



Université du Québec
à Rimouski

**Chondrification et minéralisation du squelette postcrânien de
l'aiguillat noir (*Centroscyllium fabricii*) du golfe du Saint-
Laurent**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de Maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© ÉMILIE LEBEL

Juin 2017

Composition du jury :

Alain Caron, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Richard Cloutier, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Catherine Boisvert, examinatrice externe, Monash University

Dépôt initial le 13 septembre 2016

Dépôt final le 29 juin 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

La rédaction de ce mémoire et tout le travail que représente une maîtrise en biologie ne se sont pas faits sans la précieuse collaboration d'une grande équipe. Je souhaite d'abord remercier mon directeur de recherche, Richard Cloutier, pour l'idée initiale du projet et pour m'avoir donné la chance de travailler sur un groupe d'organismes qui pique sans cesse ma curiosité. Je le remercie de son écoute, de son soutien et de ses conseils tout au long de ce projet.

Un énorme merci à Pêche et Océans Canada, plus précisément à Pierre-Marc Chouinard de l'Institut Maurice-Lamontagne et à Cyrena Riley pour l'acquisition de ces merveilleux spécimens d'aiguillats noirs.

Merci au centre de la science de la biodiversité du Québec (CSBQ), à Boréas et au Laboratoire de Paléontologie et Biologie évolutive de l'université du Québec à Rimouski qui, grâce à leur support financier, m'ont permis d'assister à deux congrès et un stage d'été.

Je tiens à remercier les membres qui ont bien voulu accepter d'être sur mon comité d'évaluation de mémoire, Alain Caron et Catherine Boisvert. J'aimerais souligner l'aide que m'a apportée Jonathan Coudé pour tout ce qui a trait à l'obtention des différents produits chimiques.

Un merci très spécial à mes collègues de laboratoire, Élodie Libert, Olivier Larouche, Caroline Lehoux, Catherine Morel, Vincent Ender Roy, Daniel Potvin-Leduc, Marion Chevrinai et Roxanne Noël, pour tous ces bons moments passés ensemble. Merci de votre support sans fin, de vos critiques constructives et des fous rires qui n'en finissent plus. On peut toujours compter sur vous lorsqu'on a besoin d'encouragement ! Un merci tout particulier à Cyrena Riley, non seulement pour son aide au niveau de la récolte des spécimens, mais aussi tout au long de ces années qu'aura duré cette maîtrise. Merci de ton

support, du tout début jusqu'à la fin, chaque fois que j'en avais besoin. Tes conseils m'ont été précieux et m'ont permis de déboucher lorsque j'arrivais dans des impasses. Merci pour ta science et ton amour inconditionnel des Chondrichthyens !

Enfin, j'aimerais de tout cœur remercier ma famille qui m'a toujours encouragée dans mes projets et qui m'a supportée. Un merci spécial pour l'équipe du Uniprix Beaulieu et Séguin, pour m'avoir poussée à ne jamais abandonner. La finalité de ces années d'étude n'aurait jamais été possible sans le support sans limites de ma tendre moitié Samuel. Merci de m'avoir endurée ces dernières années, au meilleur de moi-même et au pire. Merci d'être resté jusqu'à la fin.

RÉSUMÉ

Les gnathostomes, ou vertébrés à mâchoire, sont représentés aujourd'hui par deux grands groupes phylogénétiques, soit les chondrichthyens et les ostéichthyens. Les chondrichthyens incluent les requins, les raies et les chimères et sont les organismes toujours vivants les plus phylogénétiquement basaux à posséder une colonne vertébrale et des nageoires paires. Leur squelette cartilagineux, qui ne s'ossifie pas, est plutôt renforcé par des plaques de minéralisation, les tessères, et par la minéralisation aréolaire des centra, au contraire des ostéichthyens, un groupe plus dérivé, qui voient leur squelette s'ossifier. Notre étude a pour but de décrire le développement du squelette cartilagineux postcrânien d'une espèce de requin ainsi que l'apparition de la minéralisation au niveau de la colonne vertébrale et des nageoires paires. Nous avons eu recours à une série ontogénétique de 112 spécimens embryonnaires et juvéniles d'aiguillat noir (*Centroscyllium fabricii*) provenant du golfe du Saint-Laurent, doublement colorés et mesurant entre 4 cm et 60 cm de longueur. La méthode de double coloration sans acide a été utilisée afin de permettre l'étude du développement du squelette, colorant les éléments squelettiques cartilagineux au bleu alcian et les éléments minéralisés à l'alizarine rouge. Les observations faites sur les spécimens colorés ont permis de déterminer les directions de formation des différents éléments cartilagineux et la minéralisation de certaines structures, ainsi que les seuils critiques relatifs à la formation des différents éléments. Cette étude correspond à la première description détaillée de la squelettogenèse (chondrification et minéralisation) du squelette postcrânien chez un chondrichthyen. La minéralisation débute chez les embryons, soit à partir de 12,1 cm, au niveau des centra de la colonne vertébrale. Cette minéralisation est aussi présente au niveau des nageoires et des ceintures pectorales et pelviennes. Des analyses de groupement sur la morphologie des vertèbres révèlent pour la première fois chez un chondrichthyen la présence d'une régionalisation de la colonne vertébrale comprenant cinq régions distinctes, soit cervicale, thoracique, lombaire, précaudale et caudale. Chacune de ces régions est caractérisée par des vertèbres présentant des structures et des formes spécifiques à chaque région. Considérant cela, la colonne vertébrale des chondrichthyens pourrait représenter l'état plésiomorphe, à partir duquel la disparité du support axial a évolué chez les gnathostomes.

Mots clés : Chondrichthyes, *Centroscyllium fabricii*, colonne vertébrale, minéralisation, chondrification, squelette.

ABSTRACT

Gnathostomes, or jawed vertebrates, are represented today by two major phylogenetic groups, chondrichthyans and osteichthyans. Chondrichthyans are traditionally considered phylogenetically basal compared to osteichthyans, and include sharks, rays and chimaeras. Among vertebrates, chondrichthyans are the most phylogenetically basal living organisms to have a vertebral column and paired appendages. Because of their phylogenetic position, chondrichthyans can be used to compare their basal conditions to the more derived characteristics of osteichthyans. Moreover, their cartilaginous skeleton is not ossified, compared to the skeleton of osteichthyans but rather reinforced with mineralized plates, the tesserae. The centra of the vertebral column are reinforced by areolar mineralisation. The main objective of our study is to describe the development of the cartilaginous postcranial skeleton as well as the progression of the mineralization of the vertebral column and paired fins of a shark. We used an ontogenetic series composed of 112 embryonic and juvenile individuals of black dogfish (*Centroscyllium fabricii*) measuring between 4 and 60 cm in total length, a species found in the Gulf of St Lawrence. Observations on acid-free cleared and double-stained specimens were used to study the skeletal development and to determine the direction of the formation of the cartilaginous and mineralized elements. This study is the first one to describe in details the progression of chondrification and mineralization in a chondrichthyan. Mineralization initiated on vertebral centra of 12.1 cm long embryos. The mineralization is also present in the pectoral and pelvic systems. Cluster analyses on the morphology of the vertebral elements have revealed, for the first time in a chondrichthyan, a regionalization of the vertebral column in five distinct regions: cervical, thoracic, lumbar, caudal and precaudal. Each of these regions is characterized by vertebrae sharing similar structure and shape. Considering this, the vertebral column of chondrichthyans could represent the condition from which the disparity of the axial support has evolved in gnathostomes.

Keywords: Chondrichthyes, *Centroscyllium fabricii*, spine, mineralization, chondrification, skeleton.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS	Erreur ! Signet non défini.
CHONDRIFICATION ET MINÉRALISATION DU SQUELETTE POSTCRÂNIEN DE L’AIGUILLAT NOIR (<i>CENTROSCYLLIUM FABRICII</i>) DU GOLFE DU SAINT-LAURENT.....	1
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	8
Spécimens à l'étude.....	8
Préparation des spécimens.....	8
Analyses statistiques.....	10
RÉSULTATS.....	13
La colonne vertébrale.....	13
La ceinture et les nageoires pectorales.....	20
La ceinture et les nageoires pelviennes.....	21

Les seuils critiques d'apparition des éléments.....	25
DISCUSSION.....	26
La régionalisation de la colonne vertébrale.....	27
Les patrons de développement du squelette axial.....	31
Les patrons de développement des nageoires paires.....	36
FIGURES.....	41
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	63
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	68

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Caractères utilisés pour l'analyse de groupement.....	13
--	----

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Schéma de la colonne vertébrale de <i>Centroscyllum fabricii</i>	41
Fig. 2. Analyse de groupement sur les vertèbres (n = 93) de <i>Centroscyllum fabricii</i>	42
Fig. 3. Vue transversale des cinq types de vertèbres chez <i>Centroscyllum fabricii</i>	43
Fig. 4. Séquence de développement des éléments de la colonne vertébrale de <i>Centroscyllum fabricii</i> , en fonction de la LT et de la LT ₅₀ calculé à partir de 110 individus entre 4,0 et 30,0 cm	44
Fig. 5. Vue ventrale des vertèbres cervicales de <i>Centroscyllum fabricii</i>	47
Fig. 6. Vue latérale des vertèbres à la transition entre monospondyle et diplospondyle (V 46 et V 47) chez <i>Centroscyllum fabricii</i>	47
Fig. 7. Minéralisation de la nageoire caudale.....	48
Fig. 8. Séquence de développement des éléments des nageoires pectorales et de leur ceinture de <i>Centroscyllum fabricii</i> , en fonction de la LT et de la LT ₅₀ calculé à partir de 112 individus entre 4,1 et 60,0 cm.....	49
Fig. 9. Développement des rayons distaux des nageoires pectorales et apparition de la minéralisation chez <i>Centroscyllum fabricii</i>	50
Fig. 10. Développement des nageoires pectorales de <i>Centroscyllum fabricii</i>	51

Fig. 11. Séquence de développement des éléments des nageoires pelviennes et de leur ceinture de <i>Centroscyllium fabricii</i> , en fonction de la LT et de la LT ₅₀ calculé à partir de 50 individus femelles entre 4,1 et 60,0 cm.....	52
Fig. 12. Séquence de développement des éléments des nageoires pelviennes et de leur ceinture de <i>Centroscyllium fabricii</i> , en fonction de la LT et de la LT ₅₀ calculé à partir de 70 individus mâles entre 4,1 et 50,0 cm.....	53
Fig. 13. Développement des rayons distaux des nageoires pelviennes de <i>Centroscyllium fabricii</i>	54
Fig. 14. Comparaison de la morphologie des nageoires pelviennes entre un mâle et une femelle de <i>Centroscyllium fabricii</i>	55
Fig. 15. Développement des nageoires pelviennes chez <i>Centroscyllium fabricii</i>	56
Fig. 16. Séquence de développement des éléments du ptérygopode de <i>Centroscyllium fabricii</i> , en fonction de la LT et de la LT ₅₀ calculé à partir de 44 individus entre 8,2 et 50,0 cm.....	57
Fig. 17. Anatomie du ptérygopode droit chez <i>Centroscyllium fabricii</i>	58
Fig. 18. Représentation des directions de développement des éléments cartilagineux et minéralisés pour les nageoires pectorales et pelviennes de <i>Centroscyllium fabricii</i>	59
Fig. 19. Graphiques cumulatifs de l'apparition du nombre d'éléments squelettiques durant la chondrification (A) et la minéralisation (B) de <i>Centroscyllium fabricii</i>	60
Fig. 20. Synthèse schématique des centres et directions de formations durant la chondrification et la minéralisation des éléments de la colonne vertébrale de <i>Centroscyllium fabricii</i>	61

LISTE DES ABRÉVIATIONS

A.n	arc neural
A.h	arc hémal
A.Mp	axe métaptérygial
Bar	barre pubique
B.c	barre coracoïde
Bd	basidorsal
Bet. c	cartilage bêta
Bp	basiptérygium
Bv	basiventral
C	centrum
C.a	cartilage d'attache
Cô	côte
C.stern	cartilage du sternum
C.term	cartilage terminal

D.d denticule dermique

D.m margine dorsale

D.t terminaison dorsale

F foramen

Ind interdorsal

Inv interventral

Mp métaptérygium

Msp mésoptérygium

P.il processus illiaque

P.is processus ischial

P.lat processus lateral prépubien

P.med processus médian prépubien

Pp proptérygium

P.sca processus scapulaire

P.trans processus transverse

R.d	radial distal
R.m	radial médian
R.pa	radial post-axial
R.p	radial proximal
Sc	scapula
S.int	segment intermédiaire
T3	cartilage T3
V	vertèbre
V.m	marginé ventrale
V.t	terminaison ventrale

CHONDRIFICATION ET MINÉRALISATION DU SQUELETTE POSTCRÂNIEN DE L'AIGUILLAT NOIR (*CENTROSCYLLIUM FABRICII*) DU GOLFE DU SAINT-LAURENT

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les requins, qui comptent plus de 509 espèces¹, font partie de la classe des Chondrichthyes, tout comme les raies et les chimères. Certaines de ces espèces de requins sont des organismes modèles utilisés pour l'étude de l'évolution et du développement des vertébrés puisqu'ils présentent des caractères fondamentaux à ce groupe^{2,3,4}. Ils sont considérés comme étant les représentants vivants basaux des vertébrés à mâchoire, les gnathostomes^{5,6,7,8,9}. Leur apparition dans le registre fossile remonte à plus de 400 millions d'années¹⁰, faisant des chondrichthyens un exemple de succès évolutif¹¹. En plus d'avoir perduré à travers les temps géologiques, les requins sont des espèces clés dans le maintien des écosystèmes marins, jouant un rôle écologique important au sommet des réseaux trophiques océaniques¹², structurant les environnements aquatiques et la chaîne alimentaire¹³.

