

## Nouvelle description de *Centrophorus granulosis* (Schneider, 1801) (Pisces, Squalidae).

### Données sur la biologie de la reproduction et le régime alimentaire des spécimens des côtes tunisiennes

Par

Christian CAPAPE\*

#### RESUME

L'auteur présente une nouvelle description de *Centrophorus granulosis* (Schneider, 1801) fondée sur des caractères morphologiques, biométriques et méristiques, et sur l'anatomie de la ceinture pelvienne et des ptérygopodes, à partir d'exemplaires mâles et femelles, juvéniles et adultes capturés au large des côtes tunisiennes.

Il n'apparaît pas de différences significatives entre ces spécimens et ceux d'autres secteurs maritimes de la Méditerranée (France, Italie...) ou de l'Atlantique oriental (Sénégal, Mauritanie...). Ainsi *C. lusitanicus* Bocage et Capello, 1864, *C. uyato* (Rafinesque, 1810), *C. machiquensis* Maul, 1955 doivent être considérés comme des synonymes juniors de *C. granulosis*.

De nouvelles données sur la biologie de la reproduction de *C. granulosis* montrent que la taille de première maturité sexuelle est atteinte par les mâles dès 80 cm de longueur totale et par les femelles vers 90 cm de longueur totale.

*C. granulosis* se reproduit toute l'année et le cycle de reproduction pourrait s'étaler sur deux ans.

La croissance pondérale du corps est très active chez les jeunes et les submatures des deux sexes ; elle se ralentit considérablement chez les mâles adultes.

La croissance pondérale du foie est très marquée chez les mâles submatures et les femelles juvéniles ; celle des gonades surtout chez les submatures des deux sexes.

Quel que soit le sexe, le coefficient cubique de condition augmente progressivement avec la taille des individus et se maintient à des valeurs très voisines chez les adultes ; le rapport hépatosomatique est toujours très élevé et varie peu ; le rapport gonosomatique croît surtout chez les individus submatures.

La croissance des embryons se fait essentiellement à partir des substances vitellines ; le poids moyen d'un ovocyte majeur est de 320 g, celui d'un foetus à terme de 340-350 g, pour une longueur totale de 33-35 cm.

*C. granulosis* est une espèce vorace qui se nourrit abondamment toute l'année de proies bathyenthiques parmi lesquelles les Téléostéens, les Céphalopodes et les Crustacés sont les plus représentés.

---

\* Institut Pasteur, 13, place Pasteur, 1001 Tunis-Belvédère (Tunisie), et Laboratoire d'Ichthyologie et Parasitologie générale, U.S.T.L., 34060 Montpellier Cédex (France).

\* Check-list of fishes of Northern Atlantic and of the Mediterranean. Th. Monod et J.C. Hureau, ed., Unesco, Paris, 1973.

## ABSTRACT

The author presents a new description of *Centrophorus granulosus* (Schneider, 1801) based on morphological, biometric and meristic features and on the anatomy of pelvic girdle and claspers, from males and females, juveniles and adults caught of Tunisian coasts.

No significant differences appear between these specimens and those from other marine areas of Mediterranean (France, Italy...) and eastern Atlantic (Senegal, Mauritania...).

Thus, *C. lusitanicus* Bocage et Capello, 1864, *C. uyato* (Rafinesque, 1810), *C. machiquensis* Maul, 1955 could be considered like junior synonyms of *C. granulosus*.

New data on the reproductive biology of *C. granulosus* point out that first sexual maturity size is reached by males at 80 cm (total length) and by females at 90 cm.

*C. granulosus* breeds all the year round and its reproductive cycle could last about two years.

Body weight-growth is very intensive in the young and submature individuals of both sexes and falls considerably down in adult males.

Liver weight-growth is very important in submature males and young females ; similarly, gonad weight-growth proceeds chiefly in the submatures of both sexes.

Whatever the sex, the cubic coefficient of condition increases with size and maintains to constant values in adults ; the hepatosomatic index is always very high and does not undergo much changes ; the gonosomatic index increases chiefly in submature individuals.

The growth of embryos relies essentially on vitellus stores ; the average weight of mature oocytes is 320 g, that of foetus is 340-350 g (birth size : 33-35 cm).

*C. granulosus* is a voracious species that feeds in abundance all the year round on bathybenthic preys among which Teleosts, Cephalopods and Crustaceans are the most important.

*Centrophorus granulosus* (Schneider, 1801) est un Sélacien des océans et mers tempérés et tempérés chauds voire tropicaux ; espèce benthique, il vit à une certaine profondeur, à partir de 300 m ; le plus souvent, entre 350 et 500 m, d'après Krefft et Tortonèse (1973).

*C. granulosus* est capturé en Atlantique orientale depuis le golfe de Gascogne (Bougis, 1959 ; Bauchot et Pras, 1980), les côtes espagnoles (Ortea et De La Hoz, 1979), portugaises (Albuquerque, 1954-56), marocaines (Collignon et Aloncle, 1972), jusqu'en Afrique tropicale, au large de la Mauritanie (Maurin et Bonnet, 1970), du Sénégal (Cadenat, 1951) et dans le golfe de Guinée (Blache, Cadenat et Stauch, 1970).

En Méditerranée, *C. granulosus* est cité au long des côtes européennes : françaises (Granier, 1964 ; Capapé, 1977a), yougoslaves (Soljan, 1963) et grecques (Ondrias, 1971 ; Economidis, 1973), qu'il ne semble pas dépasser à l'est. *C. granulosus* est mentionné sur les côtes maghrébines du détroit de Gibraltar à la Tunisie (Quignard et Capapé, 1971a).

Les captures de *C. granulosus* relativement abondantes en certaines zones marines ont permis de bien connaître l'espèce, dont la position taxonomique ne semble pas poser de problème en **systématique**. En revanche, les autres **Squalidae** du genre **Centrophorus** Müller et Henlé, 1837 qui, dans l'aire géographique du Clofnam habitent sensiblement les mêmes biotopes, ne font pas

l'unanimité dans la littérature ichthyologique au sujet de leur position spécifique, souvent mal définie (Kreff et Tortonèse, 1973).

Maurin et Bonnet (1970) estiment que les critères de diagnose généralement utilisés pour distinguer *C. lusitanicus* Bocage et Capello, 1864 et *C. machiquensis* Maul, 1955 de *C. granulosus* ne sont pas suffisants ; ces auteurs considèrent, de plus, que *C. uyato* Rafinesque, 1810 est une forme juvénile de la dernière espèce, hypothèse précédemment envisagée par Lozano Rey (1928) et avalisée par Quignard et Capapé (1971b) ; ils concluent, enfin, que seul le binom *C. granulosus* doit être retenu.

Ainsi, comme le notent Blache, Cadenat et Stauch (1970) « la détermination et la classification des espèces du genre *Centrophorus* est particulièrement délicate et a donné lieu jusqu'ici à de très nombreuses confusions ».

Dans cette étude nous proposons une nouvelle description de *C. granulosus* fondée sur des individus de tailles diverses et des deux sexes capturés en Tunisie ; cette description repose sur un ensemble de caractères morphologiques, biométriques et méristiques, et de plus sur l'anatomie de la ceinture pelvienne et des ptérygopodes ; nous essaierons de dégager les éléments nous permettant de mieux cerner les différences et les convergences entre les espèces du genre *Centrophorus* et d'en préciser éventuellement le statut.

La biologie de la reproduction de *C. granulosus* est, à notre connaissance, peu ou mal connue. Lo Bianco (1909) présente quelques informations succinctes sur le cycle sexuel de ce Squalidae qui, d'après l'auteur, se reproduirait toute l'année. Ranzi (1932) confirme cette hypothèse en rapportant avoir trouvé en mars 1931 des femelles présentant, *in utero*, tous les stades embryonnaires de développement, de l'œuf à l'animal complet.

De ces observations, il ressortirait tout comme Holden et Meadows (1964), Quignard (1971) puis Capapé (1974) l'ont respectivement décrit chez *Squalus acanthias* Linné, 1758 et *Squalus blainvillei* (Risso, 1826), que les processus de la vitellogenèse et la gestation sont concomittants chez les femelles de *C. granulosus*. Ainsi, au fur et à mesure que s'élaborent les ovocytes, les embryons se développent ; les gestations se succèdent pratiquement sans interruption, avec une phase de repos très courte, car la ponte ovulaire suit presque immédiatement la parturition.

Ranzi (1932) admet qu'il n'existe chez *C. granulosus* qu'un seul utérus fonctionnel, ne contenant pas plus d'un embryon. L'auteur a constaté la présence d'un embryon et d'un seul ovocyte majeur dans la cavité abdominale d'une femelle pêchée au large de Naples. Sara (1968) relate la capture, en mars 1967 au large de l'île de Marettimo (Sicile), d'un individu de *C. uyato* contenant un embryon avec un sac vitellin.

D'après Tortonèse (1956), la fécondité limitée à un seul exemplaire par femelle serait la règle chez *C. granulosus*.

Le régime alimentaire de *C. granulosis* n'a pas fait l'objet d'études approfondies. Nous avons donné précédemment l'analyse du contenu stomacal d'un lot de 16 mâles capturés au niveau du banc des Esquerquis (côtes septentrionales de la Tunisie) (Capapé, 1975). Nous complétons ce travail préliminaire par l'observation, en fonction des saisons et de l'âge, des contenus stomacaux d'un nombre plus important d'individus.

## MATERIEL ET METHODES

Notre étude repose sur l'observation de 147 spécimens (75 mâles et 72 femelles) capturés le long des côtes septentrionales de la Tunisie (de Tabarka à Bizerte) et au niveau du banc des Esquerquis (large de Bizerte) de 1971 à 1979 inclus.

Les ptérygopodes ont été étudiés d'après la technique préconisée par Capapé et Désoutter (1978) pour les Rajidae.

Les méthodes d'étude et d'analyse concernant la biologie de la reproduction et le régime alimentaire de *Centrophorus granulosis* seront précisées au fur et à mesure des paragraphes.

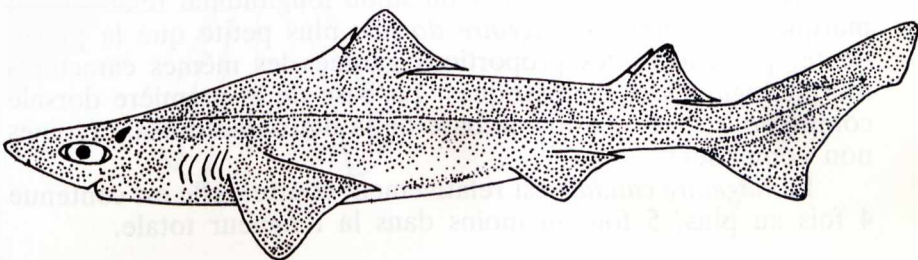
### I. DESCRIPTION

#### 1. Morphologie générale (fig. 1A)

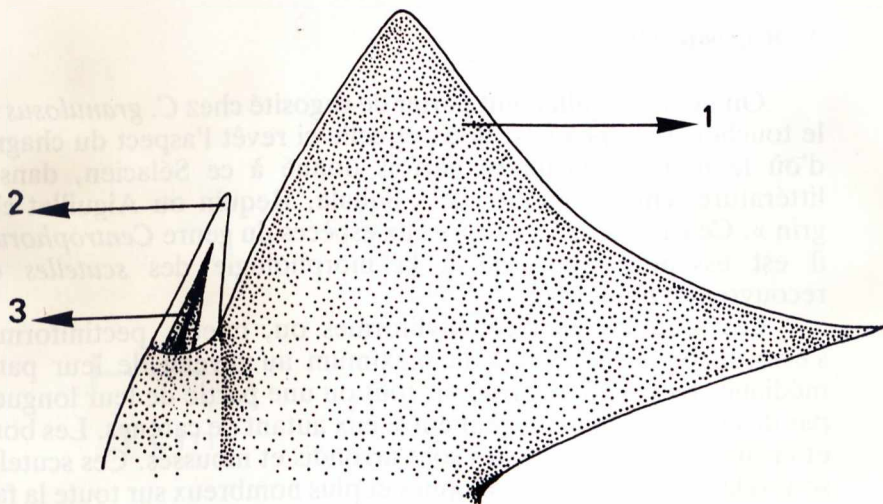
Le corps est long et fuselé. La tête est large, aplatie dorso-ventralement ; sa longueur mesurée depuis l'extrémité du museau jusqu'à la première fente branchiale est comprise 4,85 à 5,20 fois dans la longueur totale. Le museau est fortement arrondi vers l'avant surtout au niveau de son extrémité antérieure, sa longueur considérée comme l'équivalent de la distance pré-buccale est comprise plus de deux fois dans celle de la tête. L'œil est ovale, relativement développé, son plus grand diamètre est compris 1,45 à 1,60 fois dans la longueur du museau. Les événements sont semi-lunaires, larges, situés en arrière et légèrement au-dessus des yeux, leur plus grand diamètre est compris légèrement moins de deux fois dans celui des yeux. Les ouvertures nasales sont ovales, partiellement recouvertes dans leur moitié externe par une valvule nasale bilobée, le lobe externe étant légèrement plus développé que l'interne. La distance qui les sépare étant pratiquement égale à celle qui sépare la distance inter-narines de l'extrémité du museau. Les nageoires pectorales présentent un bord externe très arrondi, un bord latéral interne rectiligne et un lobe postérieur pointu et très effilé.

La distance qui sépare l'extrémité postérieure de la base de la première dorsale, du point d'émergence de l'épine de la seconde dorsale, est sensiblement égale à la distance comprise entre le bout du museau et l'axe des pectorales.

La première nageoire dorsale est arrondie au niveau de son bord



A



B

Fig. 1. — *Centrophorus granulosus* (Bloch et Schneider, 1801).

A. Morphologie générale : vue de profil d'un individu femelle adulte mesurant 98 cm de longueur totale et capturé au large de Bizerte (Tunisie).

B. Première dorsale : 1. nageoire ; 2. aiguillon ; 3. sillon de l'aiguillon.

supérieur et possède un lobe postérieur allongé et effilé au niveau de son extrémité distale. La base de cette nageoire mesurée depuis le bord antérieur jusqu'à l'aisselle comprend près de deux fois la hauteur. Le bord antérieur de la nageoire dorsale est pourvu d'un *aiguillon* (fig. 1B) recouvert d'une gaine épaisse au niveau de la base et fortement implanté dans le tégument. L'aiguillon est court (n'atteint pas l'extrémité supérieure du bord antérieur de la nageoire), pointu, robuste, de section triangulaire ; il est parcouru le long des bords latéraux par un sillon longitudinal relativement marqué. La *deuxième nageoire dorsale* plus petite que la précédente, possède toutes proportions gardées les mêmes caractères morphologiques et biométriques. La base de la première dorsale comprend 1,25 à 1,66 fois la base de la deuxième dorsale (épines non comprises).

