune de ces écailles ne rappelle les écailles primaires des Scyliorhinidae par sa forme et sa taille.

La publication posthume par SMITH (1942) des résultats de DEAN sur *Heterodontus japonicus*, très détaillée et richement illustrée, ne signale

pas non plus la présence de telles écailles chez ces formes primitives de Sélaciens. On relève dans cette description que l'embryon à terme, long de 18 cm, remplit la coque comme celui des roussettes, mais que sa tête est dirigée vers le bout opposé à l'extrémité d'éclosion. Celle-ci est dégagée de toute trace de gelée lors de la prééclosion, comme chez les roussettes. Écailles et dents n'apparaissent qu'après l'éclosion.

La signification des écailles primaires des Holocéphales (DUMÉRIL, 1865: *Callorhynchus "peronii"*, syn. probable de *C. antarcticus*; GÜNTHER, 1870: *Chimaera* sp., *Callorhynchus antarcticus*) n'est pas claire. DUMÉRIL connaissait l'existence de ces écailles chez *Scyliorhinus*, mais fait référence au travail de FILIPPI (1859), dont la description est erronée puisqu'il croyait que les EDL persistaient chez l'adulte. Le dessin de DUMÉRIL présente un petit exemplaire de *Callorhynchus* montrant des EC sur quatre rangs en arrière de la deuxième dorsale, ainsi que des EDL sur deux rangées entre les deux dorsales, et des écailles disposées en fer-à-cheval entre les yeux. LUND (1986, p. 98) admet que les grandes écailles situées entre la deuxième dorsale et la nageoire caudale des *Echinochimaera*, fossiles du Carbonifère du Montana (USA), sont homologues des écailles primaires des individus juvéniles de *Callorhynchus*.

Quant aux embryons d'espèces vivipares, ou supposées telles, seul le requin-baleine, *Rhincodon typus*, a fait l'objet d'une description (GARRICK, 1964). Cette espèce possède une coque typique, comme d'autres *Orectolobiformes*, ovipares ou vivipares, et la découverte fortuite d'une coque sur les fonds marins ne permet pas de savoir si cette espèce est ovipare ou non. On n'a trouvé jusqu'à présent qu'une seule coque, contenant un embryon bien développé. La carène longitudinale inférieure du tronc portait quelques écailles plus grosses, disposées en tandem, mais nous ne pouvons pas les assimiler aux EDL observées chez les roussettes, car elles alternent avec des écailles ordinaires.

Les tentatives de généralisation de FORD (1921), BUDKER (1938, 1944) et GROVER (1974) semblent donc prématurées. Rien ne prouve que les écailles primaires des *Scyliorhinidae* aient un équivalent chez d'autres *Chondrichthyens* actuels, sauf peut-être chez les Holocéphales.

Les écailles primaires sont morphologiquement distinctes des EPO, mais ceci n'a guère été établi que chez les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *S. stellaris*. Leur disposition serait métamérique, d'après MAYER (1886), mais leur relation avec la myométrie n'a pas été vérifiée. Elles peuvent

constituer un caractère méristique intéressant pour le systématique, et devraient être recherchées et dénombrées en priorité sur des embryons vivants, puisque les fixations histologiques courantes (le liquide de Bouin-Hollande, en particulier) risquent de les faire se détacher, comme nous l'avons constaté pour les EC de nos propres exemplaires.

Les EDL et EC de la roussette ne sont pas liées à la présence de neuromastes isolés ("cryptes sensorielles"), comme l'a bien noté BUDKER (1938). En revanche, nous estimons qu'elles pourraient jouer un rôle dans le bon fonctionnement de la ligne latérale. Nous avons signalé en effet que l'éruption des EC coïncide avec l'achèvement de la croissance de la ligne latérale, dont l'extrémité s'ouvre tout près de ces écailles. Les EC ont peut-être un rôle protecteur pour l'extrémité caudale toute entière, empêchant son érosion lors des mouvements natatoires très amples de l'embryon. Du même coup, le dernier orifice de la ligne latérale serait tenu à distance de la paroi. La forme aplatie du sommet de ces écailles, leur disposition sur la queue, correspondent parfaitement à ce type d'exigence mécanique.