Depuis plusieurs années, plusieurs populations de différentes espèces de requins ont vu leurs effectifs diminués dans toutes les eaux du globe, principalement à cause des effets directs et indirects des pêcheries^{12,14,15,16,17}. Considérant leur faible taux de croissance, leur maturité sexuelle tardive, leur faible fécondité et une longue période de gestation^{12,18}, les

requins sont d'autant plus à risque à subir les contrecoups des activités humaines¹². Ces informations biologiques sont souvent inconnues pour plusieurs espèces, dont l'aiguillat noir (*Centroscyllium fabricii*) qui fréquente les eaux profondes du golfe du Saint-Laurent^{19,20,21}. Malgré le fait que ce soit une espèce assez bien répandue dans ces eaux²⁰ et souvent prise en capture accidentelle²⁰, on en sait très peu par rapport à son développement et à sa biologie. Il devient ainsi primordial de chercher à comprendre le développement de cette espèce, autant dans un contexte évolutif que de conservation. Les lois régissant les pêcheries s'appliquant le plus souvent aux adultes, il ne faut pas négliger l'importance des stades embryonnaires et juvéniles pour la survie des populations. Ces informations concernant le développement de ces jeunes aiguillats noirs permettent de mieux décrire la croissance de leur squelette, en termes de chondrification et de minéralisation, permettant par le fait même l'identification de stades critiques de développement. Ces stades correspondent à des moments-clés dans le développement d'un organisme, par exemple lors de la formation du système squelettique. Ces périodes présentent un plus grand nombre d'éléments qui se chondrifient ou se minéralisent simultanément ou durant un faible intervalle de temps.

Les chondrichthyens forment un groupe monophylétique caractérisé par la présence de minéralisation prismatique au niveau de leur endosquelette²² ainsi que par la présence de ptérygopodes chez les mâles permettant la fertilisation interne²². Ils représentent le groupe-frère actuel des ostéichthyens, les poissons osseux. La position basale de ce groupe est supportée par plusieurs études phylogénétiques basées à la fois sur des données moléculaires^{5,6,23,24,25,26} et morphologiques^{9,22,27,28}. Les chondrichthyens se divisent en deux groupes monophylétiques, soit les holocéphales, représentant les chimères, et les élastombranches, comprenant les raies et les requins^{22,29}. La phylogénie des élastombranches a longtemps été controversée, notamment dû au positionnement des batoïdes, les positionnant parfois comme groupe-frère des élastombranches, rendant ce groupe monophylétique³⁰. Certains travaux plus récents confirment au contraire la place des raies au sein du groupe des élastombranches³¹. Plusieurs études divisent les requins en deux groupes distincts, soit les Galéomorphes et les Squalimorphes^{32,33}. Par contre, les

interrelations entre les différents ordres pour chacun de ces deux groupes demeurent controversées^{3,32,33,34}.

Considérant la position basale des chondrichthyens au sein des gnathostomes, il est important de décrire les patrons et les mécanismes qui régissent le développement des requins afin de mieux comprendre leur évolution ainsi que l'évolution des vertébrés à mâchoire. Cette fenêtre sur l'évolution nous permet ainsi de saisir toute l'importance des études développementales qui permettent d'inférer des relations entre les différents groupes d'organismes afin de retracer l'histoire évolutive des vertébrés³⁵.

Contrairement aux ostéichthyens, les chondrichthyens possèdent un squelette cartilagineux qui persiste tout au long de leur vie et qui n'est pas remplacé ni renforcé par de l'ossification³⁶, mais plutôt par la formation de tessères, de minuscules tuiles de cartilage prismatique calcifié³⁷. Il s'avère important de pouvoir décrire les mécanismes responsables du développement squelettique des requins dans le but de pouvoir retracer l'évolution du système squelettique chez les gnathostomes. Cela pourrait permettre de faire un parallèle avec celui des ostéichthyens pour en faire ressortir les caractéristiques basales et dérivées. Il existe quelques études concernant le développement des requins, que ce soit au niveau de l'embryologie générale^{38,39,40,41} ou au niveau de la squelettogenèse partielle^{42,43,45}; cependant, aucune ne décrit en détail les patrons de formation de la chondrification et de la minéralisation des différentes structures squelettiques des élasmobranches^{43,46}

Le cartilage qui constitue l'endosquelette des chondrichthyens est un tissu semi-rigide à l'apparence gélatinée formé de chondrocytes¹¹. Ces cellules cartilagineuses sécrètent une matrice extracellulaire riche en protéoglycanes et en collagène¹¹. Au cours du développement du requin, certaines structures squelettiques vont se minéraliser en périphérie. Ce premier type de minéralisation est unique aux chondrichthyens puisqu'il se fait via la formation de tessères^{37,44,47}. Ces petites tuiles se composent de deux types de calcification, soit une portion externe composée de cartilage prismatique très dense et une portion interne formée par du cartilage calcifié globulaire¹¹. La présence de telles tessères assure le soutien de l'endosquelette des chondrichthyens qui est sans cesse soumis à des

forces importantes lors de la locomotion, de par leur type de nage rapide et le maniement de larges proies^{5,48}. Les tessères permettent ainsi de compenser au manque de rigidité que pourrait présenter un squelette cartilagineux régulier tout en conservant les propriétés importantes pour le mode de vie des requins, soit une masse réduite, leur permettant une meilleure flottabilité, et une flexibilité accrue⁴⁹. Le squelette cartilagineux des requins présente un troisième type de cartilage calcifié³⁷. Alors que les minéralisations prismatique et globulaire sont toutes deux présentes dans les tessères, la minéralisation aréolaire se retrouve dans les centra de la colonne vertébrale^{37,47}. Ce type de minéralisation se fait sans la formation de tessères et est caractéristique aux corps vertébraux. Le squelette des requins est majoritairement constitué de cartilage qui se fortifie au cours de l'ontogénie par la formation de tessères ou de minéralisation aréolaire.

La minéralisation d'un tissu dépend de plusieurs facteurs en relation avec les conditions du milieu, dont la température, la flottabilité et les stress mécaniques, comme la vitesse du courant⁵⁰. Dans ce sens, chez les ostéichthyens, la vitesse de l'eau a une influence sur la locomotion, pouvant venir affecter l'ossification du squelette. Par exemple, au niveau des éléments endosquelettiques de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), certains éléments vont s'ossifier plus tôt au cours du développement lorsque l'individu est soumis à une vitesse de courant plus élevée⁵¹. Bien que l'ossification endochondrale et la minéralisation soient deux processus biologiques différents, le squelette de requin pourrait commencer lui aussi à se minéraliser en fonction des contraintes de stress mécaniques importantes. Lorsque le squelette effectue ses premiers mouvements de nage dans l'eau, ce stress dû à la locomotion et au courant (et résistance) de l'eau pourrait influencer la minéralisation des différentes structures. Un mode de nage plus actif requiert en effet plus de rigidité au niveau du squelette. Considérant que l'aiguillat noir est une espèce de requin vivipare lécithotrophe⁵², il pourrait être intéressant de lier la minéralisation du squelette de l'aiguillat noir à la perte du sac vitellin. Les espèces lécithotrophes, comme l'aiguillat noir, ont une masse vitelline dans laquelle les embryons peuvent puiser de l'énergie tout au long de leur développement sans autre contribution alimentaire venant de la mère^{53,54}. Ainsi, lorsque leur sac vitellin est complètement résorbé, les jeunes requins sont forcés à se

déplacer dans la colonne d'eau dans le but de trouver leur nourriture. Ces premiers mouvements ainsi que la présence d'un courant d'eau pourraient possiblement être liés au début de la minéralisation du squelette cartilagineux du requin, qui subit de nouveaux stress mécaniques une fois sorti de la femelle.

La colonne vertébrale est un caractère clé des vertébrés. Les requins sont parmi les plus anciens vertébrés toujours vivants à présenter une colonne vertébrale, et donnent un aperçu de l'état plésiomorphe de ce caractère⁵⁵. La colonne vertébrale se compose de vertèbres qui peuvent être considérées comme étant des unités anatomiques répétées. Ces vertèbres sont formées d'une partie centrale, le centrum. Dorsalement, le centrum supporte un arc neural alors que le basiventral est présent ventralement chez les vertèbres se situant antérieurement à la ceinture pelvienne^{36,56}. La partie ventrale des vertèbres se situant postérieurement à la ceinture pelvienne se compose d'un arc hémal^{36,56}. Certaines des vertèbres présentent les mêmes caractéristiques de forme et peuvent être regroupées pour former des groupes, ou régions. Chez les tétrapodes, la régionalisation du squelette axial correspond à la division des vertèbres en cinq régions distinctes, soit cervicale, thoracique, lombaire, sacrée et caudale⁵⁷. Ces régions sont reconnues en se basant sur la forme des différentes composantes des corps vertébraux et à la présence ou non de certaines structures anatomiques (e.g., foramens, processus). La régionalisation de la colonne vertébrale a longtemps été considérée comme étant un caractère propre aux tétrapodes, leur permettant de s'adapter à la vie terrestre^{57,58}. Des différences au niveau de la régionalisation suggéreraient plutôt une adaptation spécifique à la locomotion en milieu terrestre ou aquatique⁷⁰. Or, une forme de régionalisation a été observée chez le dipneuste *Neoceratodus forsteri*⁵⁸ ainsi que chez certains actinoptérygiens, dont le poisson zèbre⁶⁰. La colonne vertébrale du dipneuste est composée d'une région cervicale, d'une région thoracique et d'une région caudale⁵⁸. Une région occipitale peut même être reconnue au niveau des somites tôt dans le développement du dipneuste⁵⁸. La colonne vertébrale du poisson zèbre serait composée de quatre régions distinctes représentées par l'appareil de Weber (soit les cinq premières vertèbres), les vertèbres précaudales, les vertèbres caudales et les vertèbres de la nageoire caudale⁶¹. De plus, une régionalisation semblable à celle des

tétrapodes a été observée chez *Tarrasius*, un actinoptérygien fossile du Carbonifère, qui présenterait cinq régions distinctes le long de la colonne vertébrale⁵⁷. Considérant la régionalisation observée chez les ostéichthyens, il est possible que celle-ci soit aussi présente dès l'apparition des chondrichthyens.

La modularité est le concept selon lequel les organismes seraient composés de parties, ou systèmes, quasi-indépendantes les unes des autres, intégrées entre elles, mais ayant la capacité de se développer et de fonctionner, à un certain degré, de façon indépendante⁶³. Différents modules, pouvant correspondre aux différents systèmes composant un organisme, se développant et fonctionnant comme des unités autonomes durant le cycle de vie, agiraient comme bloc de construction durant l'évolution⁶³. Ainsi, l'hypothèse de la modularité pourrait être le moteur ayant permis les modifications évolutives de la colonne vertébrale⁶², les régions pouvant être considérées comme des modules capables d'évoluer. La colonne serait divisée en modules, définis comme étant des unités anatomiques discrètes pouvant changer sans affecter les autres structures⁶². La modularité pourrait ainsi être le mécanisme évolutif à la base de la régionalisation, expliquant sa disparition et son évolution. La colonne vertébrale serait constituée de plusieurs modules, cinq chez les tétrapodes, pour lesquels les vertèbres d'une même région se ressembleraient plus entre elles que par rapport à celles d'une autre région. Aussi, les vertèbres formant un même module devraient se développer de façon similaire. De plus, chacune des vertèbres peut être considérée comme un module morphologique⁶⁴, puisqu'elles correspondent à des éléments sériés ou itératifs.

Les domaines d'expression des gènes *Hox* supportent la régionalisation de la colonne vertébrale le long de l'axe antéro-postérieur^{65,66}. En fait, ces gènes seraient impliqués dans le contrôle du patron axial^{67,68} et confèreraient une identité régionale le long de l'axe antéro-postérieur des embryons en développement⁶⁰. Or, Oulion *et al.*⁶⁵ ont identifié 34 groupes de gènes *Hox* chez une espèce de requin (*Scyliorhinus canicula*). Ces auteurs ont aussi souligné la présence d'une limite antérieure de transcription du gène *Hoxd11* où la ceinture pelvienne se développe et correspondant à la transition entre des

vertèbres monospondyles et diplospondyles (les vertèbres sont moins longues de moitié), laissant présager la présence de deux modules, module vertèbres abdominales et module vertèbres caudales⁶². Par contre, il n'existe aucune étude développementale ou anatomique portant sur la régionalisation de la colonne vertébrale d'une espèce de requins.

Contrairement aux ostéichthyens, il existe ainsi très peu d'étude portant sur la description complète des patrons de formation de la minéralisation des structures anatomiques de la colonne vertébrale et des nageoires paires chez un chondrichthyen. Conséquemment, peu de renseignements sont disponibles par rapport à la régionalisation de la colonne vertébrale des chondrichthyens. Dans ce sens, notre étude a pour premier objectif de décrire le développement de la colonne vertébrale en termes de formation des éléments cartilagineux et minéralisés d'une espèce de requin, l'aiguillat noir (*Centroscyllium fabricii*) provenant du golfe du Saint-Laurent. À partir de ces informations, la régionalisation de la colonne vertébrale sera inférée. Notre second objectif consiste à décrire le développement des nageoires paires (pectorales et pelviennes) chez cette même espèce. La description de la progression de la minéralisation tessérale et aréolaire a déjà été faite chez certaines espèces de chondrichthyens⁴³, mais jamais de façon exhaustive. Il sera possible de comparer la progression de la minéralisation (tesserale ou aréolaire) avec la progression de l'ossification chez des taxons plus dérivés, comme les ostéichthyens.