La *nageoire caudale* est relativement courte ; elle est contenue 4 fois au plus, 5 fois au moins dans la longueur totale.

## 2. Coloration

La coloration du dos est uniforme, brunâtre même si les tons peuvent présenter des nuances différentes, ocracées ou tirant sur le roux.

La bordure supérieure des nageoires dorsales et la partie périphérique de la caudale sont noires chez les jeunes individus.

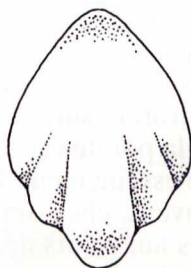
## 3. Rugosité (fig. 2)

On ne peut réellement parler de rugosité chez *C. granulatus* car le toucher de la peau est doux et celle-ci revêt l'aspect du chagrin, d'où le nom vernaculaire parfois donné à ce Sélacien, dans la littérature ichthyologique, de « Squalé, Requin ou Aiguillat chagrin ». Ce caractère est propre aux espèces du genre *Centrophorus* ; il est essentiellement dû à la morphologie des *scutelles* qui recouvrent l'épiderme.

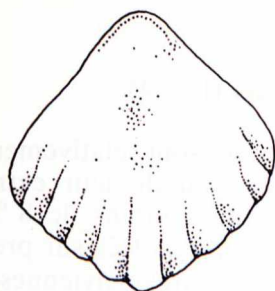
Les *scutelles* sont conchyliformes ou, mieux, pectiniformes, s'écrasant et s'élargissant au maximum au niveau de leur partie médiane. Ils sont parcourus sur tout ou une partie de leur longueur par des sillons, qui ménagent entre eux autant de carènes. Les bords et la surface de ces *scutelles* sont arrondis et mousses. Ces *scutelles* sont relativement plus développés et plus nombreux sur toute la face dorsale du corps et des nageoires pectorales, sur les nageoires dorsales et caudale (fig. 2A). On distingue d'autres types de *scutelles* sur la face ventrale dont les carènes et les sillons sont interrompus (fig. 2B et C).



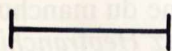
A



B



C



1 cm

Fig. 2. — Scutelles ; différentes formes selon les lieux de prélèvement :  
A. base de la première dorsale ; B. espace interpectorales ; C. nageoires pelviennes.

#### 4. Morphologie des dents (fig. 3)

La morphologie des dents de *C. granulosus* a été étudiée en détail par Ledoux (1970) ; la description qu'il en donne a été fondée sur des spécimens capturés au large des côtes mauritaniennes et méditerranéennes (golfe du Lion, France), et cet auteur n'a pas remarqué de différences significatives de la forme des dents quelle que soit la provenance de ces animaux.

Les observations que nous avons faites sur les spécimens des côtes tunisiennes sont sensiblement les mêmes.

Les *dents inférieures* (fig. 3A) ont une racine quadrangulaire et une couronne surmontée d'une cuspide recourbée, voire couchée, et dont la pointe est dirigée vers l'extérieur. Le bord supérieur de la cuspide est finement découpé, ou non, et les deux types de cuspides se trouvent chez un même individu. Nous avons observé des femelles aux dents découpées portant un embryon aux dents lisses. Il apparaît selon nos observations que les jeunes ont les dents lisses et les adultes des dents découpées ; le processus de *denticulation des cuspides* semblerait s'accroître avec la taille et donc l'âge des individus.

Les *dents supérieures* (fig. 3B et C) subissent moins de variation avec l'âge ; elles ont une forme difficile à définir, la cuspide issue d'une couronne vaguement triangulaire, large et recourbée vers l'extérieur pour les dents latérales, s'allonge, devient plus étroite, et s'érige en pointe au niveau des dents centrales.

#### 5. Ptérygopodes

##### a) Composants externes (fig. 4)

Les ptérygopodes sont relativement fins et s'effilent encore plus franchement au niveau de leur extrémité distale ; relativement courts, ils représentent moins de 8 % de la longueur totale des mâles adultes. Ils sont accolés sur presque toute leur longueur au bord interne des nageoires pelviennes, qui semblent jouer ainsi un rôle protecteur, sans pour autant avoir la forme du manchon décrit par nous-même (Capapé, 1980 et 1981) chez *Heptanchias perlo* (Bonnaterre, 1788) et les Scyliorhinidae des côtes tunisiennes.

L'*apopyle* et l'*hypopyle* sont peu marquées, éloignées l'une de l'autre par une gouttière spermatique qui s'ouvre au niveau de l'extrémité distale du ptérygopode par un long méat. En arrière de l'hypopyle se trouve le *pseudorhipidion*, rigide, de forme sensiblement triangulaire, dont la charpente est constituée par le dorsal terminal 2. Le *pseudorhipidion* rabattu vers l'extérieur laisse apparaître une pointe au niveau de son bord latéral externe et de sa portion terminale ; la pointe est constituée par l'extrémité distale du cartilage dorsal terminal 3. Le *pseudorhipidion* s'étend le long de la

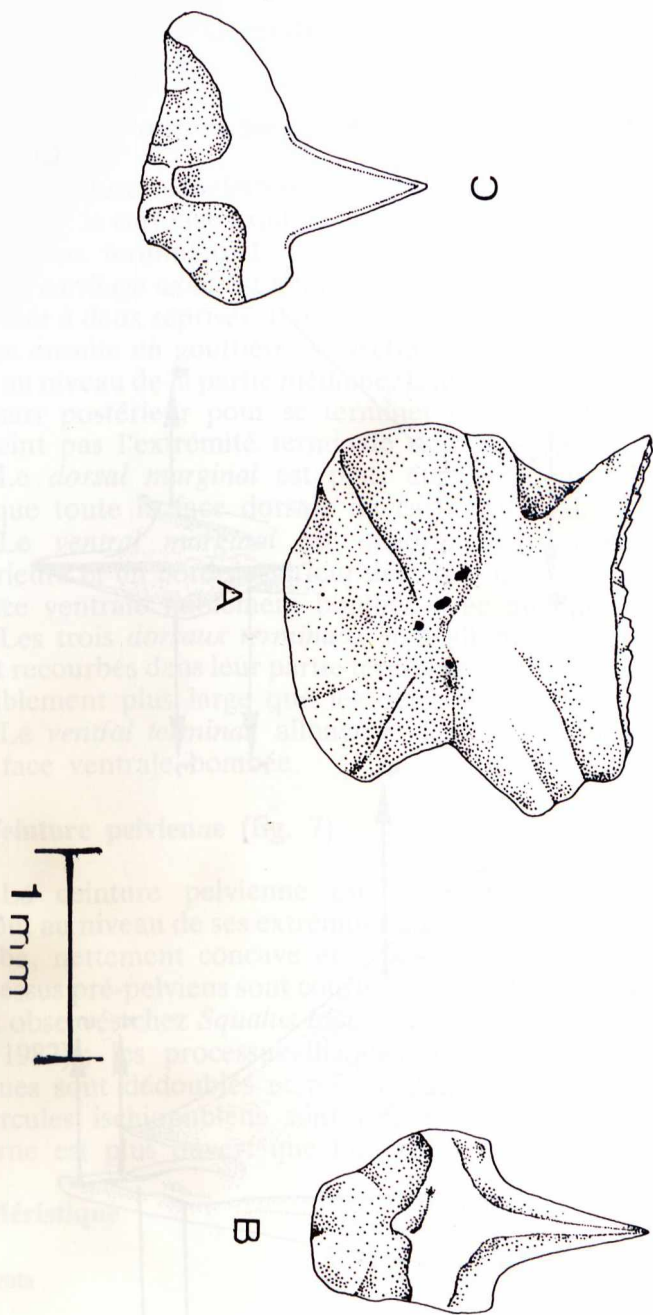


Fig. 3. — Dents prélevées à différents niveaux :  
 A. mâchoire inférieure, dent latérale ; B. mâchoire inférieure, dent centrale ; C.  
 mâchoire supérieure, dent latérale.

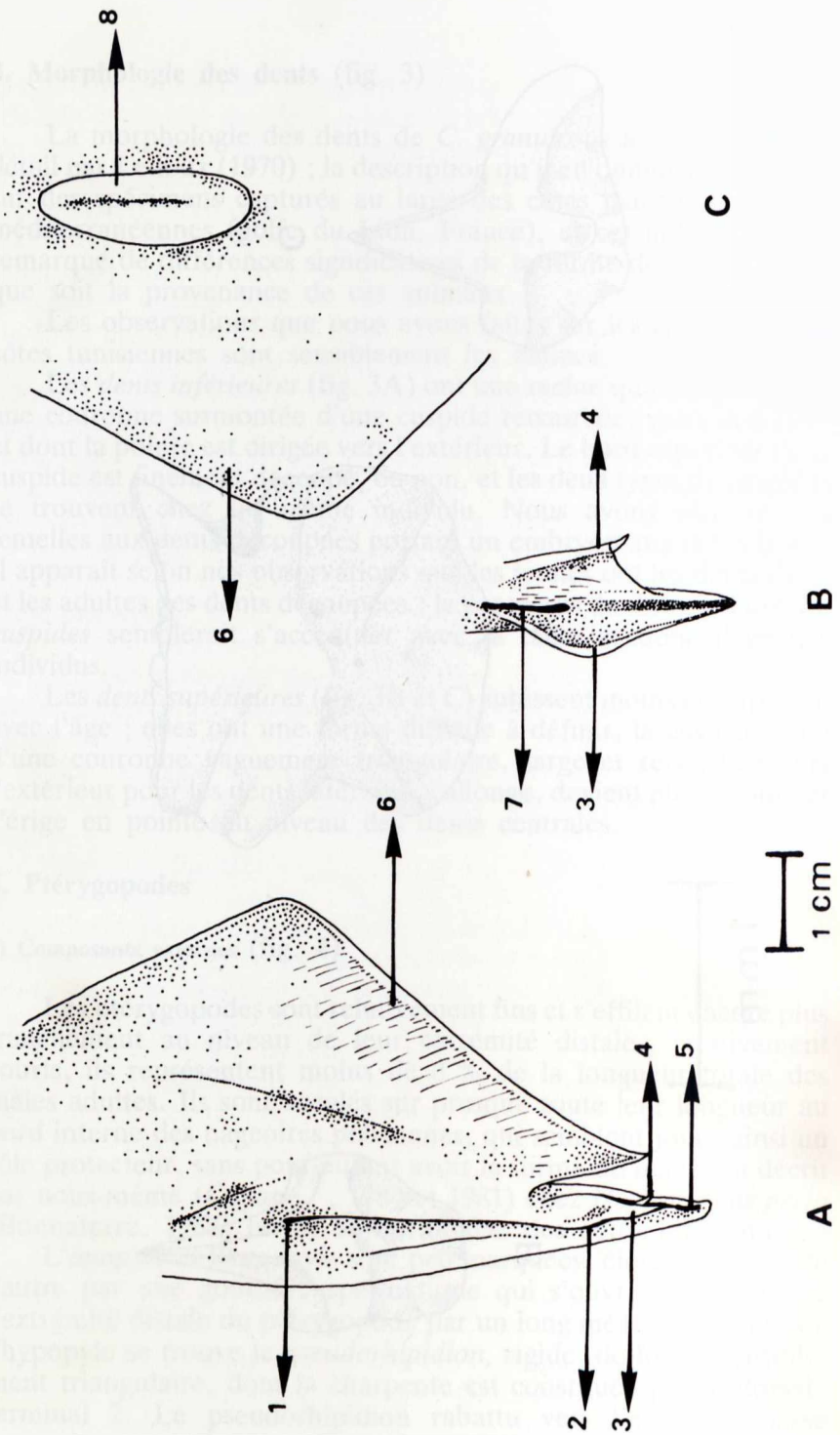


Fig. 4. — Pterygopodes ; composants externes.  
 A. face dorsale ; B. détail de l'extrémité distale en vue dorsale ; C. face ventrale.  
 1. apopyle ; 2. hypopyle ; 3. pseudorhipidion ; 4. pointe ; 5. ouverture de la gouttière spermatique ; 6. nageoire pelvienne ; 7. vue interne de l'hypopyle ; 8. sac siphonal.

partie terminale de la gouttière spermatique. Le sac siphonal est vaguement elliptique.

#### b) Composants internes ou pièces squelettiques (fig. 5 et 6)

L'armature squelettique des ptérygopodes comprend *sept cartilages* : le cartilage axial, le dorsal marginal, le ventral marginal, les dorsaux terminaux 1, 2 et 3, le ventral terminal.

Le *cartilage axial* est allongé, faiblement recourbé sur toute sa longueur à deux reprises. Il présente un bord antérieur arrondi, il se creuse ensuite en gouttière, sa section transversale est quadrangulaire au niveau de la partie médiane. L'axial s'aplatit à nouveau dans le quart postérieur pour se terminer en une pointe acérée, qui n'atteint pas l'extrémité terminale du ptérygopode.

Le *dorsal marginal* est plat, étroit, allongé et s'étend sur presque toute la face dorsale du cartilage axial.

Le *ventral marginal* est quadrangulaire avec une pointe antérieure et un bord postérieur découpé, la face dorsale est plate, la face ventrale faiblement bombée avec quelques dépressions.

Les trois *dorsaux terminaux* sont allongés, pointus et légèrement recourbés dans leur partie terminale, le dorsal terminal 2 étant sensiblement plus large que les deux autres.

Le *ventral terminal*, allongé et légèrement incurvé, présente une face ventrale bombée.

### 6. Ceinture pelvienne (fig. 7)

La ceinture pelvienne est relativement bien développée, surtout au niveau de ses extrémités latérales. La barre pelvienne est courbe, nettement concave et à peine échancrée à l'arrière. Les processus pré-pelviens sont courts mais cependant plus évidents que ceux observés chez *Squalus blainvillei* des côtes tunisiennes (Capapé, 1982) ; les processus iliaques sont réduits. Les tubercules iliaques sont dédoublés et plus saillants que les précédents. Les tubercules ischiopubiens sont peu visibles. Le foramen iliaque externe est plus ouvert que l'interne.