Plusieurs objections peuvent être faites à cette hypothèse: (1°) la paroi interne extrêmement lisse de la coque semble exclure toute abrasion, (2°) un tel dispositif devrait exister en dehors des Scyliorhinidae.

Mais on peut imaginer que les EDL elles-mêmes servent à séparer la partie antérieure de la ligne latérale de la paroi de la coque. En effet, les EDL apparaissent seulement au moment où le corps de l'embryon commence à remplir complètement la coque, adoptant une posture d'éclosion figée. Les rangées d'EDL sont assez proches des lignes latérales. Nous n'avons pas observé l'effet mécanique de cette proximité *in vivo*, mais il est clair que cette hypothèse se prêtera parfaitement à une vérification détaillée, le moment venu. Les EDL prennent appui contre l'une des faces latérales de la coque, compte tenu de la posture prise par l'embryon à ce stade.

Cette hypothèse n'est pas forcément contradictoire avec celle de GROVER (1974), qui considère les EDL de *Cephaloscyllium ventriosum* comme un dispositif nécessaire à l'éclosion. Bien qu'il n'ait pas observé l'éclosion naturelle, cet auteur a réalisé des éclosions artificielles répétées en réintroduisant des nouveau-nés dans les coques vides. Il observe alors que le corps prend appui sur les deux rangées d'EDL lors du franchissement des lèvres de la coque, comme sur une double crémaillère. Compte tenu de la longueur de la queue chez cette espèce,

par rapport à la longueur de la coque, il estime que l'éclosion ne pourrait pas se produire par une simple poussée de la queue. Cette poussée permettrait seulement d'engager le corps entre les lèvres de l'ouverture d'éclosion. Les EDL seraient indispensables pour que le nouveau-né puisse ensuite progresser vers l'extérieur et sortir de la coque.

Cette hypothèse pourrait toutefois se voir opposer également quelques objections: (1°) les proportions du corps du nouveau-né et les dimensions de la coque de *Cephaloscyllium* ne semblent pas très différentes de celles que nous avons observées chez la roussette (MELLINGER et WRISEZ, 1989), où un tel rôle pour les EDL nous paraît très improbable, (2°) GROVER n'a pas précisé si les écailles ordinaires sont déjà développées au moment de l'éclosion, comme chez la roussette, (3°) on voit mal quelle pourrait être la fonction des EC dans l'éclosion.

La longue durée du séjour de l'embryon des Chondrichthyens ovipares dans sa coque préécloso, l'importante activité motrice qu'il y manifeste pour assurer sa respiration, l'étroite coaptation entre la taille et la forme de la coque, d'une part, et celles de l'embryon vésiculé, puis de l'embryon à terme, d'autre part, constituent des adaptations vitales pour ces poissons. Le rôle des écailles primaires devrait être recherché, à notre avis, dans ce contexte biologique très particulier.

Remerciements

Nous exprimons notre reconnaissance au Directeur de la Station Biologique de Roscoff, Monsieur le Professeur Pierre LASSERRE, et au personnel de la Station, en particulier Monsieur Michel MARON, pour la fourniture régulière des oeufs de roussette utilisés dans nos travaux.

Nous remercions tout particulièrement Madame Annie PETIT, qui nous a initiés au maniement du microscope électronique à balayage JEOL, ainsi que Madame Sylvie BOUTHORS, pour ses conseils techniques tout au long de ce travail, à la Faculté d'Odontologie (Université de Reims Champagne-Ardenne).

Les conseils judicieux de deux membres anonymes du comité de lecture et de la rédaction des Annales ont contribué à la mise en forme du manuscrit, et nous leur en sommes très reconnaissants.