Matériel et méthode

Spécimens à l'étude

Le développement du squelette axial et des nageoires paires de l'aiguillat noir (*Centroscyllium fabricii*) est décrit à partir de spécimens échantillonnés par des biologistes de l'institut Maurice Lamontagne, Pêches et Océans Canada. Des relevés au chalut sont effectués annuellement à bord du navire hauturier *NGCC Teleost* dans le Golfe du Saint-Laurent. Au total, 112 aiguillats noirs ont été utilisés provenant des pêches effectuées entre 2007 et 2014. Lors des relevés au chalut, plusieurs femelles gravides ont été capturées et certains embryons ont été avortés prématurément lors de la capture. Ainsi, 70 embryons (entre 4 et 14 cm), 40 juvéniles (entre 14 et 28,2 cm) et deux adultes (50 cm et 60 cm) ont été étudiés. En ce qui concerne les deux adultes, seulement les nageoires pectorales et pelviennes ont été analysées. Pour les embryons de moins de 14 cm, les sacs vitellins ont été séparés des embryons et fixés séparément dans une solution de paraformaldehyde 4%. Les juvéniles sont les individus chez qui le sac vitellin est complètement résorbé. Le sexe de chaque spécimen a été déterminé et la longueur totale (LT, $\pm 1\text{mm}$) des individus a été mesurée. La LT a été utilisée, sans prendre en considération les cératotriches caudaux puisqu'ils sont endommagés chez certains individus. La LT est utilisée comme proxy de l'âge biologique puisque l'âge réel des individus sauvages est inconnu.

Préparation des spécimens

Les spécimens mesurant entre 4 et 28,2 cm ont été décongelés et éviscérés pour ensuite être fixés dans une solution de paraformaldehyde 4% [Neutral buffered formaldehyde (NBF)]. Le temps de fixation est d'environ 6 heures dans le NBF pour les

spécimens <8 cm, 24 heures pour les spécimens entre 8 et 20 cm et 48 heures pour les individus >20 cm. Par la suite, ils ont été conservés dans une solution contenant 50% d'éthanol et 50% d'eau distillée. Tous les spécimens ont subi une double coloration du squelette, avec une solution sans acide de bleu alcian permettant de mettre en valeur le cartilage et une solution d'alizarine rouge colorant les structures minéralisées, cette méthode étant basée sur le protocole de Walker et Kimmel (2006). Ce protocole a été favorisé par rapport à celui de Dingerkus et Uhler (1977) puisqu'il ne comporte pas de phase acide et permet ainsi d'éviter les altérations pouvant avoir été causés par l'acide, comme une déminéralisation.

Les séquences de chondrification et de minéralisation des différents éléments axiaux et appendiculaires de *C. fabricii* sont évaluées à l'aide d'une série ontogénétique constituée d'individus ordonnée selon la taille (LT). Pour ce qui est de la colonne vertébrale, sept éléments peuvent composer une vertèbre : le centra, le basidorsal, le basiventral, l'interdorsal, l'interventral, le basiventral, l'arc hémal ainsi que les côtes³⁶. Considérant que la colonne vertébrale de *C. fabricii* se compose en moyenne de 92 vertèbres, 644 éléments ont été codés pour trois évènements de développement distincts: 0, absent ; 1, phase cartilagineuse ; 2, phase minéralisée (tessérale ou aréolaire). La forme de ces éléments a aussi été prise en considération. Pour ce qui est des nageoires pectorales et de la ceinture pectorale, la présence de 47 éléments a été codée : les radiaux proximaux, médians, distaux et postaxiaux, le proptérygium, le mésoptérygium, le métaptérygium, l'axe métaptérygial, le cartilage terminal, la barre coracoïde, la scapula, le processus scapulaire et le cartilage du sternum³⁶. Les nageoires pelvienne et la ceinture pelvienne ont été codées pour 37 éléments : les radiaux proximaux et distaux, le basiptérygium, le proptérygium, la barre pubique, les processus ischial, iliaque, latéral et médian³⁶. De plus, pour les mâles, les éléments suivants ont aussi été considérés puisqu'ils font partie du ptérygopode, soit les segments intermédiaires, le cartilage beta, le cartilage T3 (l'épine), les margines ventrales et dorsales ainsi que les terminaisons ventrales et dorsales³⁶ ; un total de 44 éléments pour les mâles. Dans le cas des nageoires paires, seulement le côté droit a été considéré lors de la

prise de données. La nageoire gauche a été utilisée dans le cas où la nageoire droite était trop endommagée ou manquante. La terminologie est tirée de Compagno (1999).

Chaque individu a été observé sous un binoculaire Leica MZ16A afin de coder les données anatomiques. Les photographies numériques ont été prises à l'aide d'une caméra digitale AmScope MU1000 utilisant le logiciel Toupview (Version 3.7, AmScope, 2013) montée sur un microscope binoculaire Leica MZ16A. Pour les plus gros éléments, les photographies ont été prises à l'aide d'une caméra Nikon D300. Les contrastes des photos numériques ont été améliorés à l'aide du logiciel Adobe Photoshop CC (version 14.0, Adobe System Incorporated, 2013). Les dessins de la colonne vertébrale ainsi que des nageoires pectorales et pelviennes ont été réalisés à l'aide d'une chambre claire (ou camera lucida) montée sur un stéréomicroscope Leica MS9.5. Les dessins ont été vectorisés à l'aide du logiciel Adobe Illustrator CC (version 17.0.0, Adobe System Incorporated, 2013).

Analyses statistiques

Dans le but d'obtenir la séquence développementale de chacun des éléments composant le squelette axial et appendiculaire pair de l'aiguillat noir, des régressions logistiques entre la LT et la phase de développement (chondrification et minéralisation) de chaque structure ont été effectuées. Ces régressions logistiques sont basées sur les données binaires de présence ou d'absence des différentes structures permettant de déterminer la LT pour laquelle 50% des individus présentent la structure à une certaine phase de développement (LT_{50}). Cette méthode du LT_{50} a été utilisée par Fischer-Rousseau *et al.* (2009) et Grünbaum *et al.* (2012) chez des séries de croissance de poissons osseux. Les conditions d'application de ces analyses ont été vérifiées et validées. À l'aide d'un test du χ^2 , la significativité des régressions logistiques a été testée pour chacun des éléments squelettiques afin de vérifier si ces modèles de régressions logistiques étaient meilleurs que celui du modèle nul (i.e., un modèle sans variable indépendante). Le seuil de significativité utilisé correspond à $p < 0,05$ et seuls les éléments endosquelettiques respectant ce seuil de

significativité ont été pris en considération. Certaines structures cartilagineuses étaient déjà présentes chez les plus petits individus de l'échantillonnage. Pour celles-ci, la LT sera utilisée plutôt que la LT_{50} , correspondant ainsi à la taille des plus petits spécimens, soit 4,0 cm.

Afin d'évaluer la régionalisation de la colonne vertébrale, une analyse de groupement a été réalisée à partir de huit caractéristiques anatomiques (Tableau 1) des composantes des vertèbres pour les 92 vertèbres d'un spécimen de 22,8 cm. Ce spécimen a été choisi dû à l'excellente coloration de son squelette rendant plus facile la prise de données. De plus, la régionalisation est plus évidente sur les individus plus longs, les différentes structures vertébrales étant plus développées que chez les individus plus petits. Cette analyse permet de déterminer la similarité entre les différentes vertèbres en fonction des huit variables descriptives utilisées (Tableau 1). Des groupes seront interprétés en tant que régions vertébrales. La matrice de distance a été calculée en se basant sur le coefficient de Dice dans le but de mettre en évidence les doubles présences des caractères afin de former des groupes de vertèbres qui se ressemblent. Un lien basé sur le centroïde a été utilisé, permettant d'affecter chaque vertèbre au groupe dont le centre présente les caractères décrivant le mieux chacune de ces vertèbres. Les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R (version 3.1.0, The R Foundation for Statistical Computing, 2013, Vienna, Austria) et le package *arules* (version 1.1-6, Hahsler, 2014) a été utilisé pour les analyses de groupement.

Tableau 1. Caractères utilisés pour l'analyse de groupement

Caractères	Description
Insertion des côtes	Sans côte (0); Côte s'insère entre les vertèbres (1); Côte s'insère sur la vertèbre (2)
Centrum	Monospondyle (0); diplospondyle (1)
Forme arc hémal	Sans arc hémal (0); Arc hémal droit et court (1); Arc hémal arrondi et long (2)
Forme basiventral	Sans basiventral (0); Basiventral avec processus transverses (1); Basiventral sans processus transverses (2)
Foramen sur arc hémal	Absent (0); présent (1)
Intervertral	Absent (0); présent (1)
Tessères sur arc neural	Absent (0); présent (1)
Tessères sur arc hémal	Absent (0); présent (1)

Résultats

Le développement de (1) la colonne vertébrale, (2) la ceinture et les nageoires pectorales et (3) la ceinture et les nageoires pelviennes est décrit en termes de chondrification et de minéralisation. Un spécimen de *C. fabricii* mesurant 14,4 cm a été utilisé afin d'illustrer un squelette axial typique et les différentes régions qui composent la colonne vertébrale de *C. fabricii* (Fig. 1).

La colonne vertébrale

Description morphologique et régionalisation

La colonne vertébrale de *C. fabricii*, formée d'en moyenne 92 vertèbres ($n = 110$), est divisée en cinq régions distinctes décrites ci-dessous, soit cervicale, thoracique, lombaire, précaudale et caudale, en se basant sur la forme des différentes vertèbres (Fig. 1 et 2). Considérant que les vertèbres ne sont pas complètement formées et minéralisées chez les plus petits spécimens, la régionalisation de la colonne vertébrale est plus évidente chez les individus plus âgés. Le nombre de vertèbres composant ces régions varie légèrement entre les individus. La morphologie des vertèbres est caractéristique à chacune des régions. L'analyse de groupement s'est faite en se basant sur les huit caractères anatomiques de chaque vertèbre (Tableau 1), que ce soit au niveau de la forme ou de l'absence ou de la présence de certaines structures. La colonne vertébrale se compose majoritairement de cartilage, bien que certains éléments, dont les centra, les basidorsaux et les arcs hémaux, se minéralisent lors du développement. La morphologie de la vertèbre dépend tout d'abord de sa position le long de la colonne. Les vertèbres sont monospondyles et sont associées à des

côtes si ces vertèbres se situent antérieurement à la ceinture pelvienne. Les vertèbres sont diplospondyles et se composent d'un arc hémal lorsqu'elles se situent postérieurement à la ceinture pelvienne. Chaque vertèbre comprend une partie centrale correspondant à un centrum en forme de double cône qui se calcifie avec de la minéralisation aréolaire généralement avant les autres éléments composant la vertèbre. Dorsalement, un arc neural est composé d'un basidorsal et d'un interdorsal, qui sont deux éléments triangulaires, inversés l'un par rapport à l'autre pour former un arc. Ventralement, un basiventral est à la base de la vertèbre, associé ou non avec une paire de côtes. La portion ventrale de la vertèbre peut aussi incorporer un arc hémal et présenter un interventral (Fig. 1). Marquant la transition entre chacune des régions, il est possible d'observer des vertèbres de transition (Fig. 6) qui peuvent présenter les caractéristiques des deux régions voisines.

La **région cervicale** contient entre 6 et 10 vertèbres monospondyles [Figs. 1 (V1 à V7) et 2 (V1 à V9)]. Elle débute par un hémicentrum connectant la colonne vertébrale avec la partie postérieure du neurocrâne. La première vertèbre comporte uniquement un centrum. Outre la première vertèbre, les autres vertèbres cervicales présentent un arc neural arrondi et un basiventral de forme ronde sans processus transverse (Fig. 3a). Tous les arcs neuraux présentent un basidorsal et un interdorsal, chacun perforé d'un foramen. Les centra sont tous de la même épaisseur. Les côtes s'insèrent entre deux vertèbres contiguës, plus précisément entre deux basiventrals, plutôt que sur la vertèbre elle-même (Fig. 5). Les côtes cervicales sont plus longues et légèrement courbées, comparativement aux côtes thoraciques.

La **région thoracique** incorpore entre 28 et 36 vertèbres monospondyles [Figs. 1 (V8 à V45) et 2 (V10 à V40)]. Elle débute au niveau des derniers arcs branchiaux et s'étend jusqu'au niveau des nageoires pelviennes (Fig. 1). Les vertèbres thoraciques se composent d'un centrum, d'un arc neural arrondi, incluant un basidorsal et un interdorsal tous deux perforés d'un foramen, et d'un basiventral qui présente des processus transverses de chaque côté (Fig. 3b). Ainsi, contrairement aux vertèbres cervicales, les vertèbres thoraciques ont des côtes ayant un point d'insertion directement sur la vertèbre et viennent donc s'articuler

au niveau des processus transverses du basiventral, au niveau de la partie antérieure (Fig. 5). La partie proximale des côtes thoraciques est plus développée. Entre les vertèbres 32 et 40, les côtes et les processus transverses diminuent graduellement en longueur pour être absents complètement au niveau de la vertèbre 41. Tous les éléments vertébraux de cette région ont la même forme, mais leur taille tend à diminuer graduellement à partir de la vertèbre 32.

La **région lombaire** comprend entre 4 et 8 vertèbres monospondyles [Figs. 1 (V46 à V50) et 2 (V41 à V46)]. Elle se situe au niveau des nageoires pelviennes et correspond à la région la plus postérieure présentant des vertèbres monospondyles (Fig. 6). La forme caractéristique des vertèbres lombaires (Fig. 3c) comprend un arc neural présentant un aspect plus triangulaire, dont les basidorsaux et les interdorsaux sont tous deux perforés d'un foramen. Le basiventral, en forme de demi-arc, ne comporte pas de processus transverse et pointe légèrement ventralement, contrairement à la région cervicale où le basiventral était parfaitement arrondi. Cette région est marquée par l'absence de côtes, mais est caractérisée par la présence de minuscules interventraux.