### 7. Méristique

#### a) Dents

Les auteurs suivants donnent des formules dentaires pour différents secteurs maritimes :

— côtes espagnoles, Lozano Rey (1928) : 35/29 (mâchoire supérieure/m. inférieure).

— côtes italiennes, Tortonese (1956), Bini (1967) : 40/30.

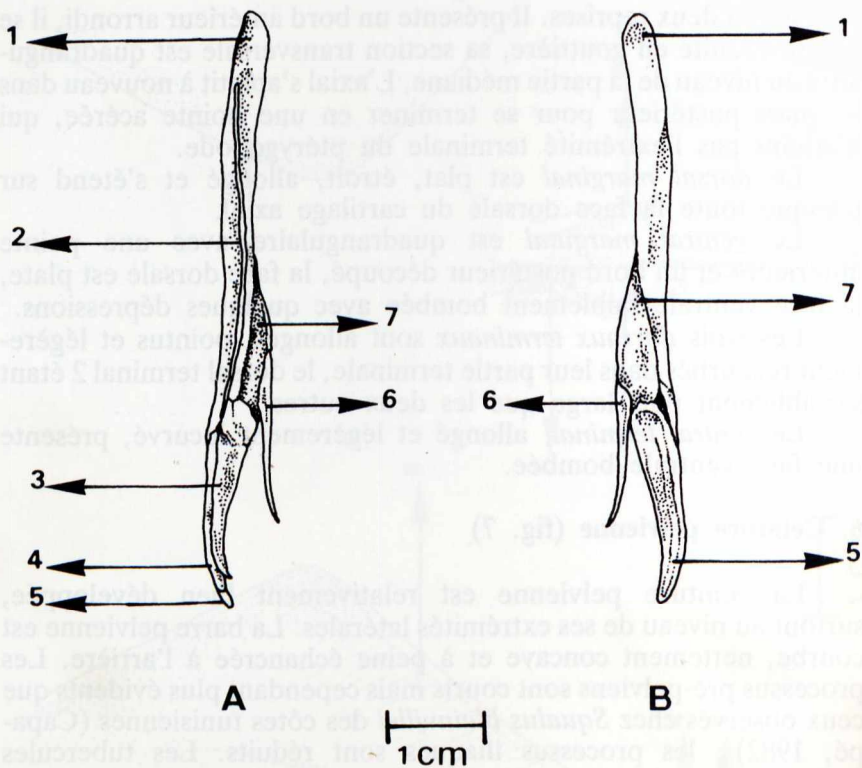


Fig. 5. — Pièces squelettiques, *in situ*.  
 A. face dorsale ; B. face ventrale.  
 1. axial ; 2. dorsal marginal ; 3. dorsal terminal 2 ; 4. dorsal terminal 1 ; 5. ventral terminal ; 6. dorsal terminal 3 ; 7. ventral marginal.

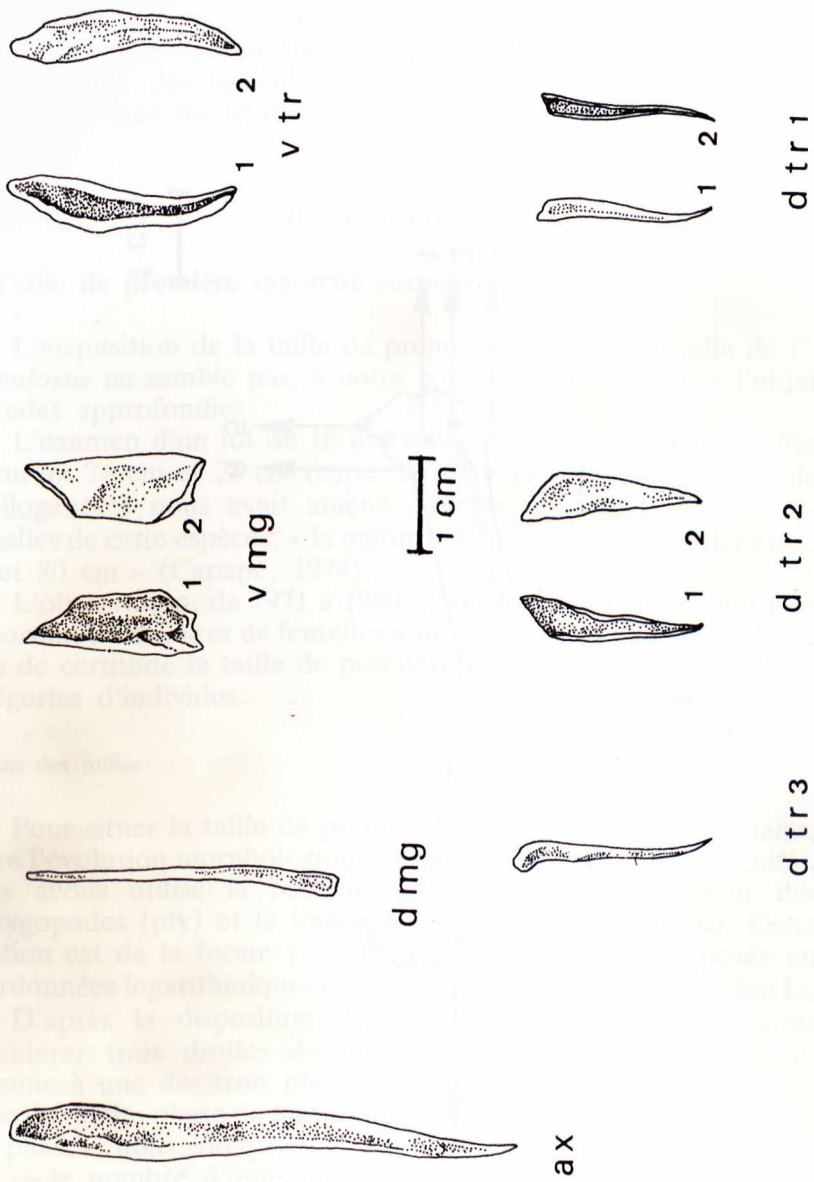


Fig. 6. — Détail des pièces squelettiques.

ax : axial ; dmg : dorsal marginal ; vmg : ventral marginal (1. face dorsale ; 2. face ventrale) ; vtr : ventral terminal (*id.*) ; dtr 1 : dorsal terminal 1 (*id.*) ; dtr 2 : dorsal terminal 2 (*id.*) ; dtr 3 : dorsal terminal 3.

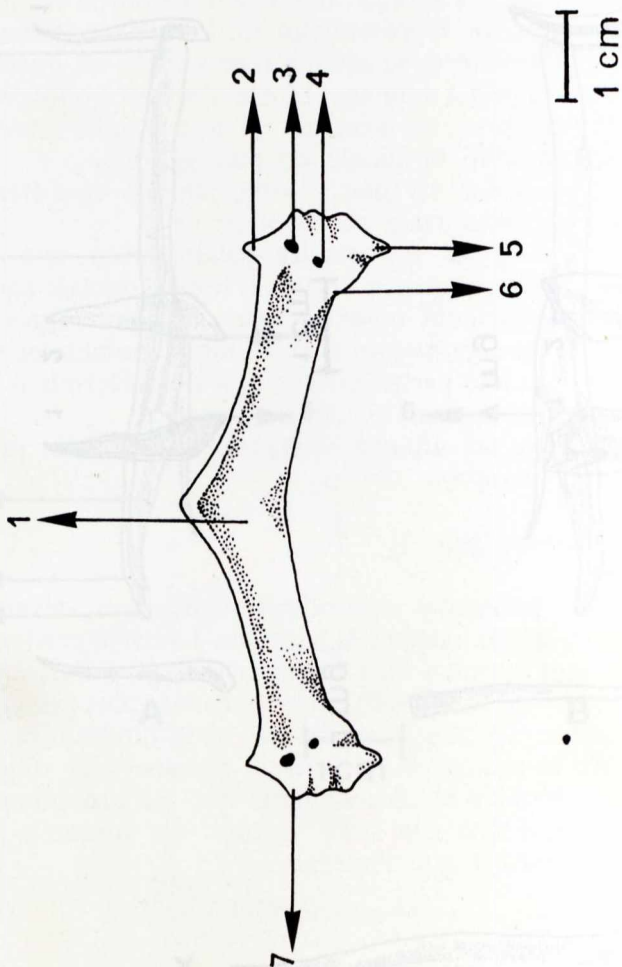


Fig. 7. — Ceinture pelvienne.

1. barre pelvienne transverse ; 2. processus pré-pelviens ; 3. foramen iliaque externe ; 4. foramen iliaque interne ; 5. processus iliaques ; 6. tubercules ischipubiens ; 7. tubercules iliaques.

— côtes françaises et mauritaniennes, Ledoux (1970) : 32-42/27-33

Les observations effectuées sur les spécimens des côtes tunisiennes nous ont permis de déterminer la formule dentaire : 32-46/26-36.

Le nombre de rangées de dents augmente progressivement avec la taille des individus et se maintient à des valeurs peu différentes chez les adultes de grande taille.

## II. BIOLOGIE

### 1. Taille de première maturité sexuelle

L'acquisition de la taille de première maturité sexuelle de *C. granulatus* ne semble pas, à notre connaissance, avoir fait l'objet d'études approfondies.

L'examen d'un lot de 16 individus mâles et de deux femelles mesurant 74 cm et 78 cm (cette dernière présentant un début de vitellogenèse) nous avait amené à noter pour les mâles et les femelles de cette espèce, « la maturité sexuelle doit s'installer entre 70 et 80 cm » (Capapé, 1974).

L'observation, de 1971 à 1980, d'un nombre relativement plus important de mâles et de femelles nous a permis de déterminer avec plus de certitude la taille de première maturité sexuelle des deux catégories d'individus.

#### a) Cas des mâles

Pour situer la taille de première maturité sexuelle des mâles, outre l'évolution morphologique des testicules et du tractus génital, nous avons utilisé la relation existant entre la longueur des ptérygopodes (pty) et la longueur totale de l'individu (L). Cette relation est de la forme  $y = bx^\alpha$ , soit  $pty = bl^\alpha$ ; transposée en coordonnées logarithmiques elle devient :  $\log pty = \alpha \log l + \log b$ .

D'après la disposition des points (fig. 8), nous pouvons considérer trois droites de pente différente qui correspondent chacune à une des trois phases de la vie sexuelle des individus : phase juvénile, phase de maturation, phase adulte. Pour chacune de ces phases, nous indiquons :

- le nombre d'individus examinés : n
- la droite de régression de Y en X : DR Y/X
- le coefficient de corrélation : r

— *phase juvénile* (n = 26). Cette phase comprend tous les individus dont la taille est inférieure à 700 mm de longueur totale. La relation entre la longueur des ptérygopodes et longueur totale s'écrit :

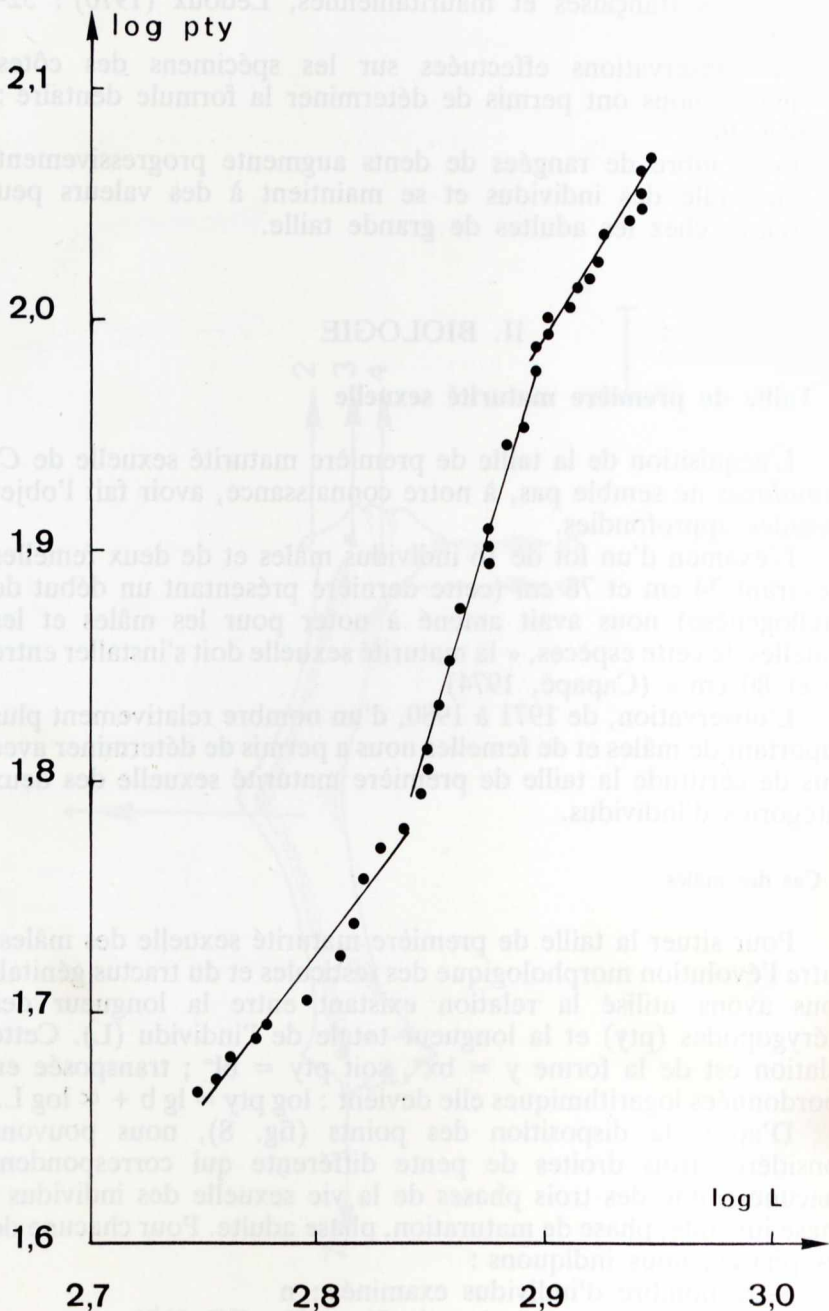


Fig. 8. — Croissance linéaire relative des ptérygopodes (pty) en fonction de la longueur totale (L) chez les mâles, en coordonnées logarithmiques.

$$\log \text{pty} = 0,993 \log L - 2,298$$

$$r = 0,993$$

— *phase de maturation* (n = 21). La phase de maturation concerne tous les mâles dont la longueur totale est comprise entre 700 et 800 mm. Cette phase se traduit par une brusque accélération de la croissance relative des ptérygopodes et la relation s'écrit :

$$\log \text{pty} = 3,225 \log L - 7,363$$

$$r = 0,992$$

— *phase adulte* (n = 28). La phase adulte inclut tous les spécimens dont la longueur totale est égale ou supérieure à 800 mm ; elle se concrétise par un ralentissement significatif de la croissance relative des ptérygopodes :

$$\log \text{pty} = 0,991 \log L - 2,761$$

$$r = 0,991$$

#### b) Cas des femelles

Comme critère de maturité sexuelle des femelles nous avons retenu l'évolution morphologique du tractus génital et l'activité vitellogénétique (basée essentiellement sur l'examen du diamètre maximum des ovocytes).