BIBLIOGRAPHIE

- Aloj Totàro E., Papaccio G., Caporaso S. et Caporaso A., 1984. - Comparison between teeth and scales of newborn and adult specimens of *Scyliorhinus caniculus* (Linné), a scanning electron microscopic study. *Archs Biol., Bruxelles*, 95, 423-428.
- Applegate S.P., 1967. - A survey of shark hard parts. In: *Sharks, Skates and Rays*, publ. sous la dir. de P.W. Gilbert, R.F. Mathewson et D.P. Rall, pp. 37-69. John Hopkins, Baltimore.
- Budker P., 1938. - Les cryptes sensorielles et les denticules cutanés des Plagiostomes. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, 18, 207-288.
- Budker P., 1944. - Sur les écailles primitives des Sélaciens et les "carènes" longitudinales des Orectolobidae (Note préliminaire). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 69, 80-87.
- Dingerkus G. et DeFino T.C., 1983. - A revision of the orectolobiform shark family Hemiscyllidae (Chondrichthyes, Selachii). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 176, 1-93.
- Duméril A., 1865. - Histoire naturelle des Poissons ou Ichthyologie générale. Tome 1: Elasmobranches, 1ère partie, p. 694 and Pl. 14 (Fig. 4). Paris.
- Fillipi, 1859. - Cité par Mayer (1886) et Budker (1944).
- 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, 468-505.
- Garrick J.A.F., 1964. - Additional information on the morphology of an embryo whale shark. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 115, 1-7.
- Grover C.A., 1974. - Juvenile denticles of the swell shark *Cephaloscyllium ventriosum*: function in hatching. *Can. J. Zool.*, 52, 359-363.
- Günther A., 1870. - Catalogue of the Fishes of the British Museum. Vol. 8, pp. 349-352.
- 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, 182-209.
- Lund R., 1986. - The diversity and relationships of the Holocephali. In: *Indo-Pacific Fish Biology*, Proc. 2nd Int. Conf. on Indo-Pacific Fishes, publ. sous la dir. de T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi et K. Matsuura, pp. 97-106. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Mayer P., 1886. - Die unpaaren Flossen der Selachier. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, 1886, 228-285.

- Mellinger J. et Wriesez F., 1989. - Biologie et physiologie comparées du développement de deux Sélaciens ovipares, les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *Scyliorhinus stellaris*. Evolution de la matière sèche, de l'eau et des ions (Cl^- , Na^+ , K^+) dans le vitellus de *S. canicula* au cours du développement. Bull. Soc. Zool. Fr., 114, 51-62.
- Mellinger J., Wriesez F. et Alluchon-Gérard M.J., 1984a. - Recherches en vue de l'établissement d'une table du développement de la petite roussette, *Scyliorhinus canicula* (L.), Poisson Sélacien. Bull. Soc. Zool. Fr., 109, 3-18.
- Mellinger J., Wriesez F. et Alluchon-Gérard M.J., 1984b. - Caractères biométriques distinctifs de l'embryon et de ses annexes chez la roussette (*Scyliorhinus canicula*) de la Manche, comparée à celle de la Méditerranée, et détermination précise du stade d'éclosion. Cahiers de Biologie Marine, 25, 305-317.
- Mellinger J., Wriesez F. et Alluchon-Gérard M.J., 1986. - Developmental biology of an oviparous shark, *Scyliorhinus canicula*. In: Indo-Pacific Fish Biology, Proc. 2nd Int. Conf. on Indo-Pacific Fishes, publ. sous la dir. de T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi et K. Matsuura, pp. 310-332. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Muñoz-Chápuli (R.), 1985a. - Ornamentación ultraestructural del esqueleto dérmico en algunas especies de Carcharhiniformes. Miscellània Zoològica, Barcelona, 9, 394-396.
- Muñoz-Chápuli (R.), 1985b. - Sobre la clasificación tipológica del esqueleto dérmico de escualos (Chondrichthyes). Miscellània Zoològica, Barcelona, 9, 396-400.
- Nakaya K., 1975. - Taxonomy, comparative anatomy and phylogeny of Japanese catsharks, *Scyliorhinidae*. Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 23, 1-94.
- Raschi W. et Elsom J., 1986. - Comments on the structure and development of the drag reduction-type placoid scale. In: Indo-Pacific Fish Biology, Proc. 2nd Int. Conf. on Indo-Pacific Fishes, publ. sous la dir. de T. Uyeno, R. Arai, T. Taniuchi et K. Matsuura, pp. 408-424. Ichthyological Society of Japan, Tokyo.
- Regan C.T., 1908. - A synopsis of the sharks of the family *Scyliorhinidae*. Ann. Mag. Nat. Hist., 1908, 453-465.
- Reif W.E., 1974. - Morphogenese und Musterbildung des Hautzahnchen-Skelettes von *Heterodontus*. Lethaia, 7, 25-42.