La **région précaudale** se compose d'entre 16 et 21 vertèbres [Figs. 1 (V51 à V69) et 2 (V47 à V64)]. Cette région présente des vertèbres diplospondyles, qui se caractérisent par un centrum moins large et moins haut que celui des trois régions antérieures. Cette région correspond au début des vertèbres diplospondyles. Il est possible d'y observer, au niveau des vertèbres 51 et 52, deux vertèbres qui semblent presque fusionnées l'une à l'autre (Figs. 1 et 6). Celles-ci partagent le même basidorsal, leurs centra sont à moitié fusionnés, mais chacune possède son propre arc hémal. Cette vertèbre marque la transition entre les vertèbres de type monospondyle et diplospondyle. La région précaudale débute près de la deuxième nageoire dorsale et se termine à l'origine de la nageoire caudale. Ces vertèbres sont formées d'un arc neural arrondi, plus petit que ceux des régions antérieures (Fig. 3d). Pour la majorité des spécimens, certains basidorsaux et interdorsaux ne présentent pas de foramen. En fait, l'absence de foramen sur les interdorsaux et les basidorsaux peut se noter au niveau des dernières vertèbres de cette région, au contraire des

régions cervicales, thoraciques et lombaires où tous les basidorsaux et les interdorsaux sont perforés. Certains interdorsaux sont subdivisés, au niveau des cinq dernières vertèbres de cette région, et ne forment plus une plaque complète. En fait ceux-ci deviennent graduellement plus petits, pour tendre à disparaître dans la région caudale. La région précaudale est caractérisée par l'absence de côtes et de basiventraux. Ventralement au centrum, un arc hémal linéaire et court est associé à chacune des vertèbres précaudales (Fig. 3d). Finalement, seulement chez les individus de plus grande taille, soit à partir de 17 cm LT, il est possible d'observer la présence d'interventraux associés à chacune des vertèbres. Ceux-ci apparaissent graduellement à partir de la vertèbre 64 de façon postéro-antérieure (Fig. 20).

La colonne vertébrale se termine par la **région caudale** comportant entre 27 et 31 vertèbres diplospondyles [Figs. 1 (V70 à V97) et 2 (V68 à V93)]. Cette région présente des vertèbres avec un petit arc neural, correspondant à la moitié de la taille des régions antérieures (Fig. 3e). À partir de la vertèbre 72, l'arc neural normalement composé d'un basidorsal et d'un interdorsal est graduellement remplacé par un arc composé seulement du basidorsal non perforé. L'arc hémal est plus long que dans la région précaudale et plus arrondi, en plus d'être perforé d'un foramen (Fig. 3e).

Développement squelettique

La reconnaissance des différentes régions qui composent la colonne vertébrale de l'aiguillat noir se base aussi sur les directions de développement (chondrification et minéralisation) des différentes structures vertébrales. Certaines de ces structures, soit les centra, les dix premières côtes antérieures, la majorité des basidorsaux, les 10 premiers interdorsaux antérieurs et la majorité des arcs hémaux, sont déjà chondrifiés chez les plus petits individus de 4 cm LT (Fig. 4). La majorité des structures vertébrales se chondrifient dans une direction antéro-postérieure, sauf en ce qui concerne les interventraux, qui présentent deux centres de développement (Fig. 4), soit un premier au niveau de la dernière vertèbre de la région précaudale et un deuxième au niveau de la dernière vertèbre de la région lombaire (Fig. 20). Des interventraux se développent à partir de la vertèbre 46 chez

les individus de 14,6 cm LT₅₀ jusqu'à la vertèbre 36 chez les individus plus gros de 21,3 cm LT₅₀. On observe aussi des intervertébraux qui se développent au niveau des vertèbres 63 à 47 entre 17,8 et 20,3 cm LT₅₀, en suivant une direction postéro-antérieure (Fig. 20). La chondrification des côtes (entre 4,0 cm LT et 18,2 cm LT₅₀) se fait suivant une direction antéro-postérieure pour les vertèbres 1 à 40 (Figs. 4 et 20). Il en est de même pour les basidorsaux (entre 4,0 cm LT et 5,8 cm LT₅₀) qui se développent antéro-postérieurement. Le développement des interdorsaux (entre 4,0 cm LT et 12,5 cm LT₅₀) se fait suivant une direction antéro-postérieure des vertèbres 1 à 71. La plupart des arcs hémaux sont déjà chondrifiés chez les individus de 4,0 cm LT, alors que la chondrification des arcs hémaux 85 à 93 s'effectue de façon antéro-postérieure entre 4,1 cm et 4,8 cm LT₅₀.

Aucune minéralisation n'est observée chez les individus plus petits que 12 cm LT. La minéralisation aréolaire peut d'abord être observée au niveau du centra 1 à 12,1 cm LT₅₀ (Fig. 4). Celle-ci s'effectue suivant une direction antéro-postérieure jusqu'au centra 97 (13,5 cm LT₅₀) (Figs. 4 et 20). La minéralisation de chaque centrum s'effectue à partir du centre de la vertèbre pour s'élargir de chaque côté, sous forme d'anneaux (Fig. 7). La minéralisation des basidorsaux se fait à partir de deux centres d'origine suivant une direction antéro-postérieure. Il est possible d'observer la minéralisation des sept premiers basidorsaux chez les individus de 20,0 cm LT₅₀ qui se poursuit jusqu'au niveau de la vertèbre 40 à 28,8 cm LT₅₀ (Figs. 4 et 20). La minéralisation des derniers basidorsaux 41 à 63 se fait plus tardivement, entre 27,4 cm et 28,8 cm LT₅₀ (Fig. 4). La minéralisation apparaît aussi au niveau des arcs hémaux des vertèbres 71 à 75 chez les individus de 12,7 cm LT₅₀ (Figs. 4 et 20) et suit une double direction de progression. Entre les vertèbres 65 à 70, la minéralisation s'effectue en suivant une direction postéro-antérieure (entre 13,1 cm et 26,0 cm LT₅₀) alors que pour les vertèbres 76 à 87, la minéralisation suit une direction antéro-postérieure (entre 13,1 cm et 18,9 cm LT₅₀) (Figs. 4 et 20).

La ceinture et les nageoires pectorales

Description morphologique

Les nageoires pectorales de *C. fabricii* se situent postérieurement au niveau des derniers arcs branchiaux. Elles s'articulent sur une ceinture pectorale qui n'est pas attachée à la colonne vertébrale. Cette ceinture en forme de U, se compose ventralement d'une barre coracoïde et latéralement de la scapula qui est complétée distalement par le processus scapulaire.

Les nageoires pectorales adultes de *C. fabricii* sont de type tribasique (Fig. 9) incluant un proptérygium, un mésoptérygium et un métaptérygium. Des radiaux proximaux s'articulent sur le proptérygium et le métaptérygium. Ces radiaux proximaux sont associés latéralement aux radiaux médians sur lesquels s'articulent les radiaux distaux. Le mésoptérygium présente une plaque basale non-différenciée des quatre à cinq radiaux proximaux qui s'y rattachent. Sur cette plaque s'articulent entre quatre et six radiaux médians qui sont associés à des radiaux distaux. Chez les plus grands individus (à partir de 7,5 cm LT₅₀), on observe des radiaux post-axiaux et des structures cartilagineuses présentes au niveau des radiaux distaux de la partie antérieure de la nageoire pectorale, au niveau du proptérygium, soit les cartilages terminaux. Les éléments de la nageoire pectorale sont majoritairement cartilagineux pour les stades observés (Fig. 9), bien que la minéralisation débute au niveau du mésoptérygium et du métaptérygium.

Le proptérygium est l'élément basal se situant dans la partie antérieure de la nageoire pectorale. Il est constitué d'une seule plaque (Fig. 10a) sur laquelle s'articule un radial proximal (Fig. 10b). Ce radial proximal se fusionne au cours de l'ontogénie à la plaque formant le proptérygium. Cette nouvelle plaque formée se subdivise par la suite en plusieurs petits éléments (Fig. 9b-c). Cette division du proptérygium varie d'un individu à l'autre. Tous ces petits éléments cartilagineux vont par contre se refusionner chez les plus grands individus pour former un proptérygium complet (27 cm) (Fig. 9d). Un radial médian est présent à l'extrémité proximale du proptérygium. Les petits cartilages se localisent

distalement aux radiaux distaux se situant au niveau de la partie antérieure des nageoires pectorales (Fig. 10b-c).

Le mésoptérygium se situe entre le métaptérygium et le proptérygium. Chez les individus de < 5 cm, le mésoptérygium est formé d'un élément sub-triangulaire non-différencié des quatre à six longs radiaux proximaux (Figs. 9a et 10a-b). Ces radiaux vont graduellement se fusionner sur toute leur longueur, débutant antérieurement et progressant postérieurement (Fig. 10). Chez les individus de plus de 5 cm, le complexe du mésoptérygium, qui correspond alors au mésoptérygium et aux radiaux proximaux qui y sont associés, s'articule avec les quatre à six radiaux médians et distaux associés originellement aux radiaux proximaux équivalents. Chez les individus plus longs (plus de 15 cm), il est possible d'observer des fusions sur toute la longueur des deux radiaux médians antérieurs et des deux radiaux distaux antérieurs (Fig. 9c-d).

Le métaptérygium est formé d'un seul élément cartilagineux (Fig. 10a) qui se subdivise en trois éléments au cours du développement formant ainsi l'axe métaptérygial (Figs. 9 et 10b-c). L'élément distal, le plus petit, se sépare en premier suivi d'un élément intermédiaire allongé. Ainsi, chez l'adulte, il est possible d'observer le métaptérygium 1, qui se situe antérieurement, auquel s'articulent 4 à 6 radiaux proximaux. Ces radiaux proximaux peuvent occasionnellement être fusionnés proximement. La partie médiane de l'axe métaptérygial correspond au métaptérygium 2. Entre 3 et 4 radiaux proximaux sont associés au métaptérygium 2. La partie la plus distale formant l'axe métaptérygial correspond au métaptérygium 3. Celui-ci est associé avec trois radiaux post-axiaux, qui se développent plus tardivement ($7,5 \text{ LT}_{50}$) (Fig. 10d).

Développement squelettique

Le proptérygium, le mésoptérygium et le métaptérygium sont déjà chondrifiés chez les individus de 4,0 cm LT (Fig. 8). Le métaptérygium se subdivise en trois parties au cours du développement. La division de la partie la plus distale s'effectue en premier (4,3 cm LT), pour se diviser une seconde fois au niveau du radial 4 chez les individus de 5,0 cm LT

(Fig. 9). Les radiaux proximaux 4 à 9 sont présents chez les individus de 4,0 cm LT alors que les radiaux proximaux 1 à 3 se développent à 4,1 cm LT₅₀, laissant ainsi présager une direction antéro-postérieure en ce qui concerne la chondrification des radiaux proximaux (Fig. 8). Le développement des radiaux médians s'effectue en sens contraire, soit des radiaux 4 et 5 déjà présents à 4,0 cm LT vers le radial 11 (4,3 cm LT₅₀) (Figs. 8 et 18a). La chondrification des radiaux distaux est bidirectionnelle à partir d'un centre, soit les radiaux 6 à 9 à partir de 5,2 cm LT₅₀. Un premier sens de développement s'effectue de façon antéro-postérieure entre les radiaux 3 et 5 (entre 5,4 cm et 8,5 cm LT₅₀), alors que le second suit une direction postéro-antérieure à partir du radial 10 vers le radial 13 (entre 5,4 cm et 5,9 cm LT₅₀). Le cartilage terminal se forme à l'extrémité du proptérygium (9,5 cm LT₅₀) alors que des radiaux post-axiaux se développent au niveau de la partie médiane et distale du métaptérygium (7,5 cm LT₅₀) (Fig. 8).

Les éléments qui composent la ceinture pectorale (la barre coracoïde, la scapula et le processus scapulaire) sont déjà présents chez les plus petits individus de 4,0 cm LS (Fig. 8). Le cartilage du sternum se chondrifie un peu plus tardivement (à 6,9 cm LT₅₀) permettant aux deux côtés de la barre coracoïde de se fusionner.

Les premiers éléments de la nageoire pectorale à se développer sont les éléments basaux, les radiaux proximaux et les radiaux médians. Les radiaux distaux apparaissent subséquemment (Fig. 9a-b), alors que les radiaux post-axiaux et le cartilage terminal se développent un peu plus tardivement (Fig. 10c-d). Les éléments de la nageoire pectorale se développent donc de façon proximo-distale. Le métaptérygium se subdivise en un axe métaptérygial de manière postéro-antérieure. Les rayons distaux suivent deux directions de formation à partir du centre de la nageoire, soit antéro-postérieure pour les radiaux situés postérieurement, et postéro-antérieure pour les radiaux situés antérieurement. Finalement, le cartilage terminal et les radiaux post-axiaux se développent aux extrémités de la nageoire vers le centre de celle-ci. (Fig. 18a).

Très peu de minéralisation tessérale est observée au niveau des nageoires pectorales, celle-ci étant visible chez les individus présentant une taille supérieure à 13,3 cm LT₅₀. La

barre coracoïde et la scapula (13,3 cm LT₅₀) débutent leur minéralisation avant les éléments des nageoires (Fig. 8). La minéralisation de ces éléments débute sur les faces internes et progresse du centre vers les extrémités de la ceinture. Le métaptérygium à 25,4 cm LT₅₀ et le mésoptérygium à 30,2 cm LT₅₀ (fig. 8) se minéralisent subséquentement. La minéralisation apparaît sur le métaptérygium pour progresser de façon antéro-postérieure vers l'extrémité de l'axe métaptérygiale (Fig. 9c-d, Fig. 18a) et se forme ensuite sur le mésoptérygium. Le proptérygium et les radiaux restent cartilagineux, aucune minéralisation n'y a été observée.

La ceinture et les nageoires pelviennes

Description morphologique

Les nageoires pelviennes de *C. fabricii* se situent environ au trois quarts de la longueur du corps. Elles sont soutenues par la ceinture pelvienne qui n'est pas rattachée à la colonne vertébrale. La ceinture pelvienne se compose d'une barre pubique perforée de un à trois foramens de chaque côté, sous le processus latéral. Un processus médian, soit au-dessus de la barre pubique ou en-dessous est présent à partir de 14,8 cm LT₅₀ (Fig. 14a-b). Ces nageoires pelviennes présentent une morphologie différente chez les mâles et chez les femelles. Les premiers radiaux des nageoires pelviennes des mâles sont modifiées en ptérygopodes, permettant la fertilisation interne alors que le reste de la nageoire est similaire chez les mâles et les femelles.