On peut procéder à une classification des femelles en se fondant sur l'évolution de ces deux paramètres :

— *juvéniles* : pas d'activité vitellogénétique dans les ovaires, qui se présentent comme de petites masses de consistance molle et dépourvues de tout renflement. Les oviductes sont étroits, les trompes membraneuses et les utérus à peine marqués. Les glandes nidamentaires sont indiquées par un léger bombement au niveau de l'oviducte ;

— *submatures* : les ovaires augmentent de volume et prennent un aspect verruqueux. On note la formation de nombreux ovocytes qui se multiplient du centre de la glande vers les bords mais très rapidement un seul se développe aux dépens des autres qui entrent en atresie ou se résorbent ; quelques-uns restent parfois accolés à la paroi du précédent, mais leur diamètre maximum est toujours inférieur à 5 mm.

Le tractus génital continue son développement, l'oviducte s'épaissit de l'ostium au cloaque, l'utérus se précise et la glande nidamentaire s'arrondit et devient relativement volumineuse.

— *adultes* : nous avons considéré comme adultes tous les spécimens chez lesquels le tractus génital est bien développé et a atteint sa forme définitive. A ce stade, l'ovocyte évolutif est ferme, arrondi, volumineux ; il mesure 10-12 cm de diamètre pour un poids dépassant légèrement 200 g ; l'ovocyte majeur prêt à être pondu a un diamètre moyen de 14,65 cm et un poids moyen de 336,46 g.

Parmi les adultes, il faut encore opérer quelques subdivisions et distinguer les nullipares des uni ou multipares ; distinction relative-

ment aisée car les premières se différencient des secondes par l'absence d'embryons *in utero*. Avant l'ovulation, certaines femelles uni- ou multipares, après avoir mis bas, possèdent seulement l'ovocyte majeur prêt à être pondu mais la présence d'un utérus détendu, élargi, flasque et rempli de liquide sécrété par les villosités utérines permet d'éviter toute confusion avec les nullipares. Aux adultes nullipares et gravides, il faut donc ajouter les parturiantes.

Le tableau 1 met en évidence l'évolution des femelles en fonction de leur longueur totale. Il montre qu'au-dessus de 80 cm de longueur nous n'avons pas observé de femelles juvéniles ; la plus grande mesurait 75 cm. Les submatures apparaissent pratiquement dès cette taille, les premières que nous ayons observées en Tunisie mesurant 74 et 78 cm de longueur, les dernières 91 et 92 cm, et au-delà de 95 cm toutes les femelles observées sont adultes. Les deux premières nullipares avaient 89 cm de longueur et les deux premières gravides 94 et 97 cm.

En se basant sur les résultats consignés dans le tableau 1 et les définitions des cinq classes de femelles, nous pouvons établir une clé de détermination des femelles applicable aux individus des côtes tunisiennes :

- |  |              |
|--|--------------|
| 1. Longueur égale ou supérieure à 74 cm ; activité vitellogénétique .....  | 2            |
| — longueur égale ou inférieure à 75 cm ; pas d'activité vitellogénétique ; tractus génital peu développé .....                                 | Juveniles    |
| 2. Longueur allant de 74 à 92 cm ; diamètre et poids des ovocytes inférieurs à 10 cm et 180 g ; tractus génital en voie de développement ..... | Submatures   |
| — Longueur égale ou supérieure à 89 cm ; tractus génital bien développé .....  | (Adultes) 3  |
| 3. Présence d'ovocytes évolutifs et d'embryons <i>in utero</i> .....   | Gravides     |
| — Présence d'ovocytes majeurs prêts à être pondus ; pas d'embryons <i>in utero</i> .....   | 4            |
| 4. Utérus ferme, non détendu, vide .....   | Nullipares   |
| — Utérus élargi, détendu, flasque, rempli de sécrétions utérines .....   | Parturiantes |

## 2. Cycle de reproduction

Les observations que nous avons pu faire de 1975 à 1980 sur le cycle de reproduction des femelles de *C. granulatus* corroborent l'hypothèse de Ranzi (1932) : la reproduction se déroulerait pratiquement toute l'année. Nous avons trouvé en toutes saisons des femelles gravides avec des embryons à divers stades de développement. Les individus examinés sont trop peu nombreux pour que nous puissions cerner avec le maximum de précision, une ou deux périodes principales de ponte et de parturition, comme

TABLEAU 1

Effectifs des différentes catégories de femelles en fonction de la longueur totale (L) exprimée en centimètres (cm).

	L (cm) :	70	70-80	80-90	90-100	100-110	> 110	Effectifs totaux :
Catégories :								
Juveniles .....		15	3	0	0	0	0	18
Submatures .....		0	2	12	2	0	0	16
Nullipares .....		0	0	2	2	4	2	10
Gravides .....		0	0	0	2	9	14	25
Parturientes .....		0	0	0	0	2	3	5
								34
								40

auparavant Quignard (1971) et Capapé (1974) l'ont fait pour *Sq. blainvillei* des côtes tunisiennes. On pourrait admettre, néanmoins, en se basant sur la présence de femelles parturiantes et de femelles contenant des foetus à terme, que la mise bas se déroule en mars et en avril (fig. 9). En tablant sur cette possibilité, nous avons représenté dans la figure 10 les embryons observés aux différents mois durant les années 1977 et 1978, disposés par ordre de taille croissante. Cette disposition suggère une croissance assez régulière des embryons depuis l'ovulation jusqu'à la parturition et nous permet de supposer que le cycle de reproduction pourrait éventuellement durer deux années.

### 3. Relations taille-poids du corps, taille-poids du foie et taille-poids des gonades

Les relations unissant la taille (longueur totale exprimée en centimètres) et le poids du corps, le poids du foie, le poids des gonades enfin (exprimés en grammes) sont de la forme  $y = bx^\alpha$  ; elles deviennent en coordonnées logarithmiques :

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

Pour chaque cas considéré nous avons :

$$\log W_p \text{ (poids de l'animal entier)} = \alpha \log L + \log b$$

$$\log W_v \text{ (poids de l'animal éviscéré)} = \alpha \log L + \log b$$

$$\log F \text{ (poids du foie)} = \alpha \log L + \log b$$

$$\log G \text{ (poids des gonades)} = \alpha \log L + \log b$$

Pour chaque relation nous donnons la droite de régression de Y en fonction de X (DR Y/X), le nombre d'individus observés (n) et le coefficient de corrélation (r). Les tests de comparaison des pentes de ces droites de régression ont été effectués à l'aide des méthodes préconisées par Mayrat (1959).

#### a) Cas des mâles (tableau 2)

La croissance pondérale du corps des juvéniles et des submatures, plus particulièrement, est active (allométrie majorante) ; elle se ralentit, en revanche, de façon significative chez les adultes (allométrie minorante).

La croissance pondérale du foie présente pour les trois catégories de mâles une allométrie majorante, significativement plus marquée chez les submatures.

La relation taille-poids des gonades se calque sensiblement sur la relation taille-longueur des ptérygopodes. La croissance pondérale des gonades, relativement très faible chez les juvéniles, s'accélère brutalement chez les submatures et se ralentit à nouveau chez les adultes, l'allométrie restant néanmoins majorante au niveau de cette dernière catégorie de mâles.

TABLEAU 2

Relations taille-poids du corps ; taille-poids du foie ; taille-poids des gonades chez les mâles.  
(taille exprimée en centimètres ; poids en grammes)

Catégories d'individus	n	DR Y/X	r
Juvéniles .....	18	$\log W_p = 3,716 \log L - 3,877$	0,988
		$\log W_v = 4,546 \log L - 5,245$	0,996
		$\log F = 3,439 \log L - 3,855$	0,993
		$\log G = 1,824 \log L - 2,362$	0,941
Submatures .....	19	$\log W_p = 4,091 \log L - 8,454$	0,989
		$\log W_v = 5,018 \log L - 11,514$	0,986
		$\log F = 4,731 \log L - 10,959$	0,982
		$\log G = 7,649 \log L - 20,786$	0,991
Adultes .....	21	$\log W_p = 2,016 \log L - 2,566$	0,996
		$\log W_v = 2,556 \log L - 4,016$	0,983
		$\log F = 3,185 \log L - 6,504$	0,991
		$\log G = 4,608 \log L - 12,009$	0,986

#### b) Cas des femelles juvéniles et submatures (tableau 3)

La croissance pondérale du corps des juvéniles et des submatures est active (allométrie majorante), encore plus marquée chez les secondes ; en revanche, la croissance relative du foie de ces dernières est ralentie (allométrie minorante).

La croissance pondérale des gonades, déjà très rapide chez les juvéniles, s'accélère chez les submatures.

Le cas des adultes n'a pas été envisagé car le nombre d'individus que nous avons pu peser est peu important et ne comporte qu'une série discontinue de femelles gravides avec des embryons à différents stades du développement.

#### 4. Coefficient de condition. Rapports hépatosomatique et gonosomatique

Les auteurs ont utilisé différents modes d'expression pour mettre en évidence les variations de la condition des Poissons en fonction de leur croissance et des saisons. Pour notre part, nous avons choisi le coefficient composite ou cubique, ou coefficient de Fulton :

$$Kc = 1000 (W/L^3)$$

W étant le poids de l'individu en grammes,  $L^3$  le cube de la longueur en centimètres ; Kcp correspond au coefficient composite pour le poids plein et Kcv pour le poids éviscéré.

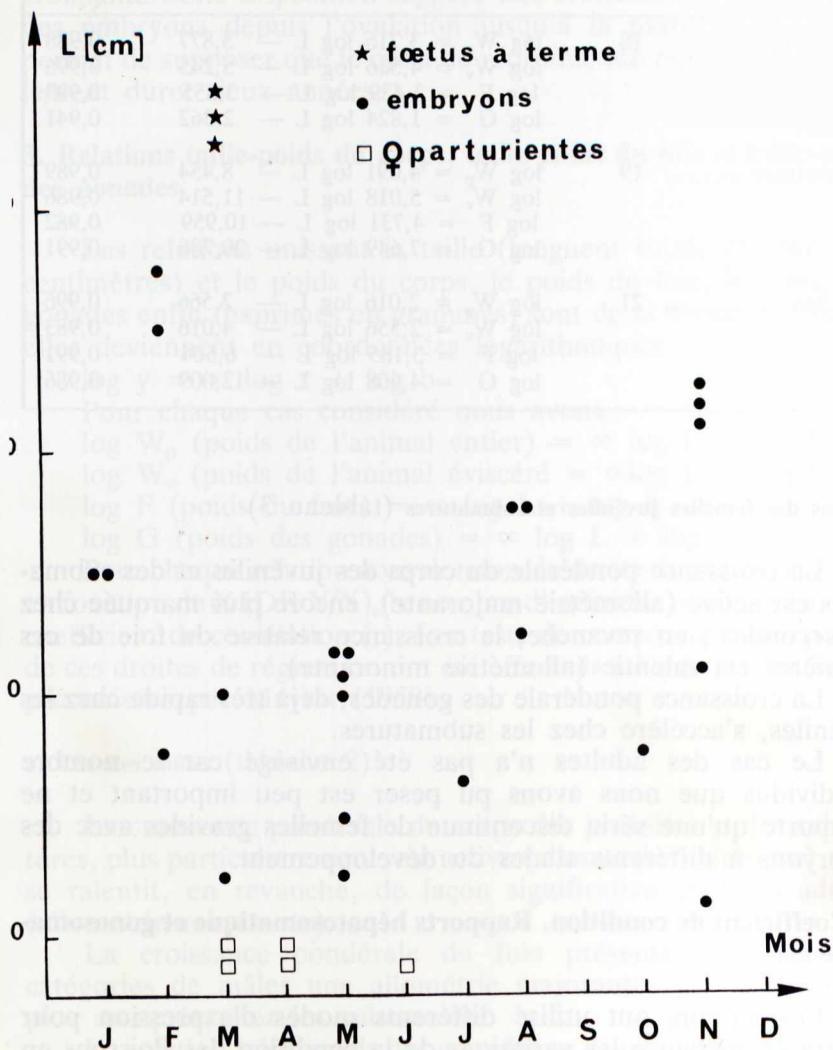


Fig. 9. — Longueur (L, en centimètres) des différents embryons observés au cours de l'année (ensemble des résultats de 1975 à 1980).



TABLEAU 3

Relations taille-poids du corps ; taille-poids du foie ; taille-poids des gonades chez les femelles juvéniles et submatures.  
(taille exprimée en centimètres ; poids en grammes)

Catégories d'individus	n	DR Y/X	r
Juvéniles .....	18	$\log W_p = 3,354 \log L - 6,162$	0,996
		$\log W_v = 4,168 \log L - 8,729$	0,998
		$\log F = 3,802 \log L - 8,066$	0,971
		$\log G = 5,228 \log L - 13,945$	0,986
Submatures .....	16	$\log W_p = 3,910 \log L - 7,627$	0,995
		$\log W_v = 4,931 \log L - 10,769$	0,993
		$\log F = 2,672 \log L - 4,866$	0,984
		$\log G = 12,648 \log L - 35,145$	0,987

Le rapport hépatosomatique se définit comme le rapport entre le poids du foie et celui du corps, de formule :

$$RHS = (W_h/W) \times 100$$

( $W_h$  étant le poids du foie,  $W$  le poids total exprimé en grammes).