- Reif W.E., 1978. - Protective and hydrodynamic function of the dermal skeleton of elasmobranchs. *N. Jb. Geol. Paläont.*, 157, 133-141.
- Reif W.E., 1980. - Development of dentition and dermal skeleton in embryonic *Scyliorhinus canicula*. *J. Morph.*, 166, 275-288.
- Reif W.E., 1982. - Morphogenesis and function of the squamation in sharks. I. Comparative functional morphology of shark scales and ecology of sharks. *N. Jb. Geol. Paläont.*, 164, 172-183.
- Scott E.O.G., 1963. - Observations on some Tasmanian fishes: part XI. *Pap. Roy. Soc. Tasm.*, 97, 1-31.
- Smith B.G., 1942. - The heterodontid sharks: their natural history, and the external development of *Heterodontus japonicus* based on notes and drawings by Brashford Dean. In: *The Brashford Dean Memorial Volume, Archaic Fishes*, publ. sous la dir. de E.W. Gudger, Pt. II, Art. VIII, pp. 647-784. *Am. Mus. Nat. Hist.*, New York.
- Von Bonde C., 1945. - The external development of the banded dogfish or pofadderhai *Haploblepharus edwardsii* (M. et H.). *Biol. Bull.*, 88, 1-14.

Légendes des figures

Fig. 1 . - Bourgeons d'écailles caudales d'un embryon de 31,5 mm. Echelle: 500 μ m.

Fig. 1 . - Lateral aspect of the tail tip in a 31.5 mm-long embryo, showing two rows of prominent buds that are elaborating caudal primary scales. Bar: 500 μ m.

Fig. 2 . - Ecailles caudales d'un embryon de 38 mm. A droite, quelques bourgeons où l'éruption des écailles n'a pas encore eu lieu. Echelle: 500 μ m.

Fig. 2. - Lateral aspect of the tail tip in a 38 mm-long embryo, showing two rows of erupted, caudal primary scales (left), continued into series of prominent buds (right). In all embryos, as illustrated by this picture, eruption began at the tip of the tail and proceeded cephalad. Bar: 500 μ m.

Fig. 3 . - Vue détaillée d'une écaille caudale (9ème de la rangée ventrale, et partie de la 8ème), chez un embryon de 54 mm. Echelle: 100 μ m.

Fig. 3 . - Closer view of the 9th scale from the ventral row, with the 8th scale partly visible, in a 54 mm-long embryo. Bar: 100 μ m.

Fig. 4 . - Ecailles caudales d'un embryon de 80 mm, avec le dernier orifice de la ligne latérale (flèche) situé à proximité de la première écaille ventrale. La torsion du mucron caudal permet d'observer la continuité entre les deux rangées dorsales. Echelle: 500 μ m.

Fig. 4 . - Caudal primary scales in a 80 mm-long embryo, showing their relationship to the more distal aperture of the lateral line (arrowhead). The bended caudal extremity allows to see the continuity of both dorsal rows over the tail tip. Bar: 500 μ m.

Fig. 5 . - Ecailles caudales (EC) et écailles placoïdes ordinaires d'un nouveau-né (L = 102 mm). Deux EC de la rangée dorsale sont jumelées (étoile), et il manque une EC dans la rangée ventrale (flèche verticale). Les deux derniers orifices de la ligne latérale sont repérés (flèches horizontales). Echelle: 500 μ m.

Fig. 5 . - Side view showing the relationship of caudal primary scales (CS) to ordinary placoid scales in a hatchling, body length 102 mm. Two abnormalities are shown in the CS: two twinned CS in the dorsal row (star), and one CS missing in the ventral row (vertical arrowhead). The relationship to the last apertures of the lateral line is also shown (horizontal arrowheads). Bar: 500 μ m.

Fig. 6 - Distributions de fréquences du nombre d'écaillés caudales (EC) par embryon, situées respectivement dans la rangée dorsale (D, tirets) et dans la rangée ventrale (V, traits). En ordonnées, nombre d'embryons (EM) dans chaque classe.

Fig. 6 . - Frequency distribution of the numbers of caudal primary scales (EC, on X-axis) per embryo, both in ventral (D, dashes) and dorsal rows (V, line). EM on Y-axis denotes the number of embryos in each class.