Chez les mâles comme chez les femelles, les nageoires pelviennes sont formées à partir de deux éléments basaux : le proptérygium et le basiptérygium. Le proptérygium est l'élément le plus antérieur et est constitué d'une petite plaque triangulaire fusionnée à un et parfois deux radiaux proximaux (Fig. 13a-b). Le proptérygium est associé à un ou deux radiaux distaux chez les spécimens plus grands (5,9 cm LT₅₀). Tout comme pour la nageoire pectorale, les cartilages terminaux se développent marginalement au proptérygium, leur nombre varie entre deux et cinq.

Le basiptérygium, de forme allongée, s'articule entre les processus iliaques et ischiaux de la ceinture pelvienne (Fig. 13-14). La forme du basiptérygium ainsi que le nombre de radiaux associés diffèrent entre les mâles et les femelles. Chez les femelles, un premier radial proximal s'articule sur le basiptérygium (Fig. 14a). Entre 13 et 14 radiaux comprenant un élément proximal et un élément distal s'articulent avec le basiptérygium des femelles (Fig. 15c).

Chez les mâles, la partie distale du basiptérygium est modifiée en ptérygopode. La partie proximale du ptérygopode est rattachée à la base du basiptérygium par deux à quatre segments intermédiaires associés à la marge ventrale (Figs. 13b et 14b). Dorsalement aux segments intermédiaires, on observe généralement deux petits éléments cartilagineux de forme variable précédant un plus long élément bifide qui longe parallèlement les radiaux proximaux. Il s'agit du cartilage d'attache qui lie la marge dorsale aux segments intermédiaires (Fig. 15d). Cette marge se termine par deux extrémités pointues, soit les terminaisons ventrales et dorsales. Chez les individus ≥ 50 cm LT, la marge ventrale se termine par le cartilage T3 pointu (Fig. 17). Le cartilage bêta se situe marginalement aux segments intermédiaires (Figs. 15d et 17). Le basiptérygium chez les mâles présente généralement moins de radiaux que chez les femelles dû à la présence du ptérygopode. Les deux premiers radiaux postérieurs comportent une partie proximale seulement, alors que les neuf suivants sont formés d'un élément proximal et d'un élément distal (fig. 14b).

Développement squelettique

Outre les différences morphologiques, les nageoires pelviennes de *C. fabricii* se développent différemment chez les femelles et les mâles. Chez les femelles, les deux éléments basaux de la nageoire pelvienne sont déjà présents chez les plus petits individus de 4 cm, soit le basiptérygium et le proptérygium (Fig. 11). La barre pubique, constituant la majeure partie de la ceinture pelvienne, est elle aussi chondrifiée chez les individus femelles de 4 cm (Fig. 11). Le processus iliaque et le processus latéral de la ceinture pelvienne se chondrifient chez les individus ayant atteint une taille de 5,5 et 6,0 cm LT₅₀ respectivement (Fig. 11). Le cartilage terminal commence à apparaître chez les individus de

6,1 cm LT₅₀, au niveau de la partie antérieure du proptérygium (Figs. 11 et 15). Le processus ischial se développe plus tardivement que le processus illiaque (9,77 cm LT₅₀) permettant l'articulation du basiptérygium à la barre pubique (Fig. 11). Finalement, le processus médian se développe plus tardivement au niveau de la barre pubique, soit à partir de 14,8 cm LT₅₀ (Fig. 11).

La majorité des radiaux proximaux sont déjà présents chez les individus de 4 cm LT (Fig. 11). Les derniers radiaux à se développer sont les trois plus postérieurs (1 à 3) (4,1 cm et 4,2 cm LT₅₀) et les trois radiaux situés dans la partie antérieure de la nageoire pelvienne (11 à 13) (4,2 cm, 4,3 cm et 4,5 cm LT₅₀, respectivement) (Fig. 11). Les radiaux distaux se chondrifient au niveau de la partie antérieure de la nageoire pelvienne (5,7 cm LT₅₀) (Figs. 11 et 19). Les rayons distaux 3 et 4 sont les derniers à se chondrifier chez les femelles (7,7 cm et 8,6 cm LT₅₀, respectivement) alors que les deux premiers radiaux proximaux ne présentent aucun radiaux distaux (Fig. 11).

Peu de minéralisation est observée au niveau de la nageoire pelvienne des femelles. Le seul élément à se minéraliser est le basiptérygium à 27,2 cm LT₅₀ (Fig. 11). Au niveau de la ceinture pelvienne, la barre pubique se minéralise à 14,7 cm LT₅₀ (Fig. 11). Tous deux se minéralisent de façon proximo-distale. Aucune minéralisation n'est observée au niveau des radiaux proximaux et distaux des individus femelles.

Tout comme chez les individus femelles, plusieurs éléments sont déjà présents chez les plus petits mâles de 4 cm LT. Le basiptérygium, le proptérygium et la barre pubique sont déjà chondrifiés chez les plus petits individus (Fig. 12). Le processus illiaque et le cartilage terminal apparaissent simultanément à 5,8 cm LT₅₀ alors que le processus latéral se forme à 5,3 cm (Fig. 12). Le processus ischial se chondrifie à 10 cm LT₅₀ alors que le processus médian apparaît plus tardivement, soit à 18,3 cm LT₅₀ (Fig. 12).

Les mâles de 4 cm présentent aussi des radiaux proximaux déjà chondrifiés, sauf en ce qui concerne les quatre radiaux situés dans la partie postérieure de la nageoire pelvienne, qui se développent à 4,1 (3 et 4) et 4,2 cm (1 et 2) LT₅₀ (Fig. 12). Les radiaux distaux 6 à

13 se forment à 5,9 cm LT₅₀. Les radiaux distaux 3 et 4 se forment plus tardivement, soit à 7,5 et 6,7 cm LT₅₀, alors qu'il n'y a généralement pas de radiaux distaux associés aux radiaux proximaux 1 et 2 (Fig. 12).

La minéralisation des nageoires pelviennes est beaucoup plus importante chez les individus mâles comparativement aux individus femelles. Tout comme chez les femelles, la barre pubique est la première structure à se minéraliser, soit à 17,1 cm LT₅₀ (Fig. 12). Le basiptérygium se minéralise à 20,8 cm LT₅₀ (Fig. 12). La différence majeure entre les mâles et les femelles concerne la minéralisation des radiaux proximaux. Les radiaux proximaux 3 à 7 se minéralisent chez les individus mâles seulement, ayant atteint une taille de 26,5 cm LT₅₀ (Fig. 12). Le dernier élément à se minéraliser est le radial proximal 2, alors que le premier radial ne présente aucune minéralisation (Fig. 12). Aucun radial distal ne se minéralise, autant chez les femelles que chez les mâles.

Le ptérygopode correspond à la modification de la partie distale postérieure du basiptérygium des mâles. Les premières structures à se chondrifier correspondent aux marges dorsales et ventrales, qui font leur apparition dès 5,9 cm LT₅₀ (Fig. 16). Les segments intermédiaires, qui correspondent à la segmentation du basiptérygium, se chondrifient à 7 cm LT₅₀ (Fig. 16). Le cartilage bêta et le cartilage d'attache apparaissent à peu près au même moment, soit respectivement à 7,9 et 8,6 cm LT₅₀ (Fig. 16). Les terminaisons ventrales et dorsales se chondrifient à 12,1 cm LT₅₀ alors que l'épine (T3) apparaît chez des individus de plus grande taille, soit à 38,9 cm LT₅₀ (Fig. 16). Considérant le faible échantillonnage de spécimens adultes (1 adulte de 50 cm), il n'a pas été possible d'évaluer les LT₅₀ pour la minéralisation du ptérygopode. Par contre, tel qu'observé sur l'individu mâle de 50 cm, cette structure devient complètement minéralisée chez les adultes de plus grandes tailles (Fig. 16).

Seuils critiques d'apparition des éléments

La chondrification du squelette axial de *C. fabricii* débute avec l'apparition des premiers éléments chez des individus plus petits que 4 cm LT; plusieurs éléments sont déjà chondrifiés chez les plus petits spécimens de la série. La chondrification se termine avec la formation des intervertébraux de la région précaudale chez les individus de 20,3 cm LT₅₀. La courbe cumulative du nombre d'éléments pourrait présenter un seuil critique d'apparition de la chondrification se situant entre 4 cm LT et 6 cm LT₅₀ (Fig. 19a). Il est vraisemblable que ce seuil débute avec des individus de plus petites tailles, mais notre série ontogénétique ne comprend pas d'individus plus petits que 4 cm. Ce seuil pourrait être confirmé en incorporant des individus plus petits aux analyses. Durant cette période, 87% des éléments du squelette axial, soit 411 éléments sur un total de 472, se chondrifient (Fig. 19a). La minéralisation débute chez des individus de 12,1 cm LT₅₀ et se termine avec la minéralisation des derniers éléments à 31 cm LT₅₀. La courbe de minéralisation montre deux seuils critiques, dont le plus important se trouve entre 12 et 13 cm LT₅₀. Chez ces individus, 49% des éléments du squelette (92 éléments sur un total de 187) se minéralisent (Fig. 19b). Un deuxième seuil critique, moins marqué, caractérise les individus plus longs, entre 26 et 29 cm LT₅₀. Durant ce stade, 28% des structures du squelette (52 sur un total de 187) se minéralisent (Fig. 19b). Le début de la minéralisation précède la transition des stades embryonnaire à juvénile, c'est-à-dire lors de la parturition et de la résorption de leur sac vitellin. Le deuxième seuil correspond plutôt à la minéralisation du ptérygopode mâle, et pourrait donc correspondre à la transition entre un individu immature et mature sexuellement. Le premier seuil de minéralisation concerne les ceintures pectorales et pelviennes ainsi que les centra de la colonne vertébrale, alors que le second seuil correspond à la minéralisation des nageoires pelviennes chez les mâles et des arcs de la colonne vertébrale.

Discussion

Notre étude décrit avec précision les sens et directions de développement au niveau de la chondrification et de la minéralisation de la colonne vertébrale et des nageoires paires (pectorales et pelviennes) chez le chondrichthyen *C. fabricii*. La majorité de la minéralisation observée est de type tessérale. La minéralisation aréolaire est seulement présente au niveau des centra des vertèbres et du cartilage T3 (épine) au niveau du ptérygopode des mâles. Il s'agit de la première étude à décrire de façon aussi complète les patrons de formation de la minéralisation de ces structures anatomiques postcrâniennes chez un chondrichthyen. De plus, ces différents patrons de formation ainsi que la morphologie des différentes vertèbres ont permis de reconnaître, pour la première fois, une régionalisation de la colonne vertébrale d'un chondrichthyen avec cinq régions.

Bien que notre étude se soit surtout intéressée à la morphologie et au développement de la colonne vertébrale, il a été possible de décrire avec précision le développement au niveau des nageoires paires, c'est-à-dire des ceintures et des nageoires pectorales et pelviennes de *C. fabricii*. Il est possible pour la première fois de décrire les directions de formation de la chondrification et de la minéralisation au niveau des nageoires paires d'un chondrichthyen. De plus, ces patrons permettent de comparer le développement des nageoires pelviennes entre les mâles et les femelles.

Ces différentes observations ont finalement permis de révéler la présence de stades critiques au niveau du développement de *C. fabricii*. Certaines périodes de développement présentent un plus grand nombre d'éléments qui se chondrifient ou se minéralisent en peu de temps, permettant l'identification de moments-clés lors du développement de la colonne

vertébrale et des nageoires paires. Certains éléments inconnus auparavant ont aussi été identifiés, comme le cartilage terminal situé au niveau des nageoires pectorales et pelviennes, les radiaux post-axiaux des nageoires pectorales ainsi que le cartilage d'attache des ptérygopodes chez les individus mâles.

La régionalisation de la colonne vertébrale

L'étude des patrons de développement de la colonne vertébrale, la description anatomique des différentes morphologies de vertèbres ainsi que l'analyse de groupement des caractéristiques anatomiques des vertèbres de l'aiguillat noir a permis de mettre en évidence une régionalisation incluant cinq régions vertébrales distinctes (i.e., cervicale, thoracique, lombaire, précaudale et caudale). La colonne vertébrale des vertébrés peut être partitionnée en domaines qui présentent des identités différentes⁸⁵. Ces domaines peuvent se comparer à des modules morphologiques⁸⁵. La modularité pourrait avoir été le processus ayant permis la disparité de la colonne vertébrale en permettant de modifier une composante, ou une région de la colonne, sans affecter les autres parties⁸⁶.

La différenciation du squelette axial en régions distinctes a longtemps été considérée comme un caractère propre aux tétrapodes⁵⁸. Récemment, cette régionalisation a été identifiée chez plusieurs groupes de vertébrés^{85,87,88,89,90,93}. La présence d'éléments vertébraux fusionnés au niveau de la partie antérieure de la colonne vertébrale, le synarcual, correspond à une différenciation du squelette axial en une région antérieure distincte⁸⁸. Le synarcual, relativement simple, est présent chez les placodermes et les holocéphales, alors que chez les batoïdes, le synarcual est plus complexe⁸⁸. Une région cervicale a été identifiée chez les squatiniformes; cette région se différencie par la présence d'un hémicentrum à la base du crâne et des basiventrals à la base élargie⁸⁹. Outre l'hémicentrum, l'aiguillat noir ne présente aucune de ces structures, malgré le fait qu'il soit possible de différencier une région cervicale. Les vertèbres cervicales se reconnaissent par l'absence de processus transverses sur les basiventrals. Au contraire des vertèbres de la région thoracique, les côtes présentes sur ces vertèbres ne s'insèrent pas directement sur celles-ci, dû à l'absence

des processus transverses, mais plutôt entre deux basiventraux. Des côtes au niveau de la région cervicale ont déjà été identifiées chez des sarcoptérygiens fossiles, comme le tétrapode dévonien *Ichthyostega* qui présente quatre paires de côtes cervicales⁸. La présence de côtes dans la région cervicale a aussi été notée chez des dipneustes fossiles et actuels, dont le *Neoceratodus forsteri* chez qui il est possible d'identifier des côtes crâniales et des côtes pleurales⁵⁸. Une région cervicale est décrite chez les téléostéens ostariophysés, chez qui les premières vertèbres cervicales sont modifiées pour former l'appareil de Weber^{58,61,87,90,91}. Ainsi au sein de la diversité reconnue chez les gnathostomes, la région cervicale démontre une certaine autonomie morphologique.