Le rapport gonosomatique se définit comme le rapport entre le poids des gonades et celui du corps, de formule :

$$RGS = (W_g/W) \times 100$$

( $W_g$  étant le poids des gonades ;  $W$  le poids total ; tous deux exprimés en grammes).

#### a) Cas des mâles

Le coefficient cubique de condition (fig. 11) pour le poids plein ( $K_{cp}$ ) augmente progressivement avec la taille des individus, et plus rapidement encore au moment où les mâles entrent dans la phase de maturation (à 70 cm environ), pour atteindre un maximum (à 78 cm de longueur totale), et décroît progressivement par la suite.

Le coefficient cubique de condition pour le poids vide ( $K_{cv}$ ) subit les mêmes fluctuations que  $K_{cp}$ , mais l'écart entre les valeurs de ces deux paramètres s'accroît régulièrement ; cette divergence semble due principalement à l'augmentation du poids du foie et des testicules.

Le rapport hépatosomatique (RHS), particulièrement élevé dans cette espèce, baisse avant que les mâles ne deviennent submatures (fig. 12) pour s'accroître considérablement dès qu'ils atteignent le stade adulte ; cette augmentation est probablement accentuée par la diminution parallèle du poids du corps, mais révèle néanmoins une augmentation significative du poids du foie (cf. tableau 2, relation taille-poids pour les adultes).

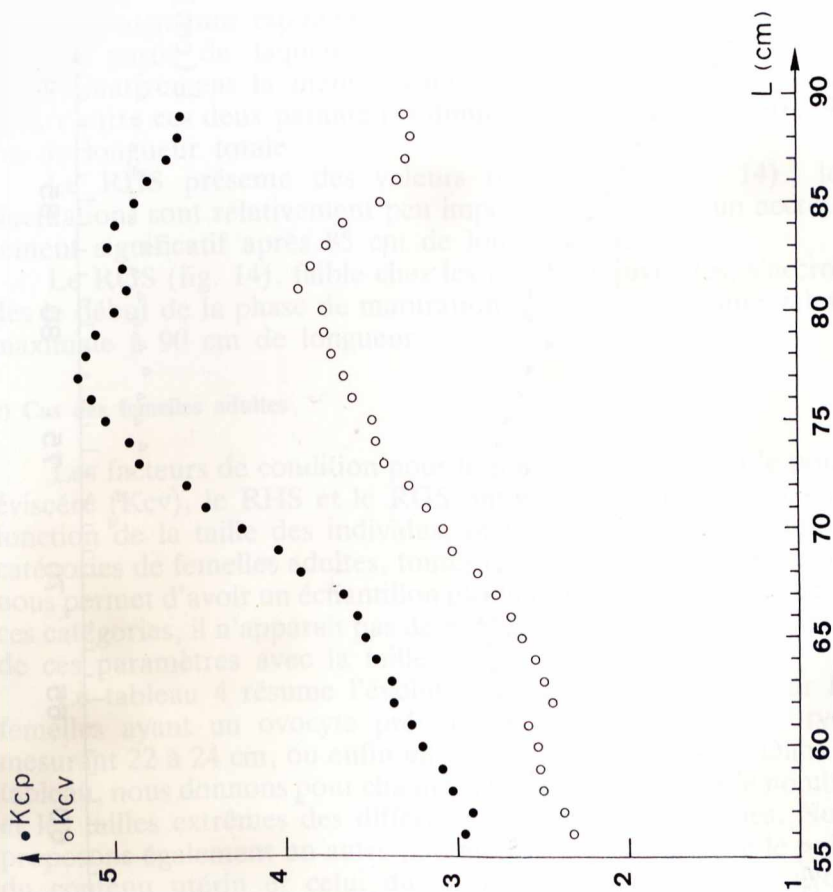


Fig. 11. — Evolution du coefficient de condition pour le poids plein (Kcp) et le poids éviscéré (Kcv) en fonction de la longueur totale (L, cm) chez les mâles. Chaque symbole représente la moyenne d'une classe de taille (L, arrondi au plus proche cm) ; convention reprise dans les figures 12-14.

TABEAU 2

Relation taille-poids du corps, taille-poids du foie / testicules  
 (mâles juvéniles et adultes)  
 (taille exprimée en centimètres ; poids en grammes)

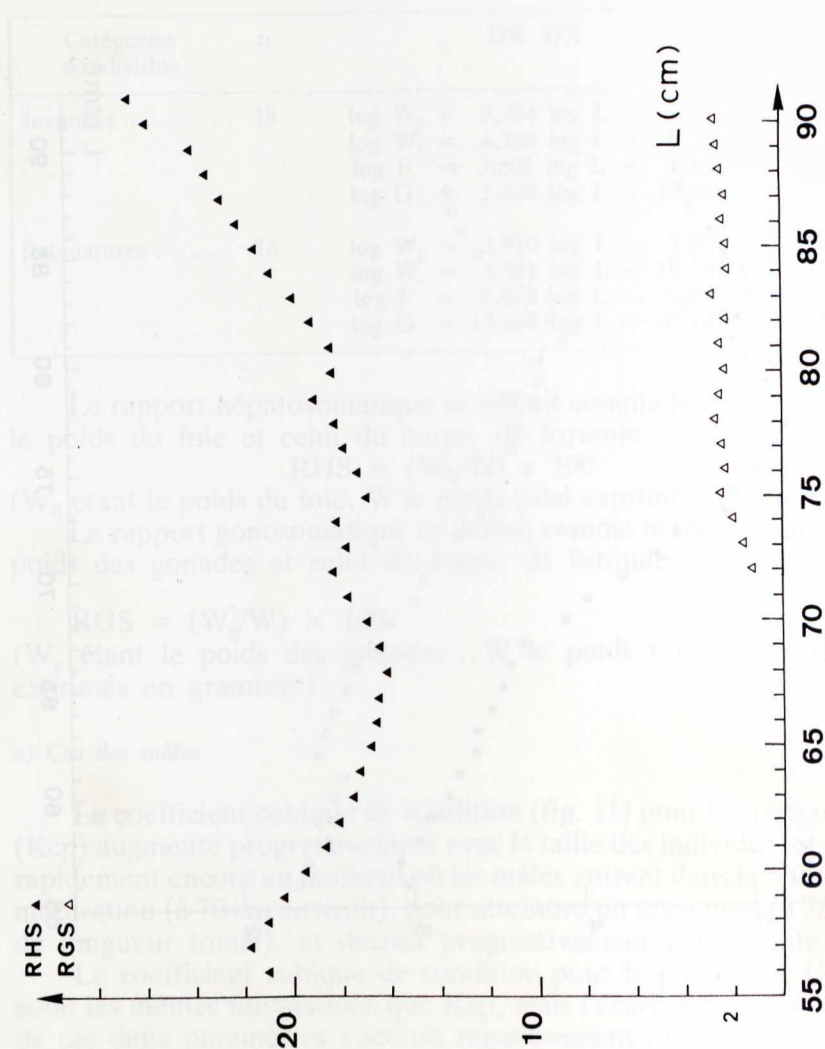


Fig. 12. — Evolution du rapport hépatosomatique (RHS) et du rapport gonosomatique (RGS) en fonction de la longueur totale (L, cm) chez les mâles.

Le rapport gonosomatique (RGS), négligeable chez les spécimens juvéniles, augmente très rapidement au cours de la phase de maturation (fig. 12) ; il se maintient, ensuite, à des valeurs pratiquement constantes lorsque les individus sont adultes.

#### b) Cas des femelles juvéniles et submatures

Kcp augmente rapidement jusqu'à 73 cm environ (fig. 13), taille à partir de laquelle il baisse régulièrement ; Kcv suit approximativement la même évolution que Kcp (fig. 13), mais l'écart entre ces deux paramètres diminue sensiblement de 80 à 90 cm de longueur totale.

Le RHS présente des valeurs très élevées (fig. 14) ; les fluctuations sont relativement peu importantes, hormis un accroissement significatif après 85 cm de longueur totale.

Le RGS (fig. 14), faible chez les individus juvéniles, s'accroît dès le début de la phase de maturation, pour atteindre une valeur maximale à 90 cm de longueur.

#### c) Cas des femelles adultes

Les facteurs de condition pour le poids plein (Kcp) et le poids éviscéré (Kcv), le RHS et le RGS ont été envisagés, non pas en fonction de la taille des individus, mais en fonction de certaines catégories de femelles adultes, toutes longueurs confondues, ce qui nous permet d'avoir un échantillon plus important. Pour chacune de ces catégories, il n'apparaît pas de modification sensible des valeurs de ces paramètres avec la taille.

Le tableau 4 résume l'évolution de ces paramètres pour les femelles ayant un ovocyte prêt à être pondu, ou un embryon mesurant 22 à 24 cm, ou enfin un fœtus à terme *in utero*. Dans ce tableau, nous donnons pour chaque catégorie de femelles le nombre et les tailles extrêmes des différents exemplaires examinés. Nous proposons également un autre paramètre, le rapport entre le poids du contenu utérin et celui du corps (RCUS), que nous avons précédemment défini (Capapé et Quignard, 1980) comme étant le rapport du contenu utérin (œufs encapsulés, embryons, fœtus à terme),  $W_{CU}$ , et celui du corps  $W_p$ , tous deux exprimés en grammes.

Ce rapport s'écrit :

$$RCUS = (W_{CU}/W_p) \times 100$$

Au fur et à mesure que les femelles avancent dans la gestation, on assiste à une baisse progressive de Kcp et Kcv ainsi que du RHS ; ces paramètres semblent atteindre des valeurs minimales au moment de la parturition. Le RGS est maximal chez les femelles ayant un ovocyte prêt à être pondu ; il baisse ensuite au cours de la

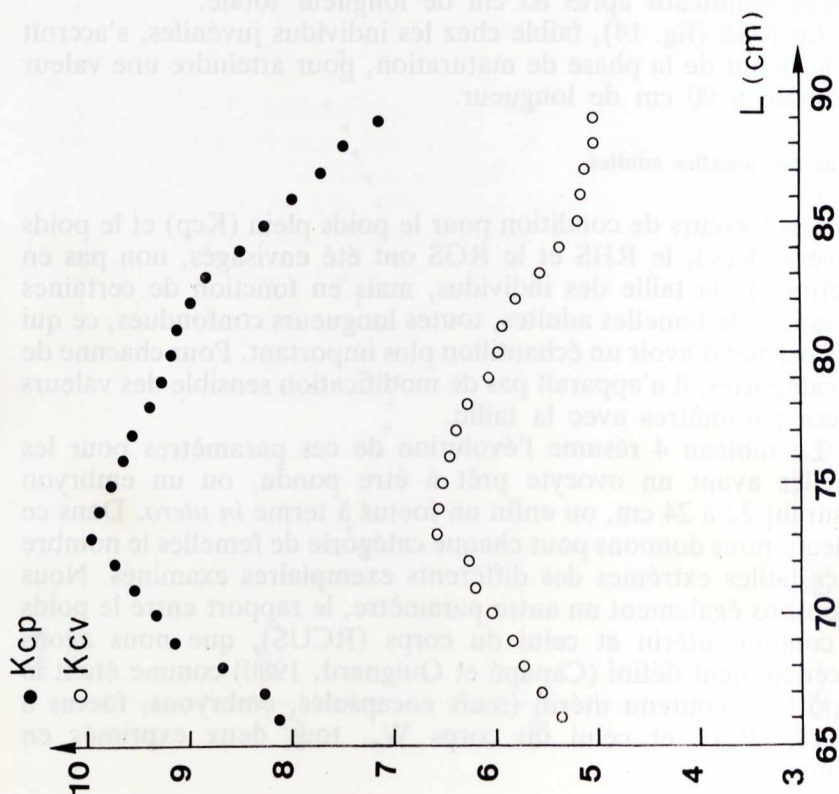


Fig. 13. — Evolution du coefficient de condition pour le poids plein (Kcp) et le poids éviscéré (Kcv) en fonction de la longueur totale (L, cm) chez les femelles juvéniles et submatures (adultes : voir tabl. 4).

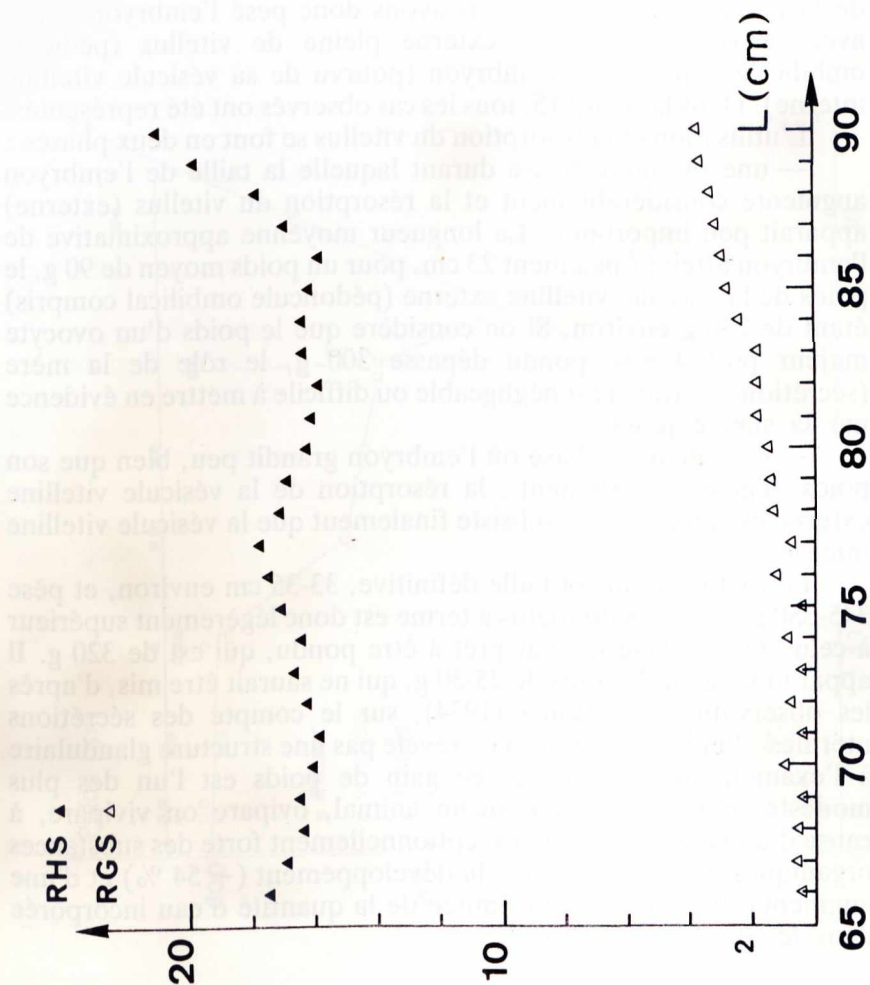


Fig. 14. — Evolution du rapport hépatosomatique (RHS) et du rapport gonosomatique (RGS) en fonction de la longueur totale (L, cm) chez les femelles juvéniles et submatures (adultes : tabl. 4).

gestation et remonte chez les femelles avec un foetus à terme, ces dernières présentant un RGS maximal.