Fig. 7-7' . - Reconstruction partielle d'un embryon de 38 mm, montrant les séries droite (d) et gauche (g) de bourgeons formateurs des écaillés dorso-latérales. L'avant est à gauche. R, repli sagittal, contenant la première nageoire dorsale en formation. LL, ligne latérale. Echelle: 500 μm .

Fig. 7-7' . - Partial reconstruction, by a sequence of three photographs, of the rows of buds that will generate the dorsolateral primary scales. Buds are shown from dorsolateral aspect in a 38 mm-long embryo. They build up two symmetrical rows, one along the right side of the body (d), and the other on the left side (g). Body orientation was with the head toward left. The first dorsal fin is already differentiating in the dorsal finfold (R). LL labels the lateral line. Bar: 500 μm .

Fig. 8-8' . - Reconstruction partielle d'un embryon de 74,5 mm, montrant les divers stades de l'éruption des écaillés dorso-latérales. L'avant est à gauche: deux bourgeons non percés sont visibles de ce côté. Flèches: bourgeons d'écaillés ordinaires (en forme de pointes, dirigées vers l'arrière). Echelle: 500 μm .

Fig. 8-8' . - Partial reconstruction of a 74.5 mm-long embryo, showing various stages of the eruption of the dorsolateral primary scales, in one row. Body orientation was with the head toward left. Two scales were still unerupted (left buds), and similar to caudal primary scales eruption proceeded cephalad. Arrowheads point to buds that will generate ordinary placoid scales, with their tips oriented caudad. Bar: 500 μm .

Fig. 9 . - Embryon de 97 mm: trois écaillés dorso-latérales (EDL), redressées, entourées de bourgeons d'écaillés placoïdes ordinaires (à distance de la rangée d'EDL). Echelle: 500 μm .

Fig. 9 . - Partial view, in a 97 mm-long embryo, of one row of dorsolateral primary scales (DLS), surrounded by buds producing the ordinary placoid scales (OS), still unerupted. Three DLS are visible, showing the typical, nail-like appearance, with their tips oriented caudad. The OS are still contained in their swollen skin pouches,

but their caudad-oriented tips are already conspicuous through them. There is a distinct gap of plain skin between both kinds of scales. Bar: 500 μm .

Fig. 10 - Nouveau-né: écailles placoides ordinaires. Echelle: 100 μm .

Fig. 10 . - Detailed view of erupted, ordinary placoid scales in a hatchling. Bar: 100 μm .

Tableau 1

Nombres d'écailles primaires dorso-latérales
dénombrées de chaque côté du corps de l'embryon
chez divers Scyliorhinidae

Espèces	Nombre s	Auteurs
<i>Scyliorhinus canicula</i>	27-31	MAYER, 1886
	27-32	FORD, 1921
	25-30	LELOUP et OLIVEREAU, 1951
<i>Scyliorhinus stellaris</i>	34-38	MAYER, 1886
	33-40	FORD, 1921
<i>Scyliorhinus torazame</i>	env. 39 (*)	NAKAYA, 1975
<i>Cephaloscyllium isabella</i>	32-34	SCOTT, 1963
<i>Cephaloscyllium umbratile</i>	36	NAKAYA, 1975
<i>Galeus melastomus</i>	env. 20	MAYER, 1886
<i>Galeus nipponensis</i>	26	NAKAYA, 1975
<i>Halaaelurus bürgeri</i>	env. 10	NAKAYA, 1975

(*) Chacune des deux rangées s'étend jusqu'à l'avant de la deuxième nageoire dorsale; au dernier stade examiné, ces rangées sont discontinues, avec 32 écailles en avant de la première dorsale, et environ 7 écailles entre les deux dorsales. Cette disposition est également décrite chez *Cephaloscyllium ventriosum* (FORD, 1921; GROVER, 1974). Les autres espèces citées ici n'ont pas d'écailles dorso-latérales postérieures. Il en est de même chez *Haploblepharus edwardsii* (syn. *Scyliorhinus edwardsi*), d'après FORD (1921) et VON BONDE (1945: cf. sa figure 11), ainsi que *Halaaelurus boardmani*, d'après SCOTT (1963) et NAKAYA (1975), deux espèces pour lesquelles nous n'avons pas de données numériques.