Une région thoracique, caractérisée par la présence de côtes, est reconnue chez *C. fabricii*. Cette région assure entre autre la protection des organes vitaux⁹¹, et se retrouve chez une majorité d'ostéichthyens. Chez *Morone saxatilis*, une région abdominale est reconnue, caractérisée par la présence de côtes⁸⁷. Il en est de même pour *Auxis thazard*, qui présente des côtes au niveau des vertèbres de la région médiane de la colonne vertébrale⁹⁰. Cette région thoracique est aussi identifiée chez des organismes fossiles comme l'actinoptérygien carbonifère *Tarrasius*⁵⁷ et le tétrapode dévonien *Ichthyostega*⁸. Ainsi, la région thoracique est présente dès l'apparition des chondrichthyens⁸⁹ et semble avoir peu changé au fil de l'évolution des gnathostomes, celle-ci étant toujours caractérisée par la présence de côtes.

La région lombaire correspond à la limite de la région thoracique, et ne présente donc aucune côte. Cette région peut être reconnue chez *C. fabricii*, caractérisée par la présence de basiventraux en forme de demi-arc. Contrairement aux basiventraux des régions cervicales et thoraciques, ces basiventraux pointent légèrement de façon ventrale, sans toutefois former un arc complet, comme dans les régions précaudale et caudale. Dans le registre fossile, cette région lombaire a été décrite entre autre chez *Tarrasius*⁵⁷ et *Ichthyostega*⁸. Toutefois, Bird et Mabee⁶¹ mentionnent la présence de vertèbres de transition au niveau de la dernière vertèbre précaudale et de la première vertèbre caudale chez le poisson-zèbre *Danio rerio*. Selon ces auteurs⁶¹, ces vertèbres ne sont pas

considérées comme faisant partie d'une région propre à cette morphologie de transition. Des vertèbres de transition sont aussi mentionnées chez *Morones saxatilis*⁸⁷, sans toutefois être considérées comme des vertèbres lombaires. Occasionnellement, la présence d'une région médiane antérieure⁹⁰ ou précaudale postérieure⁹¹ est reconnue sans toutefois faire officiellement mention d'une région lombaire chez les ostéichthyens. Chez *C. fabricii*, ces vertèbres pourraient correspondre à des vertèbres de transition, surtout dû à la présence du demi-arc, qui semble présenter une morphologie intermédiaire entre un basiventral et un arc hémal. Une région lombaire est reconnue. Toutefois, l'analyse de groupement ainsi que la congruence de quatre centres de développement (chondrification des côtes et des intervertébraux, minéralisation des basidorsaux et des arcs hémaux) suggèrent l'existence d'une région lombaire distincte.

La transition entre des vertèbres monospondyles (présentes antérieurement dans les régions cervicale, thoracique et lombaire) et diplospondyle (présentes postérieurement dans les régions précaudale et caudale), associée avec une réduction de la taille des centra est connue chez les chondrichthyens⁶⁵. Cette transition entre la partie abdominale et caudale est aussi reconnue chez plusieurs ostéichthyens^{61,87,90,91}. Ainsi, une région sacrale est présente chez les tétrapodes⁸⁵ et chez l'actinoptérygien fossile *Tarrasius*⁵⁷. Cette région permet en fait à la ceinture pelvienne d'être rattachée à la colonne vertébrale. Cette connexion entre la ceinture pelvienne et la colonne vertébrale n'est pas connue chez tous les ostéichthyens⁶¹ et n'a pas non plus été observée chez *C. fabricii* pour qui la ceinture pelvienne n'est pas en contact avec la colonne vertébrale.

Une région précaudale est reconnue chez *C. fabricii* grâce à la forme des arcs hémaux, qui présentent une morphologie distincte des vertèbres lombaires et caudales. Cette région est différente de la région sacrale présente chez *Tarrasius* puisqu'elle ne présente aucune connexion entre la ceinture pelvienne et la colonne vertébrale⁵⁷. Cette région précaudale est caractérisée par la présence d'arcs hémaux, plus courts et rectilignes. Elle se différencie de la région sacrale des tétrapodes puisque la ceinture pelvienne de *C. fabricii* ne vient pas prendre attache au niveau des vertèbres de cette région. De plus,

aucune minéralisation n'a été observée au niveau des vertèbres précaudales de nos spécimens (bien qu'ils soient relativement jeunes), contrairement aux vertèbres de la région caudale. Cette région pourrait s'apparenter à la région caudale décrite chez les ostéichthyens, comme *Danio reiro*⁶¹ et *Auxis thazard*⁹⁰, qui présentent aussi des arcs hémaux de forme allongée qui sont par contre relativement plus longs et surmontés d'une épine.

La colonne vertébrale de *C. fabricii* se termine par la région caudale. Il en est de même chez certaines espèces fossiles dont *Tarrasius*, chez qui la colonne vertébrale se termine aussi par une région caudale, caractérisée par la présence d'arcs hémaux⁵⁷. Pour leur part, la colonne vertébrale des téléostéens est complétée par la région de l'urostyle^{61,87,90,91}. Dans le cas de *C. fabricii*, les arcs hémaux de la région caudale sont minéralisés, sans toutefois présenter une minéralisation complète. D'ailleurs, la minéralisation des arcs hémaux n'a été observée que dans cette région. Cela laisse présager que la nageoire caudale remplit des fonctions importantes, et ce tôt dans le développement, ce qui expliquerait sa minéralisation hâtive. Ce phénomène est aussi décrit chez certaines espèces d'ostéichthyens, comme *Moxostoma hubbsi*, chez qui la nageoire caudale est un des premiers éléments à s'ossifier⁹². De plus, comme c'est le cas du *Danio rerio*⁶¹, les vertèbres caudales sont les dernières à se développer.

À partir des traits morphologiques et des directions de formation, on reconnaît cinq régions au niveau de la colonne vertébrale de *C. fabricii*. Ces régions pouvant être considérées comme des unités anatomiques distinctes, il est possible d'émettre l'hypothèse qu'il existe cinq modules vertébraux distincts correspondant à ces cinq régions : (1) le module cervical, (2) le module thoracique, (3) le module lombaire, (4) le module précaudal et (5) le module caudal. Cela vient donc supporter le fait que la régionalisation n'est pas seulement propre aux tétrapodes, mais pourrait plutôt être une synapomorphie des gnathostomes⁵⁸, bien que quatre modules vertébraux soient identifiés chez *Ichthyostega*⁸. De la régionalisation a donc été observée chez des formes fossiles, comme *Tarrasius*⁵⁷ où cinq régions ont été identifiées. La régionalisation de la colonne vertébrale peut aussi

s'observer chez le poisson zèbre, qui présente quatre régions distinctes⁶¹, ainsi que chez certaines espèces de thon qui présentent quatre⁹¹, cinq⁹⁰, ou même six⁹³ régions le long de son axe vertébral. Aucune mention n'est faite quant à la régionalisation de taxons basaux comme les myxines et les lamproies. Une régionalisation a occasionnellement été suggérée chez les chondrichthyens en référence à la région cervicale modifiée^{88,89}. La régionalisation de la colonne vertébrale observée chez l'aiguillat noir pourrait donc représenter l'état caractérisant la colonne vertébrale des chondrichthyens, qui pourrait, par le fait même, représenter l'état plésiomorphe des gnathostomes. Dans ce sens, l'absence de régionalisation chez les myxines⁷¹, les lamproies⁷² et autres agnathes⁷⁰ représenteraient la condition plésiomorphe des vertébrés.

Les patrons de développement du squelette axial : la colonne vertébrale

La chondrification

La colonne vertébrale se définit comme étant une série d'éléments individuels et répétés, les vertèbres⁶⁹. Elle remplit un rôle important en ce qui concerne le support et la locomotion lors de l'évolution des gnathostomes⁷⁰. La présence d'une colonne vertébrale est une synapomorphie définissant les vertébrés^{69,70} alors que la présence d'arc hémaux et neuraux minéralisés et de corps vertébraux soit plus associée aux gnathostomes⁷⁰. Une régionalisation de la colonne vertébrale est considérée comme une synapomorphie des gnathostomes⁵⁸.

Chez les chordés, la notochorde sert de structure principale permettant le support axial, chez les embryons et occasionnellement chez les formes adultes⁷⁰. Cette condition est observée chez les cyclostomes et chez les actinoptérygiens basaux⁷⁰. La colonne vertébrale est constituée d'unités répétées, les vertèbres, constituées d'un centrum, un arc neural et un basiventral ou un arc hémal⁶¹. L'apparition de la colonne vertébrale caractérise les vertébrés. Celle-ci devient alors la structure principale permettant le support de l'axe du

corps chez les adultes, alors que la notochorde remplit toujours ce rôle chez les embryons⁷⁰. Chez les myxines, quelques structures cartilagineuses ressemblant à des arcs hémaux sont présentes au niveau de la région caudale⁷¹. Chez les lamproies, les arcualias, de petits éléments cartilagineux, sont localisés dorsalement le long de la notochorde⁷².

Les chondrichthyens sont les organismes les plus anciens toujours vivants à présenter une colonne vertébrale complète. Les vertèbres sont formées de trois parties, soit une partie dorsale comprenant le basidorsal et l'interdorsal (1), une partie centrale, le centrum (2) et une partie ventrale pouvant correspondre à un basiventral ou un arc hémal ainsi qu'un interventral et des côtes (3). Il s'agit ainsi d'une colonne vertébrale plus dérivée que celle présente chez les cyclostomes.

Plusieurs études faites sur des ostéichthyens mentionnent l'apparition des arcs neuraux comme étant les premiers éléments de la colonne vertébrale à se chondrifier^{73,74,75,76}. Chez *Centrosyllium*, les basidorsaux, qui forment une partie des arcs neuraux chez les chondrichthyens, sont déjà presque tous chondrifiés chez les plus petits individus, comparativement aux autres éléments de la colonne vertébrale qui terminent leur développement chez les individus de plus grande taille. Leur développement étant plus avancé au niveau de la région cervicale, le patron de chondrification des arcs neuraux (basidorsaux et interdorsaux) se fait dans une direction antéro-postérieure à partir d'un centre de formation associé avec la vertèbre 1, sauf en ce qui concerne les basidorsaux pour lesquels il existe un deuxième centre de développement au niveau de la vertèbre 63. Cette direction de formation est observée au niveau des arcualia des lamproies⁷⁷ et des arcs neuraux de nombreuses espèces d'ostéichthyens^{73,75,76,78,79}. Plus d'un centre de formation au niveau des arcs neuraux a déjà été observé chez d'autres espèces d'ostéichthyens, dont *Diplodus sargus*⁷⁵, *Dentex dentex*⁷⁶ et *Pagellus erythrinus*⁷⁸. Le développement des arcs neuraux chez les chondrichthyens semblent donc respecter le même patron que chez des taxons plus et moins dérivés.

Les centra du *Centrosyllium* sont tous chondrifiés chez les plus petits individus de 4 cm. Tout comme les arcs neuraux, ils semblent plus développés au niveau de la région

cervicale. Les centra suivent potentiellement une même direction antéro-postérieure de formation que les arcs neuraux et se forme à partir d'un seul centre au niveau de la première vertèbre; un patron similaire est connu chez certains ostéichthyens⁷⁶. Cette direction de formation antéro-postérieure des centra observée chez *C. fabricii* semble aussi être partagée chez quelques ostéichthyens^{75,76,79,80}.

Le développement des arcs hémaux est déjà commencé chez les aiguillats noirs de 4 cm, mais non complété. L'initiation des arcs hémaux se fait à partir d'un seul centre de formation, au niveau de la vertèbre 45; les derniers arcs hémaux se forment entre 4 et 5 cm LT. Cette formation plus tardive et la direction de formation antéro-postérieure caractérisent aussi plusieurs téléostéens^{74,75,76}.

Les lamproies et les myxines possèdent un seul type d'arcs (soit neuraux, soit hémaux). Fleming *et al* (2015) ont suggéré que la présence simultanée d'arcs neuraux et hémaux pourrait représenter l'état plésiomorphe qui aurait été présent chez des agnathes fossiles⁶⁹; cette condition n'a pas encore été retrouvée dans le registre fossile. Toutefois l'anaspide fossile, *Euphanerops*, possèdent des éléments vertébraux minéralisés ainsi que des arcs dorsaux et ventraux⁸¹. Les conditions des myxines et des lamproies correspondraient à des pertes soit dorsales, soit ventrales durant l'évolution par rapport à la condition ancestrale⁶⁹. Ainsi, les chondrichthyens présenteraient une condition ressemblant à celle rencontrée chez des agnathes fossiles en ce qui concerne les arcs vertébraux.

La partie ventrale de la vertèbre est formée d'un arc hémal à partir de la vertèbre 45, mais présente un basiventral et des côtes pour les vertèbres 1 à 44. Les dix premières côtes sont déjà chondrifiées chez les individus de 4 cm, mais leur développement, plutôt lent se fait de façon antéro-postérieure et se termine plus tardivement chez les individus mesurant 11 cm. Ce sens de développement est le même que chez certains ostéichthyens, par exemple chez les Percidae alors que les côtes pleurales suivent une direction antéro-postérieure de formation⁸⁰.

Les intervertébraux sont les dernières structures de la colonne vertébrale à se développer chez l'aiguillat noir. Celles-ci suivent une double direction de formation, au niveau des vertèbres 45 et 63. Leur développement se fait suivant le sens contraire de formation des autres structures vertébrales. En effet, celui-ci se fait de façon postéro-antérieure. Ce sens de formation est observé chez des téléostéens, que ce soit au niveau des basidorsaux⁸⁰ ou des parapophysés^{78,79}.