## 5. Croissance embryonnaire (fig. 15)

Tout comme *Sq. blainvillei*, *C. granulosus* se reproduit toute l'année et, de plus, la gestation pourrait selon notre hypothèse s'étaler sur deux ans. Nous avons envisagé la croissance embryonnaire de *C. granulosus* en étudiant l'évolution pondérale en fonction de la longueur du corps. Nous avons donc pesé l'embryon entier avec sa vésicule vitelline externe pleine de vitellus (pédicule ombilicale compris) et l'embryon (pourvu de sa vésicule vitelline interne). Dans la figure 15, tous les cas observés ont été représentés.

L'utilisation et la résorption du vitellus se font en deux phases :  
— une première phase durant laquelle la taille de l'embryon augmente considérablement et la résorption du vitellus (externe) apparaît peu importante. La longueur moyenne approximative de l'embryon atteint finalement 23 cm, pour un poids moyen de 90 g, le poids de la vésicule vitelline externe (pédoncule ombilical compris) étant de 230 g environ. Si on considère que le poids d'un ovocyte majeur prêt à être pondu dépasse 300 g, le rôle de la mère (sécrétions utérines) est négligeable ou difficile à mettre en évidence par la simple pesée ;

— une seconde phase où l'embryon grandit peu, bien que son poids augmente fortement ; la résorption de la vésicule vitelline externe est totale ; il ne subsiste finalement que la vésicule vitelline interne.

Le foetus atteint sa taille définitive, 33-35 cm environ, et pèse 345-350 g. Le poids du foetus à terme est donc légèrement supérieur à celui de l'ovocyte majeur prêt à être pondu, qui est de 320 g. Il apparaît un gain de poids de 25-30 g, qui ne saurait être mis, d'après les observations de Ranzi (1934), sur le compte des sécrétions utérines : l'épithélium utérin ne révèle pas une structure glandulaire à l'examen histologique, et ce gain de poids est l'un des plus modestes enregistrés chez aucun animal, ovipare ou vivipare, à cause d'une consommation exceptionnellement forte des substances organiques de l'œuf au cours du développement (— 54 %) et d'une augmentation relativement limitée de la quantité d'eau incorporée dans le foetus (+ 94 %).

## 6. Fécondité

Les observations que nous avons faites sur la fécondité des femelles adultes nullipares ou gravides des côtes tunisiennes corroborent celles présentées dans la littérature ichthyologique.

Dès que les individus submatures entrent dans la phase de grand accroissement vitellogénétique, un seul ovocyte se développe,

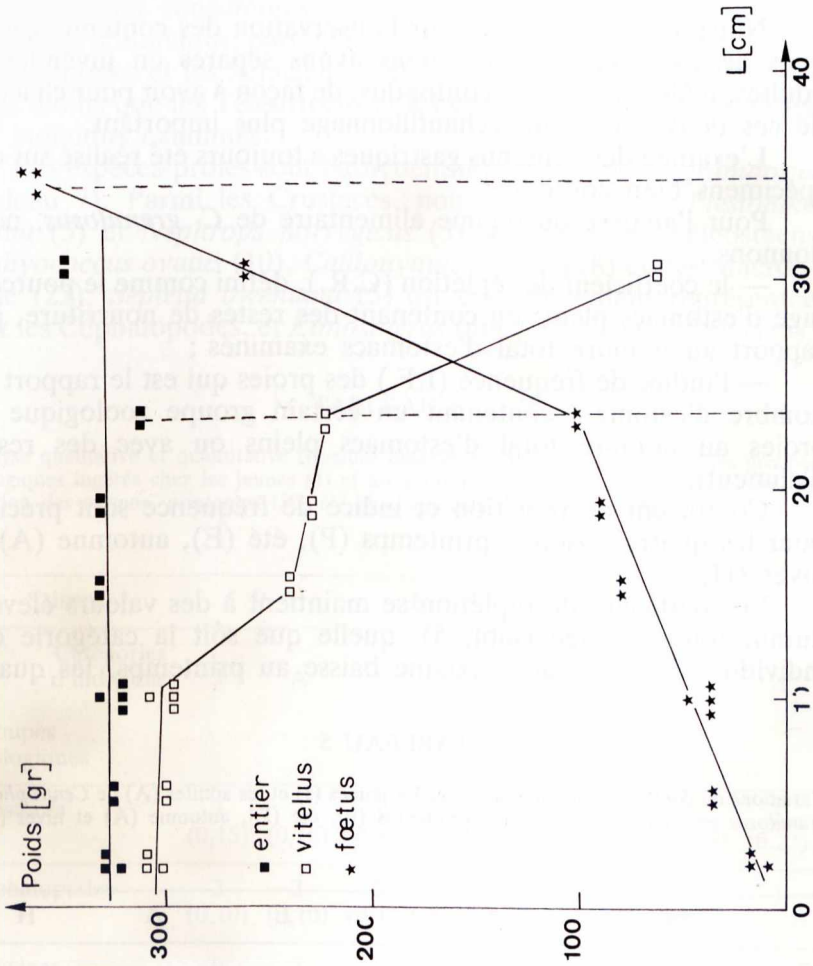


Fig. 15. — Evolution en fonction de la longueur totale (L, en cm), du poids (en grammes) des embryons intacts, du vitellus (vésicule vitelline externe) et de l'embryon débarrassé de sa vésicule vitelline externe mais conservant sa vésicule vitelline interne.

parvient à maturité et se trouve expulsé dans l'utérus droit, le gauche se rétractant et prenant un aspect juvénile.

Le développement embryonnaire est lent, il pourrait s'étaler sur deux années (selon notre hypothèse) et se traduit par un taux de fécondité très bas : une naissance bisannuelle.

### III. REGIME ALIMENTAIRE

Notre étude est fondée sur l'observation des contenus gastriques de 147 individus, que nous avons séparés en juvéniles et adultes, mâles et femelles confondus, de façon à avoir pour chacune de ces deux classes un échantillonnage plus important.

L'examen des contenus gastriques a toujours été réalisé sur des spécimens bien conservés.

Pour l'analyse du régime alimentaire de *C. granulosus*, nous donnons :

— le coefficient de réplétion (C.R.), défini comme le pourcentage d'estomacs pleins ou contenant des restes de nourriture, par rapport au nombre total d'estomacs examinés ;

— l'indice de fréquence (I.F.) des proies qui est le rapport du nombre d'estomacs contenant un certain groupe zoologique de proies au nombre total d'estomacs pleins ou avec des restes d'aliments.

Coefficient de réplétion et indice de fréquence sont précisés pour les quatre saisons : printemps (P), été (E), automne (A) et hiver (H).

Le coefficient de réplétion se maintient à des valeurs élevées durant toute l'année (tabl. 5), quelle que soit la catégorie des individus. Il accuse une certaine baisse au printemps, les quatre

TABLEAU 5

Variations du coefficient de réplétion chez les jeunes (J) et les adultes (A) de *Centrophorus granulosus* en fonction des saisons, printemps (P), été (E), automne (A) et hiver (H).

Saisons	P		E		A		H	
	J	A	J	A	J	A	J	A
Catégories d'individus								
Nombre d'individus	22	16	20	13	19	13	20	26
Estomacs pleins	20	12	17	11	17	12	18	22
Coefficient de réplétion (%)	91	75	85	84	89	72	90	85

femelles parturientes ayant l'estomac dépourvu de tout aliment ou reste d'aliment.

Crustacés, Céphalopodes, Sélaciens et Téléostéens sont les seuls groupes zoologiques trouvés dans les contenus stomacaux des individus jeunes et adultes au cours des différentes saisons (tabl. 6). La part des Téléostéens est significativement la plus importante ; les Crustacés sont consommés en quantités notables chez toutes les catégories d'individus, particulièrement en automne et en hiver. Les Céphalopodes et les Sélaciens sont représentés, mais significativement moins que les Téléostéens et les Crustacés, dans les estomacs des individus examinés.

Les espèces-proies sont bathybenthiques comme *C. granulatus* (tableau 7). Parmi les Crustacés, nous avons surtout *Plesionika martia* (5) et *Nephrops norvegicus* (5), et parmi les Téléostéens *Ichthyococcus ovatus* (10), *Callionymus phaeton* (8) et des Macrouridae (22). *Sepietta oweniana* (5) est essentiellement représentée chez les Céphalopodes, et *Etmopterus spinax* (5) chez les Sélaciens.

TABLEAU 6

Analyse qualitative et quantitative (nombre observé et indice de fréquence) des groupes zoologiques ingérés chez les jeunes (J) et les adultes (A) de *Centrophorus granulatus* en fonction des saisons, printemps (P), été (E), automne (A) et hiver (H).

Saisons	P		E		A		H	
	J	A	J	A	J	A	J	A
Groupes zoologiques								
Crustacés	3 (0,15)	2 (0,16)	3 (0,17)	2 (0,18)	4 (0,24)	3 (0,25)	5 (0,28)	5 (0,23)
Céphalopodes	2 (0,10)	2 (0,10)	2 (0,12)	2 (0,18)	2 (0,12)	1 (0,08)	3 (0,16)	3 (0,14)
Sélaciens	0	2 (0,16)	0	2 (0,18)	1 (0,06)	2 (0,16)	0	3 (0,14)
Téléostéens	16 (0,80)	10 (0,83)	12 (0,75)	8 (0,66)	12 (0,72)	10 (0,83)	11 (0,61)	17 (0,74)

TABLEAU 7

Liste et quantités des groupes zoologiques, genres ou espèces identifiés dans les contenus stomacaux chez les jeunes (J) et les adultes (A) de *Centrophorus granulosus* en fonction des saisons, printemps (P), été (E), automne (A) et hiver (H).

Saisons	P		E		A		H		Total
	J	A	J	A	J	A	J	A	
• Nombre d'estomacs examinés	22	16	20	13	19	13	20	26	147
Crustacés									
<i>Plesionika martia</i>	1		1		1	1		1	5
<i>Plesionika</i> sp.		1					2		3
<i>Nephrops norvegicus</i>			1			1		3	5
<i>Macropipus</i> sp.		1							1
<i>Geryon longipes</i>					1			1	2
<i>Calappa granulata</i>					1		2		3
Indéterminables	2		2	2	1	1	1		9
Céphalopodes									
<i>Sepia elegans</i>	1						1	1	3
<i>Sepietta oweniana</i>	1	1			2			1	5
<i>Ilex coindetii</i>								1	1
Indéterminables		1	2	2		1	2	2	10
Sélaciens									
<i>Galeus melanostomus</i>		1				1			2
<i>Etmopterus spinax</i>		2			1	1		1	5
<i>Raja</i> s.p.								1	1
Indéterminables				2				2	4
Téléostéens									
<i>Argentina sphyraena</i>	2	2			1			2	7
<i>Ichthyococcus ovatus</i>	1		3		2	1	2	1	10
<i>Diaphus</i> sp.		1		2	2	1	1	3	10
<i>Trachyrhynchus trachyrhynchus</i>		2	1	1	1	2	1	1	8
<i>Hymenocephalus italicus</i>		1	2	1	1	1	1	1	8
<i>Coelorhynchus coelorhynchus</i>		2	1			1	1	1	6
<i>Gadiculus argenteus</i>	2			2		2		2	8
<i>Phycis phycis</i>					2			2	4
<i>Phycis blennoides</i>		1	2		1			1	5
<i>Hoplostethus mediterraneus</i>									
<i>Callionymus phaeon</i>	4	1				3			8
Indéterminables	7		3	2	2		5		19

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les caractères de diagnose majeurs, morphologiques ou biométriques, utilisés par les auteurs (Maul, 1955 ; Tortonèse, 1959 ; Cadenat, 1959 et 1962 ; Blache, Cadenat et Stauch, 1970 ; Bauchot et Pras, 1980) ne semblent pas suffisants pour différencier les espèces du genre *Centrophorus* se trouvant dans l'aire du Cloufnam.

Ainsi pour Maurin et Bonnet (1970), *C. granulatus* est défini par « la distance qui sépare l'extrémité postérieure de la base de la première dorsale du point d'émergence de l'épine de la seconde dorsale est généralement considérée comme égale à la distance comprise entre le bout du museau et l'axe des pectorales. Cette définition n'est valable que pour les adultes. Elle englobe non seulement *Centrophorus granulatus*... mais *C. lusitanicus* et *C. machiquensis* ».

Les mêmes auteurs écrivent, en outre, que « la longueur de la base de la première dorsale, caractère retenu par Cadenat pour différencier *C. lusitanicus* de *C. granulatus*, s'est révélé être très variable d'un individu à l'autre. Il en est, de même, d'ailleurs pour la forme des dents ».

Blache, Cadenat et Stauch (1970) considèrent que la base de la dorsale 2 (épine non comprise) est égale aux  $\frac{3}{4}$  de la base de la dorsale 1 (épine non comprise) chez *C. granulatus* et à la moitié de la base de la dorsale 1 chez *C. lusitanicus*. Ces auteurs, de plus, précisent que les cuspides dentaires à la mâchoire inférieure sont crénelés sur le bord externe pour la première espèce et lisses sur les deux bords pour la seconde.

Les observations des spécimens des côtes tunisiennes montrent que les possibilités de combinaison de ces deux caractères (rapport « base dorsale 2/base dorsale 1 », épines non comprises ; formes des cuspides dentaires des mâchoires inférieures) se font en proportions sensiblement égales quels que soient la taille et le sexe des individus. Ainsi, *C. granulatus* et *C. lusitanicus* semblent devoir être placés en synonymie, tout comme l'ont proposé, avant nous, Maurin et Bonnet (1970).