Les patrons de chondrification des différentes structures vertébrales de *C. fabricii* se rapprochent fortement de ceux des ostéichthyens. Par contre, certains éléments du squelette axial sont absents chez l'aiguillat noir, par exemple les épines neurales et hémales ainsi que les zygapophysés retrouvés chez la majorité des poissons osseux^{82,90,92,93}.

La minéralisation

La minéralisation antéro-postérieure du squelette axial de *C. fabricii* débute à 12,1 cm au niveau des centra de la région cervicale. Cette direction de formation est la même que celle observée lors de l'ossification des centra chez la majorité des ostéichthyens^{74,75,80}. Par contre, en ce qui concerne l'aiguillat noir, la minéralisation aréolaire se fait à partir d'un seul centre de développement, au contraire des ostéichthyens, chez qui l'ossification peut parfois se produire à partir de deux centres⁷⁵.

Les premiers signes de minéralisation au niveau des centra peuvent être observés alors que la majorité des éléments cartilagineux est formée dans les autres systèmes squelettiques. Aussi, ce début de minéralisation précède la parturition, alors que les jeunes requins sont expulsés de la mère et que le sac vitellin est résorbé⁸³. Les premiers mouvements de nage à l'extérieur du corps de la femelle se font juste après la minéralisation des centra. Dean *et al.* (2009) mentionnent que l'apparition des premières tessères au niveau de la mâchoire chez *Urobatis halleri* se fait approximativement au même moment que la parturition⁴². Chez *Cephaloscyllium ventriosum*, la minéralisation est observée au niveau de la colonne vertébrale des individus de 15 cm, juste avant

l'éclosion⁴³. Ainsi, la minéralisation chez les chondrichthyens semble être synchronisée avec leur arrivée dans le milieu aquatique, comme mentionné chez certaines espèces.

La calcification aréolaire est observée au niveau des corps vertébraux des élasmobranches^{11,37,43}. Ces centra consistent en des couches concentriques de calcification aréolaire, du tissu densément calcifié au niveau du double-cône de la vertèbre⁸⁴. Au moment où les centra se minéralisent, la minéralisation tessérale est présente au niveau des arcs hémaux des individus de 13 cm. Cette minéralisation débute au niveau des vertèbres 71-75 et se fait suivant une double direction de formation, des vertèbres 71-75. Il s'agit d'un patron différent de ceux présentés par les ostéichthyens^{73,74,76}, où l'ossification des arcs hémaux se fait après l'ossification des arcs neuraux⁷³, et de façon antéro-postérieure à partir d'un⁷⁵ ou deux⁷⁶ centres de formation. La minéralisation rapide des centra et des arcs hémaux de la région caudale pourrait ainsi venir supporter le nouveau mode de vie des juvéniles. Un mode de nage actif requérant un squelette plus solide, il est suggéré que les minéralisations aréolaires et tessérales viendraient renforcer le squelette cartilagineux des jeunes aiguillats.

La minéralisation des arcs neuraux se fait beaucoup plus tardivement, chez les individus ayant atteint une taille de 20 cm. Il est alors possible d'observer de la minéralisation tessérale à la base des basidorsaux composant les arcs neuraux. Celle-ci débute au niveau des vertèbres 1 à 7 et se propage de façon antéro-postérieure. Cette direction de formation est observée chez une majorité d'ostéichthyens chez qui l'ossification se fait aussi de façon antéro-postérieure, majoritairement à partir d'un seul centre de formation^{73,74,75,76}. La différence majeure réside dans le fait que les arcs neuraux s'ossifient normalement avant les arcs hémaux⁷⁸, ce qui n'est pas le cas pour la minéralisation de l'aiguillat noir. Ce phénomène a aussi été mentionné pour *Centroscyllium ventriosum*, chez qui la minéralisation est d'abord visible au niveau des centra et des arcs neuraux⁴³.

Les patrons de développement des nageoires paires

La présence de nageoires pectorales est une nouveauté évolutive partagée par les ostéostracés (agnathes)⁹⁴ et les gnathostomes, alors que les nageoires pelviennes sont uniques aux gnathostomes. Afin de retracer l'évolution des nageoires paires, l'information concernant les nageoires paires des chondrichthyens est primordiale afin d'en comprendre leur condition basale et potentiellement l'évolution subséquente^{95,96}.

La ceinture et les nageoires pectorales

Les nageoires pectorales de *Centroscyllium fabricii* sont composées de trois plaques basales : le proptérygium, le mésoptérygium et le métaptérygium. Cette nature tribasale de la nageoire pectorale est retrouvée chez les actinoptérygiens basaux, alors que les sarcoptérygiens présentent des nageoires monobasales⁹⁷. Par contre, des nageoires pectorales à l'aspect tribasal ont été décrites chez *Psarolepis* et *Achoania*, deux sarcoptérygiens basaux⁹⁷. Les holocéphales (considérés comme des chondrichthyens basaux) sont reconnus comme partageant des nageoires pectorales dibasales⁴⁶ ; toutefois une étude récente a démontré la présence d'une condition tribasale en début d'ontogénie (C. Riley et R. Cloutier, comm. pers.). La condition tribasale représenterait en fait la condition primitive chez les ostéichthyens⁹⁷. En effet, les actinoptérygiens plus dérivés ont généralement perdu le métaptérygium, alors que les sarcoptérygiens ne présenteraient plus de proptérygium et de mésoptérygium⁹⁷.

Le développement des nageoires pectorales chez les téléostéens est caractérisé par la présence d'une plaque chondrogénique durant les premières phases de développement^{97,99,101}. Cette plaque est présente durant les premiers stades chez des actinoptérygiens basaux comme *Polyodon spathula* et *Acipenser transmontanus*⁹⁶ ainsi que chez des espèces plus dérivés comme *Sander lucioperca* et *Danio rerio*⁸⁰. Cette plaque se subdivise durant le développement des nageoires pour faire place aux radiaux⁹⁶. Dans le cas de l'aiguillat noir, aucune plaque primordiale n'a été observée lors du développement des nageoires paires. Au contraire, il arrive que certains radiaux se fusionnent au

mésoptérygium. Les radiaux vont se développer de façon indépendante, les radiaux proximaux étant les premiers à se former.

La chondrification des éléments du système pectoral se fait de façon proximo-distal chez *C. fabricii* et *Scyliorhinus canicula*⁹⁸. La ceinture pectorale se chondrifie et se minéralise en premier dans le système pectoral comme c'est le cas pour la majorité des ostéichthyens^{80,99,100,101}. Le proptérygium est la première structure basale à se chondrifier chez certains ostéichthyens comme *Diplodus puntazzo*¹⁰⁰ et *Sparus aurata*⁹⁹. Dans le cas de l'aiguillat noir, les trois structures basales sont déjà présentes chez les plus petits individus de 4 cm. Il est intéressant de mentionner que la première structure à se minéraliser est le métaptérygium, suivi du mésoptérygium. Aucune minéralisation n'est observée au niveau du proptérygium considérant la taille des spécimens étudiés. La minéralisation hâtive du métaptérygium pourrait supporter l'hypothèse selon laquelle cette structure est la plus primitive des trois⁹⁴, en plus du fait qu'il s'agit de la seule structure basale conservée chez les sarcoptérygiens dérivés⁹⁷. Il s'agit de la structure la plus large chez une espèce d'acanthodien (*Acanthodes*) comme chez certaines espèces de chondrichthyens⁹⁴. Par contre, chez les actinoptérygiens dérivés, cette structure a été perdue, ceux-ci ayant subi la perte de plusieurs éléments endosquelettiques^{96,97}.

La formation des radiaux s'effectue toujours en suivant un patron proximo-distal chez une majorité des ostéichthyens. En effet, les radiaux proximaux se développent avant les radiaux distaux^{80,99,100,101,102} comme c'est le cas pour l'aiguillat noir chez qui les radiaux proximaux se développent en premier, suivi des radiaux médians et des radiaux distaux. La formation des radiaux proximaux et distaux s'accompagnent par la suite du développement des lépidotriches, qui sont absents chez les chondrichthyens. Chez *C. fabricii*, les radiaux de la nageoire pectorale se forment bidirectionnellement à partir du centre de celle-ci. Ce patron de formation est différent de celui rencontré chez les ostéichthyens. En effet, chez la majorité des ostéichthyens, la division des radiaux se fait de façon antéro-postérieure, à partir d'un seul centre de formation situé dorsalement^{80,96,99,101,102,103}. Ce sens de formation s'apparente par contre à celui présenté par le cartilage terminal de *C. fabricii*, qui se

développe de façon antéro-postérieure. Aussi, *C. fabricii* possède beaucoup plus de radiaux que les téléostens^{96,101}, qui ne présentent généralement que quatre radiaux proximaux comparativement à une moyenne de neuf chez *C. fabricii*. Aucune minéralisation n'a pu être observée au niveau des radiaux de l'aiguillat noir, même en ce qui concerne la nageoire des deux plus gros spécimens étudiés (50 et 60 cm). Par contre, la ceinture pectorale se minéralise à partir du centre, au niveau de la barre coracoïde, et de chaque côté, au niveau de la scapula. Ott *et al.* (2012)⁸⁰ ont noté un patron similaire, au niveau du cleithrum chez *Sander lucioperca* qui est le premier à s'ossifier à partir d'un centre médian, se propageant dorsalement et ventralement.

La ceinture et les nageoires pelviennes

Les nageoires pelviennes de *C. fabricii* présentent une morphologie distincte des nageoires pectorales. Cette condition est observée chez une espèce d'acanthodien, *Acanthodes*⁹⁴, alors que les nageoires pectorales et pelviennes de sarcoptérygiens présentent des morphologies semblables⁹⁴. Alors que les nageoires pectorales de *C. fabricii* sont tribasales, les nageoires pelviennes sont dibasales. La condition tribasale serait plutôt observée au niveau des nageoires pelviennes des actinoptérygiens basaux, qui présentent un proptérygium, un mésoptérygium et un métaptérygium¹⁰⁴. Les téléostéens ont pour leur part perdu leur métaptérygium au cours de l'évolution, alors que les sarcoptérygiens ont conservé cet élément¹⁰⁴.

La chondrification des radiaux distaux chez *C. fabricii* se fait de façon antéro-postérieure. Cette direction de développement a déjà été observé chez des ostéichthyens (e.g., *Diplodus puntazzo*)¹⁰⁰ alors que l'épine, qui est située dans la partie antérieure de la nageoire, est la première à se développer, suivi du premier radial jusqu'au dernier situé postérieurement¹⁰⁰.

L'apparition de la minéralisation au niveau de la ceinture et des nageoires pelviennes chez *C. fabricii* se fait de façon proximo-distale, c'est-à-dire que les éléments de la ceinture pelvienne commencent à se minéraliser en premier. Le basiptérygium se

minéralise par la suite. Cette direction de minéralisation est probablement semblable à la direction de chondrification des éléments de la ceinture et des nageoires pelviennes, puisque les radiaux proximaux se chondrifient avant les radiaux distaux. L'ossification chez les ostéichthyens se fait suivant cette même direction. En effet, celle-ci a été observée chez plusieurs espèces, telles *Danio rerio*¹⁰⁵, *Epinephelus akaara*¹⁰⁶ et *Diplodus puntazzo*¹⁰⁰. Par contre, chez des espèces plus basales, comme les esturgeons, la chondrification des radiaux se fait en premier suivi du basiptérygium et des radiaux distaux¹⁰⁷. Aucun des radiaux des nageoires pelviennes ne s'ossifient, alors que de l'ossification peut être observée seulement au niveau des rayons chez les esturgeons¹⁰⁷. En ce qui concerne *C. fabricii*, la minéralisation des radiaux se fait seulement chez les mâles. Aucune minéralisation n'est observée sur les radiaux des femelles. Cette caractéristique est probablement en relation avec la présence du ptérygopode et correspond donc à un autre type de dimorphisme sexuel au niveau de la nageoire pelvienne de *C. fabricii*. Aucune étude ne mentionne la présence de radiaux minéralisés chez des individus mâles de chondrichthyens.

Dimorphisme sexuel chez *Centroscyllium fabricii*

Outre les différences liées à la présence du ptérygopode lui-même, *C. fabricii* présente un dimorphisme sexuel qui n'a jamais été décrit chez aucun autre éla-smobranche puisqu'il présente six radiaux proximaux minéralisés. La minéralisation observée n'était pas complète et était surtout concentrée au niveau de la longueur antérieure de chaque radial. Un dimorphisme sexuel autre que les modifications associées aux nageoires pelviennes est présent chez certaines espèces de chondrichthyens. À titre d'exemple, *Scyliorhinus canicula* présente des patrons différents entre les mâles et les femelles au niveau des denticules dermiques¹⁰⁸. Les femelles possèdent plus de denticules dermiques que les mâles¹⁰⁸.

Les ptérygopodes associés aux nageoires pelviennes des chondrichthyens permettent une fertilisation interne⁹⁴. La présence de ptérygopodes a aussi été observée chez certains placodermes^{8,109,110}, qui présentent un ptérygopode complètement ossifié.

Chez certaines espèces de placodermes, l'organe copulateur correspond à un basiptérygium allongé auquel se rattache une série d'éléments cartilagineux¹⁰⁹, comme dans le cas de *C. fabricii*. De plus, les ptérygopodes des placodermes ptyctodontides ont été décrits comme étant entièrement ossifiés¹⁰⁹. Chez les individus adultes de *C. fabricii*, il est possible d'observer des ptérygopodes entièrement minéralisés. Cette minéralisation de type tessérale se retrouve sur chacun des éléments composant le ptérygopode, à l'exception du cartilage T3 qui présente de la minéralisation aréolaire et même au niveau des deux aiguillons dorsaux. Aucune autre étude portant sur le développement des nageoires pelviennes et des ptérygopodes de chondrichthyens ne fait mention d'éléments minéralisés.