Blache, Cadenat et Stauch (1970) notent que *C. uyato* se distingue de *C. granulatus* et de *C. lusitanicus* par la présence d'un nombre moins important de dents à cuspide droite au niveau de la mâchoire supérieure (3 à 6 dents contre 13 à 15 dents). Ce caractère morphologique ne semble pas constituer une règle absolue car il varie énormément d'un individu à un autre, au moins en ce qui concerne les spécimens capturés en Tunisie ; même si les jeunes ont dans leur ensemble moins de dents à cuspide droite que les adultes.

Tortonèse (1956) note que *C. uyato* se différencie de *C. granulatus* par le fait qu'il présente des dents inférieures avec bords

latéraux finement découpés et la partie interne de la bouche bleu foncé ou noirâtre. Comme le précédent, ce caractère est très variable d'un individu à un autre. Il apparaît toutefois chez *C. granulosis*, qu'avec l'âge des spécimens les bords latéraux des dents inférieures présentent davantage de serrations et que la cavité buccale s'éclaircit pour devenir blanchâtre. De ce fait, certains auteurs (Maurin et Bonnet, 1970) ont été amenés à reconnaître en *C. ujato* la forme juvénile de *C. granulosis*. Pour notre part, nous considérons aussi la première espèce comme un synonyme junior de la seconde.

Maul (1955) décrit *C. machiquensis* à partir de spécimens capturés au large de Madère, qui ne se différencient de *C. granulosis* que par une coloration plus foncée. La coloration ne constitue pas un bon critère de différenciation chez les Sélaciens, au niveau spécifique, et quant à *C. granulosis* nous avons examiné en Tunisie des spécimens dont les teintes s'apparentaient à celles de *C. machiquensis*.

Bigelow et Schroeder (1957), Maurin et Bonnet (1970) mettent en doute la validité de *C. machiquensis* ; Kreff et Tortorèse (1973) la considèrent comme un synonyme probable de *C. granulosis* ; il semble donc que nous devons retenir cette dernière hypothèse.

Maurin et Bonnet (1970) concluent en écrivant « qu'il ne peut s'agir d'espèces mais seulement de formes différentes de *C. granulosis* ».

Ainsi, comme l'écrit Ledoux (1970), *C. granulosis* semble être « une espèce polytypique, scindée en formes géographiques ou écologiques, ou plus vraisemblablement en populations plus ou moins distinctes : le mode de vie en bancs de ces Poissons conviendrait bien à cette hypothèse ». Hypothèse à laquelle il faudrait, à notre avis, recourir. L'auteur propose « pour décider des synonymies » d'étudier des séries de populations, en soulignant la valeur systématique de la morphologie des dents.

L'anatomie des ptérygopodes et, à un degré moindre, de la ceinture pelvienne, peuvent être utiles pour résorber au moins partiellement les difficultés de l'étude systématique du genre *Centrophorus*.

La ceinture pelvienne de *C. granulosis* est trop proche, tant par la forme générale et les constituants, de celle que nous avons décrite pour *Sq. blainvillei* des côtes tunisiennes (Capapé, 1982), pour présenter un intérêt fondamental au niveau spécifique.

L'anatomie des ptérygopodes nous paraît de ce fait, plus utile, au moins si l'on se réfère à certaines espèces de la famille des Squalidae. Nous avons montré que les ptérygopodes de *Sq. blainvillei* sont nettement différents de ceux de *Sq. acanthias* Linné, 1758 décrits par Gilbert et Heath (1972).

Les différences morphologiques entre les ptérygopodes de *Sq. blainvillei* et de *C. granulosis* sont encore plus marquées, tant au

niveau de la morphologie générale que de celle des composants externes ou des pièces squelettiques. Notons que parmi ces dernières les cartilages axial et marginaux de *C. granulosis* sont très fins et très allongés, et surtout les cartilages terminaux ne sont pas recourbés au niveau de leur extrémité distale. Leur développement et leur importance, par rapport aux autres composants internes, annoncent un stade évolutif encore plus avancé, préfigurant les Squalinidae et, au-delà, les Rajiformes.

La *maturation sexuelle* des mâles est plus précoce que celle des femelles et se traduit par un *dimorphisme sexuel de taille* bien évident. Les mâles et les femelles sont adultes respectivement après 80 cm et 90 cm de longueur totale. Les mâles de grande taille n'atteignent pas 1 m de long (96 cm au maximum), en revanche les femelles dépassent 1,20 m (1,28 m). Ce dimorphisme est encore plus marqué chez *C. granulosis* que chez *Sq. blainvillei*, espèce de taille plus petite. Comme nous l'avons déjà montré chez les Rajidae (Capapé, 1977b), le dimorphisme sexuel de taille semble s'accroître avec celle-ci, et c'est le cas pour les Squalidae également.

Le *cycle de reproduction* de *C. granulosis* est comparable à ceux de *Sq. blainvillei* et de *Heptanchias perlo* (Bonnaterre, 1788) des côtes tunisiennes (Capapé, 1974 et 1980) ; il n'en différerait que par la *gestation plus longue*. Chez ces trois Pleurotrèmes, l'activité vitellogénétique se poursuit parallèlement à la gestation ; la parturition précède de peu la ponte ovulaire et les gestations se succèdent pratiquement sans interruption.

La *croissance pondérale relative* du corps, accélérée chez les juvéniles et les submatures des deux sexes, est le résultat d'une intense activité métabolique au niveau de la carcasse dans son ensemble, activité qui se ralentit considérablement chez les adultes. Chez les femelles submatures, la relation taille-poids présente une allométrie minorante concomitante d'une croissance explosive de la relation taille-poids des gonades. Ce dernier phénomène traduit le rôle des processus de la reproduction durant cette phase de la sexualité des individus.

Les *échanges entre carcasse, foie et gonades* sont encore plus visibles si l'on examine les coefficients de condition pour les poids plein (Kcp) et vide (Kcv), les rapports hépatosomatique (RHS) et gonosomatique (RGS).

Chez les mâles juvéniles et submatures, la montée de Kcp et Kcv confirme les relations taille-poids et traduit l'élévation du poids de carcasse ; l'écart entre Kcp et Kcv n'est pas dû au poids du foie, le RHS n'augmentant pas, mais aux viscères et à la graisse mésentérique, essentiellement, et à la croissance des gonades, accessoirement.

La baisse du RHS chez les mâles jeunes et submatures est évidemment consécutive à une élévation plus rapide du poids de carcasse, mais non pas à une diminution réelle du poids du foie.

Nous retrouvons approximativement les mêmes phénomènes chez les femelles mais la diminution soudaine de Kcv pour les submatures peut apparaître comme la conséquence des prélèvements effectués dans la musculature et destinés à la formation des ovocytes, encore ne s'agit-il que d'une hypothèse ancienne (Ranzi), qui demande à être confirmée.

Ainsi la part du foie dans la phase de vitellogenèse active et de croissance embryonnaire chez *C. granulosus* apparaît relativement peu importante ; le rôle de la carcasse étant plus évident. Nous avons observé des phénomènes analogues, mais cependant moins accentués, chez un autre Squalidae, *Sq. blainvillei* des côtes tunisiennes (Capapé et Quignard, 1980), espèce qui d'après Falkenheim (1937) ne présenterait pas de variations significatives du poids du foie au cours de la gestation près des côtes italiennes.

Ranzi et Zezza (1936) soulignent le rôle du foie au cours de la gestation chez *Dasyatis violacea* Bonaparte, 1832, et à propos de cette espèce Mellinger (1973) note que c'est « le seul Sélacien, étudié par Ranzi, dont la chute de poids au cours de la gestation soit indiscutable, importante et progressive » et il ajoute : « En fait, le seul cas dans lequel la vitellogenèse ait un effet sur le foie semble être celui de la Roussette », le même auteur ayant, en 1966, évoqué ce phénomène. Nous avons réalisé des observations analogues chez la plupart des Sélaciens ovipares et vivipares des côtes tunisiennes dont nous avons étudié le cycle hépatique et les variations pondérales du foie.

Toutefois, pour Mellinger (1973) la baisse de poids du foie au cours de la gestation peut avoir des causes diverses. Le rôle du jeûne semble discuté et même exclu car, en général, l'examen des estomacs, souvent en état de réplétion ou avec des restes d'aliments, infirme cette hypothèse. Cet auteur écrit que « la réduction du foie, comme d'ailleurs celle du tube digestif de la Torpille (*Torpedo marmorata*), pourrait servir à l'accroissement du volume disponible pour les utérus gravides, dans la cavité abdominale » mais envisage également « l'existence d'une régulation hormonale », ainsi « la réduction hépatique et digestive de la Torpille pourrait être déterminée par une plus forte sécrétion de corticostéroïdes. On peut encore suggérer l'intervention d'autres glandes : thyroïde, hypophyse ». Mellinger (1976) a montré que ces deux glandes ainsi que l'interrénale pouvaient avoir dans certains cas un rôle dans le cycle de la reproduction, mais leur impact direct sur l'évolution pondérale du foie ne paraît pas évident.

Baldrige (1970 et 1972) a démontré que le foie avait un rôle hydrostatique très important chez les Sélaciens et que le poids de cet organe par rapport au poids du corps augmenterait considérablement chez les Squales pélagiques, le phénomène s'exagérant pour les espèces de grande profondeur. Ainsi pourraient s'expliquer les valeurs très élevées du RHS de *C. granulosus* et la faiblesse de ses

fluctuations même au cours des périodes de reproduction. Nous avons mentionné, sans les commenter, des caractères analogues chez *Heptranchias perlo*, autre Sélacien bathybenthique, et à un degré moindre chez *Sq. blainvillei*.

Ces trois espèces présentent des points communs intéressants à signaler : l'activité vitellogénétique est synchrone de l'activité utérine, la reproduction a lieu pratiquement toute l'année, et l'ovulation suit la parturition presque sans délai. Or la littérature ichthyologique montre que la baisse pondérale du foie se manifeste surtout chez les Sélaciens dont la vitellogenèse reste longtemps bloquée. Doit-on admettre que *C. granulatus*, *H. perlo* et *Sq. blainvillei* représentent simplement le cas inverse, ou bien faut-il faire appel aux contraintes d'une régulation hydrostatique pour interpréter le comportement de leur RHS ? Faute d'une expérimentation adéquate, le problème reste entier.

D'après nos observations, il semblerait que la gestation mobilise des substances prélevées dans la carcasse de la mère, si on se base sur la baisse de condition des femelles.

Baldrige (1972) écrit que le jeûne affecte davantage la musculature que le poids du foie chez certains Requins prédateurs. Dans le cas de *C. granulatus*, la baisse de la condition des femelles gestantes n'est pas due au manque de nourriture puisque tous les individus examinés avaient l'estomac plein, et comment pourrait-il en être autrement puisque la gestation est permanente ! Précisons néanmoins que les femelles parturientes avaient le tube digestif en état de vacuité ; mais combien dure la mise bas, quel laps de temps s'écoule-t-il entre celle-ci et l'ovulation ?

*C. granulatus* est une espèce typiquement unipare. La « fécondité ovarienne » est toujours en accord avec la « fécondité utérine » : un seul ovule mûr, donnant un seul embryon.

Ainsi, en admettant que notre hypothèse d'un cycle de reproduction s'étalant sur deux ans soit vérifiée, pour la même période une femelle n'expulserait qu'un néonate.

Ce taux de fécondité est le plus bas observé, à notre connaissance, chez les Sélaciens. Les femelles de *Dasyatis violacea* n'émettent qu'un spécimen à chaque parturition, mais la gestation est brève, deux mois à peine et on peut admettre, comme pour les autres Dasyatidae des côtes tunisiennes, *D. pastinaca* Linné, 1758 et *D. tortonesei* Capapé, 1977 dont nous avons étudié les cycles de reproduction (Capapé, 1976 et 1978), l'existence, au moins, de deux gestations par an. Dans cette hypothèse, *C. granulatus* serait le Sélacien le moins prolifique, expliquant peut-être que l'espèce soit considérée comme rare, au moins, en Méditerranée. Dans l'Atlantique oriental, en revanche, au sud du détroit de Gibraltar, Maurin et Bonnet (1970) écrivent : « Nous avons pris cette espèce avec fréquence et parfois abondance dans tout le secteur prospecté, des Canaries au Cap Vert. Sur près de 600 exemplaires, deux seulement

furent pêchés entre 100 et 200 m ; tous les autres l'ont été entre 200 et 750 m avec un optimum entre 300 et 500 m. Les tailles varient de 33 à 117 cm ».

Ces captures sont-elles l'effet d'un heureux hasard ou d'un coup de chalut miraculeux ? Quoiqu'il en soit l'abondance et l'étagement des captures nous amènent à penser qu'il s'agit, non pas de formes polytypiques d'une même espèce, mais d'espèces jumelles qui d'après la définition de Mayr (1974) posséderaient des constantes morphologiques communes mais auraient des caractères écologiques et biologiques propres : habitat, répartition bathymétrique et géographique, fécondité (durée du cycle de reproduction, etc...).

En Méditerranée, on peut presque affirmer avec certitude qu'il n'existe qu'une seule espèce tant les observations sont convergentes, même au niveau du cycle de reproduction et de la croissance embryonnaire. Ranzi (1934) a obtenu des résultats identiques aux

Ce taux de fécondité est le plus bas observé, à notre connaissance, chez les Sélaciens. Les femelles de *Dasyatis violacea* n'émettent qu'un spécimen à chaque parturition, mais la gestation est brève, deux mois à peine et on peut admettre, comme pour les autres Dasyatidae des côtes tunisiennes, *D. pastinaca* Linné, 1758 et *D. tortonesei* Capapé, 1977 dont nous avons étudié les cycles de reproduction (Capapé, 1976 et 1978), l'existence, au moins, de deux gestations par an. Dans cette hypothèse, *C. granulosus* serait le Sélacien le moins prolifique, expliquant peut-être que l'espèce soit considérée comme rare, au moins, en Méditerranée. Dans l'Atlantique oriental, en revanche, au sud du détroit de Gibraltar, Maurin et Bonnet (1970) écrivent : « Nous avons pris cette espèce avec fréquence et parfois abondance dans tout le secteur prospecté, des Canaries au Cap Vert. Sur près de 600 exemplaires, deux seulement furent pêchés entre 100 et 200 m ; tous les autres l'ont été entre 200 et 750 m avec un optimum entre 300 et 500 m. Les tailles varient de 33 à 117 cm ».

Ces captures sont-elles l'effet d'un heureux hasard ou d'un coup de chalut miraculeux ? Quoiqu'il en soit l'abondance et l'étagement des captures nous amènent à penser qu'il s'agit, non pas de formes polytypiques d'une même espèce, mais d'espèces jumelles qui d'après la définition de Mayr (1974) posséderaient des constantes morphologiques communes mais auraient des caractères écologiques et biologiques propres : habitat, répartition bathymétrique et géographique, fécondité (durée du cycle de reproduction, etc...).

En Méditerranée, on peut presque affirmer avec certitude qu'il n'existe qu'une seule espèce tant les observations sont convergentes, même au niveau du cycle de reproduction et de la croissance embryonnaire. Ranzi (1934) a obtenu des résultats identiques aux nôtres pour les exemplaires des côtes italiennes.

*C. granulatus* a un régime alimentaire très voisin de celui de *H. perlo*, au moins pour la voracité et pour la qualité et la quantité des proies ingérées, toutes bathybenthiques, le préférendum allant vers les Crustacés et les Téléostéens. Cependant le coefficient de réplétion de ce Squalidae ne subit pas de variations significatives en relation avec la reproduction et l'accouplement, comme nous l'avons mis en évidence chez *Sq. blainvillei* des côtes tunisiennes (Capapé, 1975).

Notre travail a probablement apporté quelques éclaircissements sur la systématique de *C. granulatus*, mais n'a pas résolu le problème du genre *Centrophorus*. En nous référant aux travaux antérieurs et à nos propres observations, nous avons adopté les théories de Maurin et Bonnet (1970) et de Ledoux (1970) qui ne considèrent que l'espèce *C. granulatus* comme valide, avec des formes polytypiques.

Une étude approfondie sur la biologie comparée des spécimens de divers secteurs maritimes, fondée sur des techniques cytogénétiques et immunosérologiques, permettrait de mieux cerner les problèmes. Les précédentes théories doivent être considérées avec une certaine prudence : l'abondance relative et la répartition bathymétrique des *C. granulatus* des côtes mauritaniennes nous paraissent pour le moins insolites, et c'est justement au niveau de cette région que l'espèce pose, avec le plus d'acuité, des problèmes systématique.

Au-delà de ces problèmes de systématique, ce travail nous a permis de définir quelques aspects de la biologie de *C. granulatus* et de poser avec plus de netteté les questions relatives à la reproduction, non seulement de cette espèce, mais des Sélaciens en général.

L'acquisition de la taille de première maturité sexuelle, la fécondité, la durée de la gestation ou du cycle de reproduction, les relations entre les phases d'activité et de repos au niveau des ovaires et du ou des utérus semblent faciles à mettre en évidence à condition de posséder un nombre suffisant d'observations. En revanche, les processus de croissances pondérale du corps ou de certains organes comme le foie ou les gonades chez les adultes, les échanges ou transferts éventuels de matières de la carcasse vers ces organes et les causes qui les régissent font l'objet d'hypothèses ou sont encore totalement inconnus.

Il est couramment admis depuis les travaux de Ranzi (1934), de Ranzi et Zezza (1936) que, chez les Sélaciens, les produits gonadiques sont élaborés à partir de substances prélevées directement dans le foie ou dans la musculature (le foie ne jouant qu'un rôle de relais où les matières seraient éventuellement remaniés). Nous-même avons adopté ce point de vue à propos des cycles sexuels de quelques Sélaciens des côtes tunisiennes. Dans nos interprétations, nous nous étions fondé sur l'évolution de certains paramètres comme les coefficients de condition cubique (Kc) ou

relatif (Kr), le RHS ou le RGS ; ces paramètres reflètent bien les fluctuations pondérales de la musculature, du foie et des gonades, mais ne nous indiquent pas la nature des événements métaboliques sous-jacents, en particulier lors de l'élaboration des gamètes ; ils sont donc utiles, mais insuffisants de ce point de vue.

Le foie de *C. granulosis* joue sans doute un rôle dans l'élaboration des produits sexuels (biosynthèse des vitellogénines), mais aussi, comme Baldrige (1972) l'a montré pour d'autres Sélaciens, dans l'équilibre hydrostatique. *C. granulosis* est, rappelons-le, une espèce bathybentique. Ce deuxième rôle du foie s'applique-t-il aux autres Sélaciens que nous avons étudiés jusqu'à présent ? Les fluctuations de Kcp, Kcv, RHS et RGS sont-elles en rapport avec d'autres régulations ? Sans faire totalement abstraction des théories de Ranzi qui gardent, à notre avis et jusqu'à preuve du contraire leur valeur, il faudra s'orienter vers d'autres conceptions.

En tout état de cause, seul un travail expérimental utilisant un matériel favorable, qui n'altérerait pas le métabolisme de l'espèce, pourrait résoudre de façon rationnelle ces problèmes.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALBUQUERQUE M.R., 1954-1956. — Peixes de Portugal. *Port. Act. Biol.*, **5**, WVI + 1164 p.
- BALDRIDGE H.D. Jr, 1970. — Sinking factors and average densities of Florida sharks as functions of liver buoyancy. *Copeia*, **4**, 744-754.
- BALDRIDGE H.D. Jr, 1972. — Accumulation and function of liver oil in Florida sharks. *Copeia*, **2**, 306-325.
- BAUCHOT M.L. et PRAS A., 1980. — Guide des Poissons marins d'Europe. Delachaux et Niestlé, éditeurs, Lausanne-paris, 427 p.
- BIGELOW H.B. et SCHROEDER W.C., 1957. — A study of the sharks of the suborder Squaloidea. *Bull. Mus. comp. Zool*, Harvard, **117** (1), 1-150.
- BINI G., 1967. — Atlante dei Pesci delle coste italiane, 1. Leptocardi, Ciclostomi, Selaci. Edit. Mondo Sommerso, Milano, 106 p.
- BLACHE J., CADENAT J. et STAUCH A., 1970. — Clés de détermination des Poissons de mer signalés dans l'Atlantique oriental (entre le 20° parallèle N. et le 15° parallèle S.). *In* : Faune tropicale, **18**, 479 p.
- BOUGIS P., 1959. — Atlas des Poissons. Fasc. I. Poissons marins, 1. Généralités, Requins, Raies, Gades, Poissons plats. Boubée et Cie, édit., Paris, 201 p.
- CADENAT J., 1951. — Poissons de mer du Sénégal, *in* : Initiations africaines, III. Inst. fr. Afr. noire, Dakar, 345 p.
- CADENAT J., 1959. — Notes d'ichthyologie ouest-africaine. XXII. *Centrophorus lusitanicus* Bocage et Capello 1864 (Sélacien Squalidae), espèce valable différente de *C. granulatus*. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, (A) **21** (2), 743-747.
- CADENAT J., 1962. — Notes d'ichthyologie ouest-africaine. XXXVI. Sur le statut de quelques espèces de poissons de mer ouest-africains. *Bull. Inst. fr. Afr. noire*, (A) **24** (1), 283-303.
- CAPAPE C., 1974. — Observations sur la sexualité, la reproduction et la fécondité de 16 Sélaciens pleurotrèmes, vivipares, aplacentaires des côtes tunisiennes. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, **51** (3), 229-256.
- CAPAPE C., 1975. — Observations sur le régime alimentaire de 29 Sélaciens pleurotrèmes des côtes tunisiennes. *Archs. Inst. Pasteur Tunis*, **52** (4), 395-414.
- CAPAPE C., 1976. — Contribution à la biologie des Dasyatidae des côtes tunisiennes. I. *Dasyatis pastinaca* (Linné, 1758) : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Ann. Mus. Civ. Sto. nat. Genova*, **81**, 22-32.
- CAPAPE C., 1977a. — Liste commentée des Sélaciens de la région de Toulon (de la Ciotat à Saint-Tropez). *Bull. Mus. Hist. nat., Marseille*, **37**, 5-9.
- CAPAPE C., 1977b. — Contribution à la biologie des Rajidae des côtes tunisiennes. VII. *Raja melitensis* Clark, 1926 : sexualité, reproduction, fécondité. *Cah. Biol. mar.*, **18**, 177-190.
- CAPAPE C., 1978. — Contribution à la biologie des Dasyatidae des côtes tunisiennes. II. *Dasyatis tortonesei* Capapé, 1977 : Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. *Bull. Inst. Natn. Scient. tech. Océanogr. Pêche, Salammbô*, **5** (1-4), 97-110.
- CAPAPE C., 1980. — Nouvelle description de *Heptranchias perlo* (Bonnaterra, 1788) (Piscés, Pleurotremata, Hexanchidae). Données sur la biologie de la reproduction et le régime alimentaire des spécimens des côtes tunisiennes. *Bull. Off. natn. Pêch., Tunisie*, **4** (2), 231-264.

- CAPAPE C., 1982. — Etude morphologique de la ceinture pelvienne et des ptérygopodes de *Squalus blainvillei* (Risso, 1826) (Pisces, Pleurotremata, Squalidae). *Bull. Inst. natn. Sci. Techn. Océanogr. Pêche Salammbô*, **9**, 111-119.
- CAPAPE C. et DESOUTTER M., 1978. — Méthode d'étude, description critique et comparée des ptérygopodes de Rajidae : *Raja radula* Delaroché, 1809. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, **2** (1-2), 79-88.
- CAPAPE C. et QUIGNARD J.P., 1980. — Recherches sur la biologie de *Squalus blainvillei* (Risso, 1826) (Pisces, Squalidae) des côtes tunisiennes : Relations taille-poids du corps, du foie et des gonades. Coefficients de condition. Rapports hépato et gonosomatique. Croissance embryonnaire. *Archs Inst. Pasteur Tunis*, **57** (4), 385-408.
- COLLIGNON J. et ALONCLE H., 1972. — Catalogue raisonné des poissons des mers marocaines. I. *Bull. Inst. Pêches marit. Maroc*, **19**, 164 p.
- ECONOMIDIS P.S., 1973. — Catalogue des poissons de la Grèce. *Hellenic Oceanol. Limnol.*, **11**, 421-600.
- FALKENHEIM M., 1937. — Fegato, maturità sessuale e gestazione negli Squali. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **16** (3), 212-220.
- GILBERT P.W. et HEATH G.W., 1972. — The clasper-siphon sac mechanism in *Squalus acanthias* and *Mustelus canis*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **42A**, 97-119.
- GRANTER J., 1964. — Les Eusélaciens dans le golfe d'Aigues-Mortes. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **24**, 34-52.
- HOLDEN M.J. et MEADOWS P.S., 1964. — The fecundity of the spurdog (*Squalus acanthias* L.). *J. Cons. int. Expl. Mer*, **28** (3), 418-424.
- KREFFT G. et TORTONESE E., 1973. — Squalidae. In : Checklist of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean (CLOFMAN). J.C. Hureau et Th. Monod, éd., p. 37-48. UNESCO, Paris.
- LEDOUX J.C., 1970. — Les dents des Squalidés de la Méditerranée occidentale et de l'Atlantique Nord-ouest africain. *Vie et Milieu*, **21** (2 A), 309-362.
- LO BIANCO S., 1909. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, **19** (4), 513-761.
- LOZANO REY L., 1928. — Peces, in : Fauna Iberica. Edit. Museo nacional de Ciencias naturales, Madrid, 1, XI. p.
- MAUL G.E., 1955. — Five species of rare sharks new for Madeira including two new to science. *Notul. Nat. Philadelphia*, (219), 1-13.
- MAURIN C. et BONNET M., 1970. — Poissons des côtes nord-ouest africaines. *Rev. Trav. Inst. Pêch. marit.*, **34** (2), 125-170.
- MAYR E., 1974. — Populations, espèces et évolution. Hermann, édit., Paris, 496 p.
- MAYRAT A., 1959. — Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative de deux échantillons. Application à la carapace de *Penaeus kerathurus* (Forsk.). *Bull. Inst. Fr. Afr. noire*, **21**, série A1, 21-59.
- MELLINGER J., 1966. — Etude biométrique et histo-physiologique des relations entre les gonades, le foie et la thyroïde chez *Scyliorhinus caniculus* (L.). Contribution à l'étude des caractères sexuels secondaires des Chondrichthyens. *Cah. Biol. mar.*, **7**, 107-137.
- MELLINGER J., 1973. — Croissance et reproduction de la Torpille (*Torpedo marmorata*). II. Croissance et variations pondérales de l'appareil digestif, particulièrement du foie. *Bull. biol. Fr. Belgique*, **107** (3), 213-230.
- MELLINGER J., 1976. — Croissance et reproduction de la Torpille (*Torpedo marmorata*). IV. Croissance, dimorphisme sexuel et variation de la glande interrénale, de la thyroïde et de l'hypophyse. *Bull. biol. Fr. Belgique*, **110** (4), 333-386.
- ONDRIAS J.C., 1971. — A list of the fresh and sea water fishes of Greece. *Hellenic Oceanol. Limnol.*, **10**, 23-96.

- ORTEA J.A. et DE LA HOZ M.M., 1979. — Peces marinos de Asturias. Ayalga Ed., Salinas, III + 230 p.
- QUIGNARD J.P., 1971. — Recherches sur la biologie de *Squalus blainvillei* (Risso, 1826). *Trav. Lab. Biol. Halieutique, Univ. Rennes*, 5, 125-141.
- QUIGNARD J.P. et CAPAPE C., 1971a. — Liste commentée des Sélaciens de Tunisie. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche, Salammbô*, 2 (1-2), 132-142.
- QUIGNARD J.P. et CAPAPE C., 1971b. — Etude du nombre de vertèbres chez trente et une espèces de Sélaciens des côtes de Tunisie. *Bull. Inst. océanogr. Pêche, Salammbô*, 2 (1-2), 157-162.
- RANZI S., 1932. — Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. I. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 12 (2), 209-290.
- RANZI S., 1934. — Le basi fisio-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. II e III. *Publ. Staz. zool. Napoli*, 13 (3), 331-437.
- RANZI S. et ZEZZA P., 1936. — Fegato, maturità sessuale e gestazione in *Trygon violacea*. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 15, 355-367.
- SARA R., 1968. — Sul rivenimento di uno squalidae del genere *Centrophorus* Müller et Henlé con embrione. *Doriana*, 4 (186), 7 p.
- SOLJAN T., 1963. — Fishes of the Adriatic (Ribe Jadrana). Fauna and flora adriatica, 1, 428 p.
- TORTONESE E., 1956. — Leptocardia, Cyclostomata, Selachii. Fauna d'Italia, Ed. Colderini, Bologna, 334 p.