FIGURES

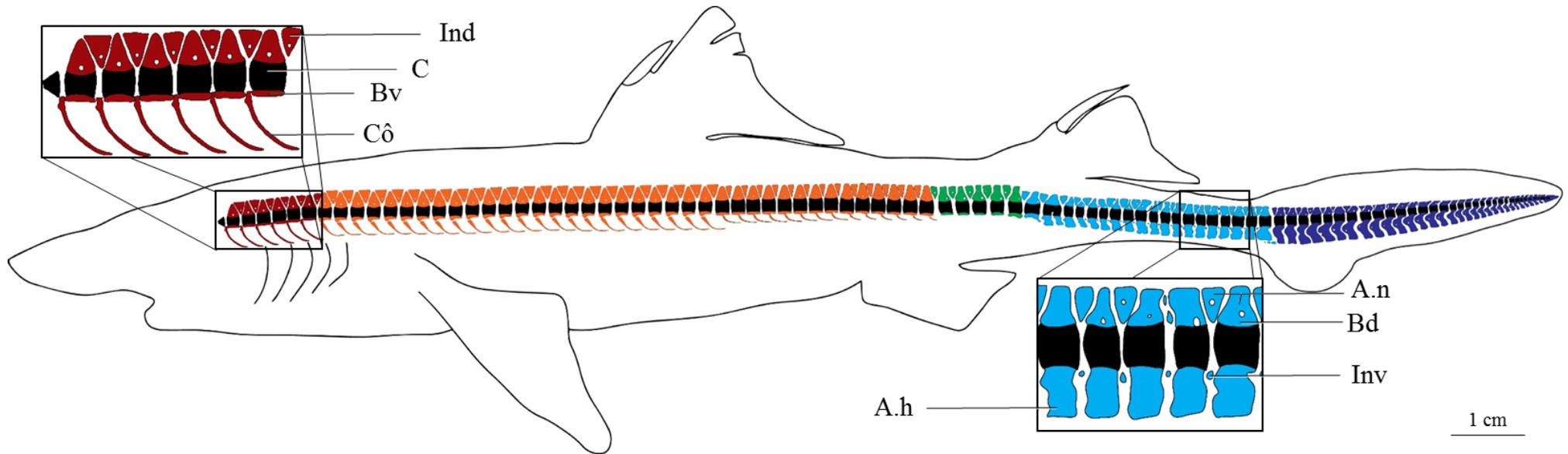


Fig. 1. Schéma de la colonne vertébrale de *Centroscyllium fabricii*. Chaque région est représentée par des couleurs différentes : cervicale (rouge), thoracique (orange), lombaire (vert), précaudale (bleu pâle) et caudale (bleu foncé). A.h, arc hémal; A.n, arc neural; Bd, basidorsal; Bv, basiventral; C, centrum; Côt, Côte; Ind, interdorsal; Inv, interval.

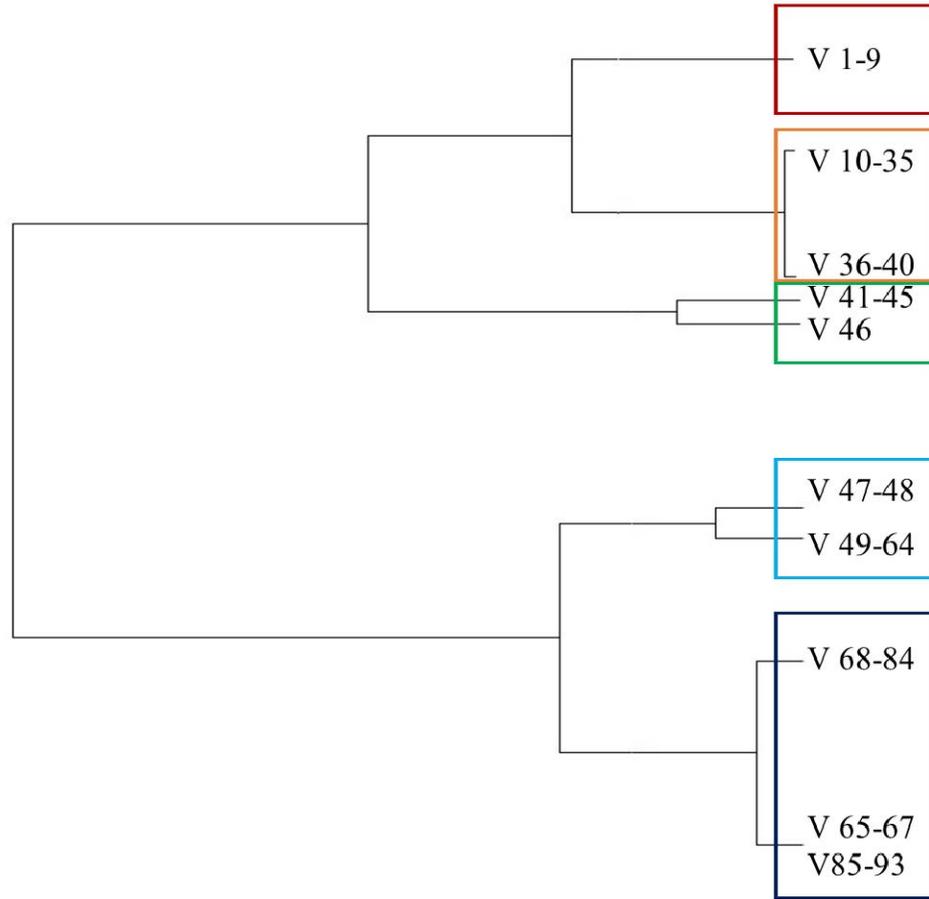


Fig. 2. Analyse de groupement sur les vertèbres (n = 93) de *Centroscyllium fabricii*. Le spécimen utilisé mesure 22,8 cm. Le coefficient de Dice et un lien centroïde ont été utilisés. Les encadrés identifient les groupes formés, correspondant aux différentes régions de la colonne vertébrale : cervicale (rouge), thoracique (orange), lombaire (vert), précaudale (bleu pâle) et caudale (bleu foncé). V, vertèbres.

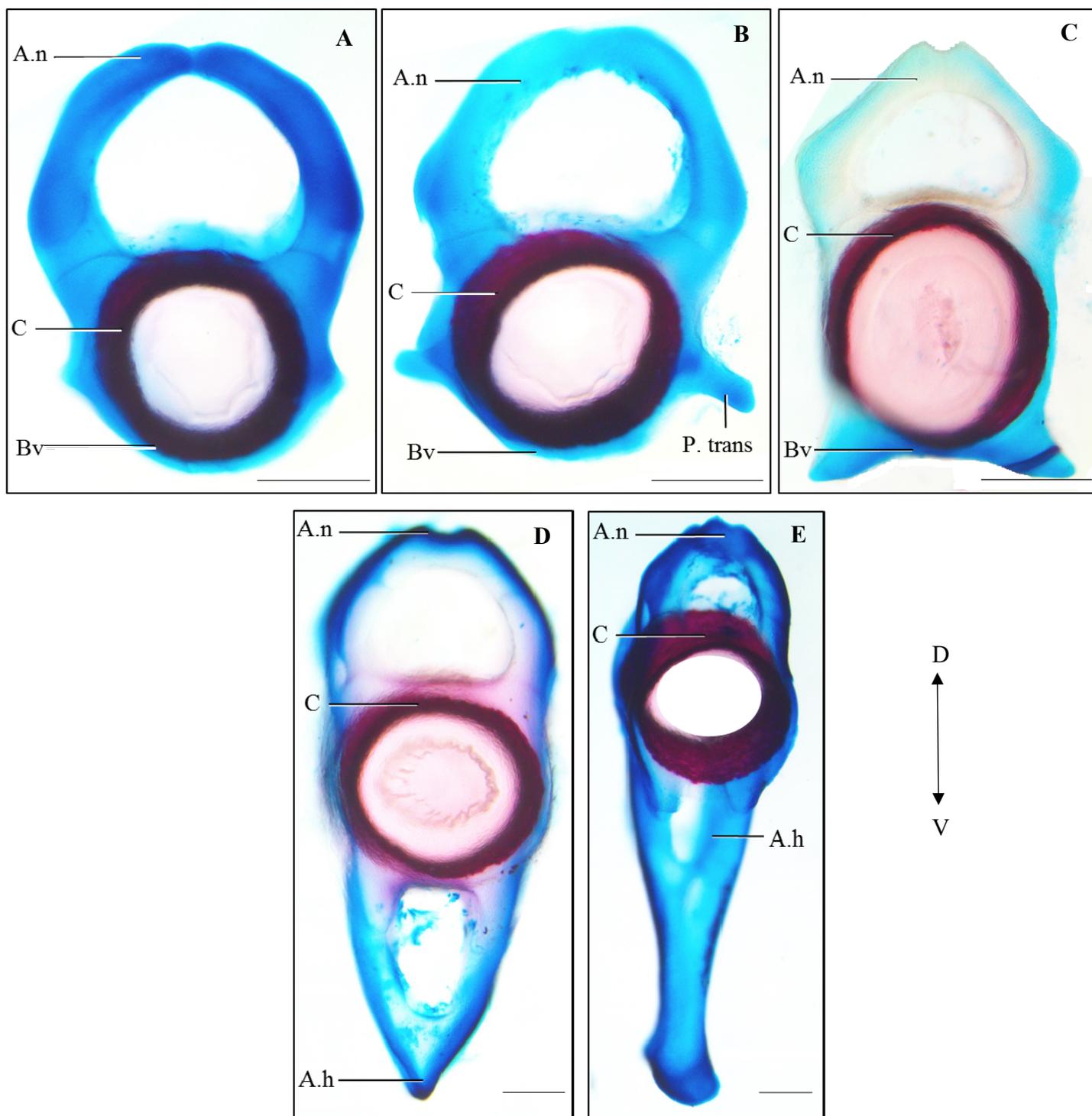


Fig. 3. Vue transversale des cinq types de vertèbres chez *Centroscyllium fabricii*. (A) Vertèbre cervicale, (B) vertèbre thoracique, (C) vertèbre lombaire, (D) vertèbre précaudale, (E) vertèbre caudale. A.h, arc hémal; A.n, arc neural; Bv, basiventral; C, centrum; P.trans, processus transverse. Les échelles représentent 1 mm.

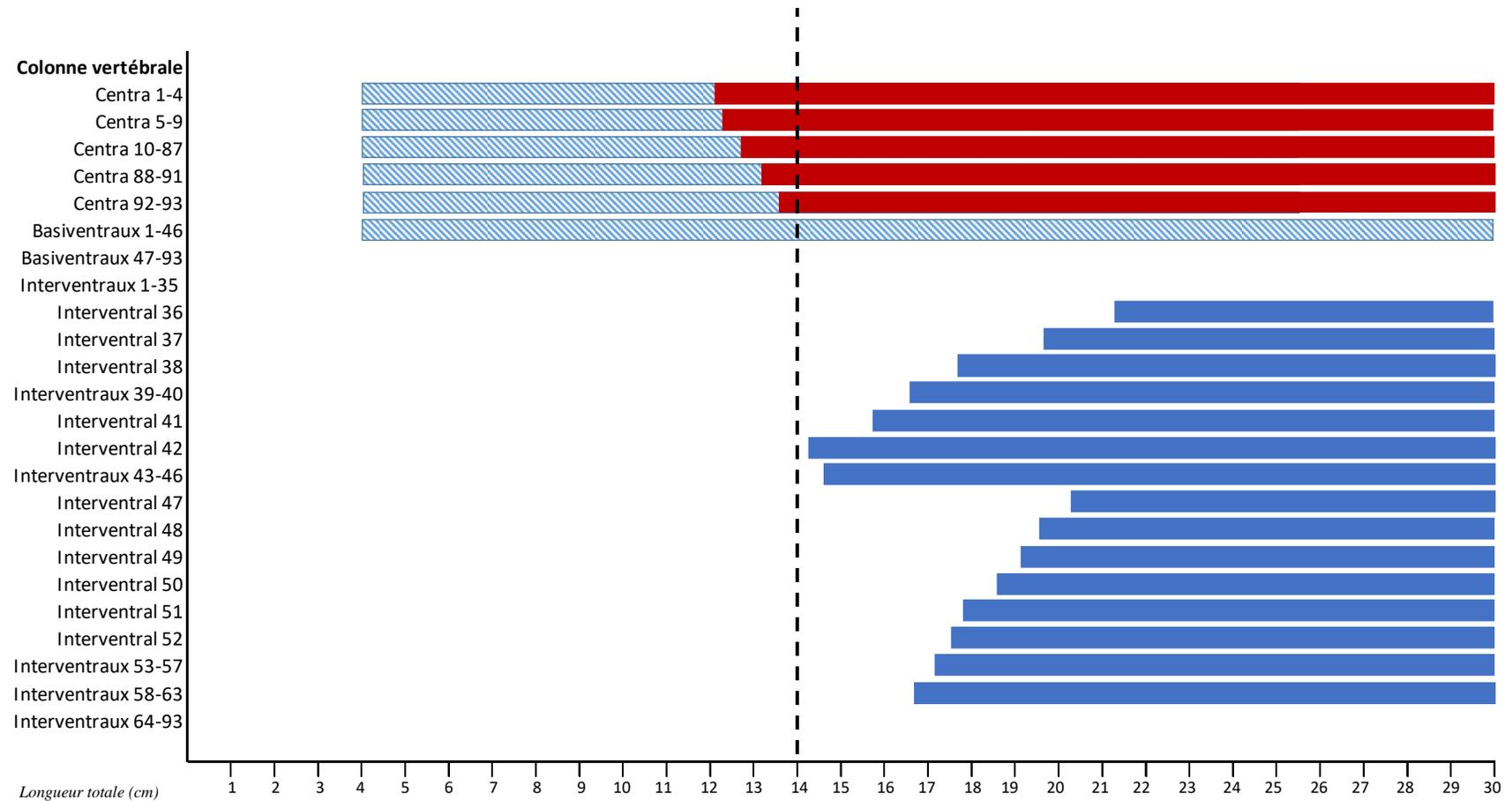


Fig. 4. Séquence de développement des éléments de la colonne vertébrale de *Centroscyllium fabricii*, en fonction de la LT_{50} et de la LT calculé à partir de 110 individus entre 4,0 et 28,2 cm. La chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des éléments composant la colonne vertébrale. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT_{50} . La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

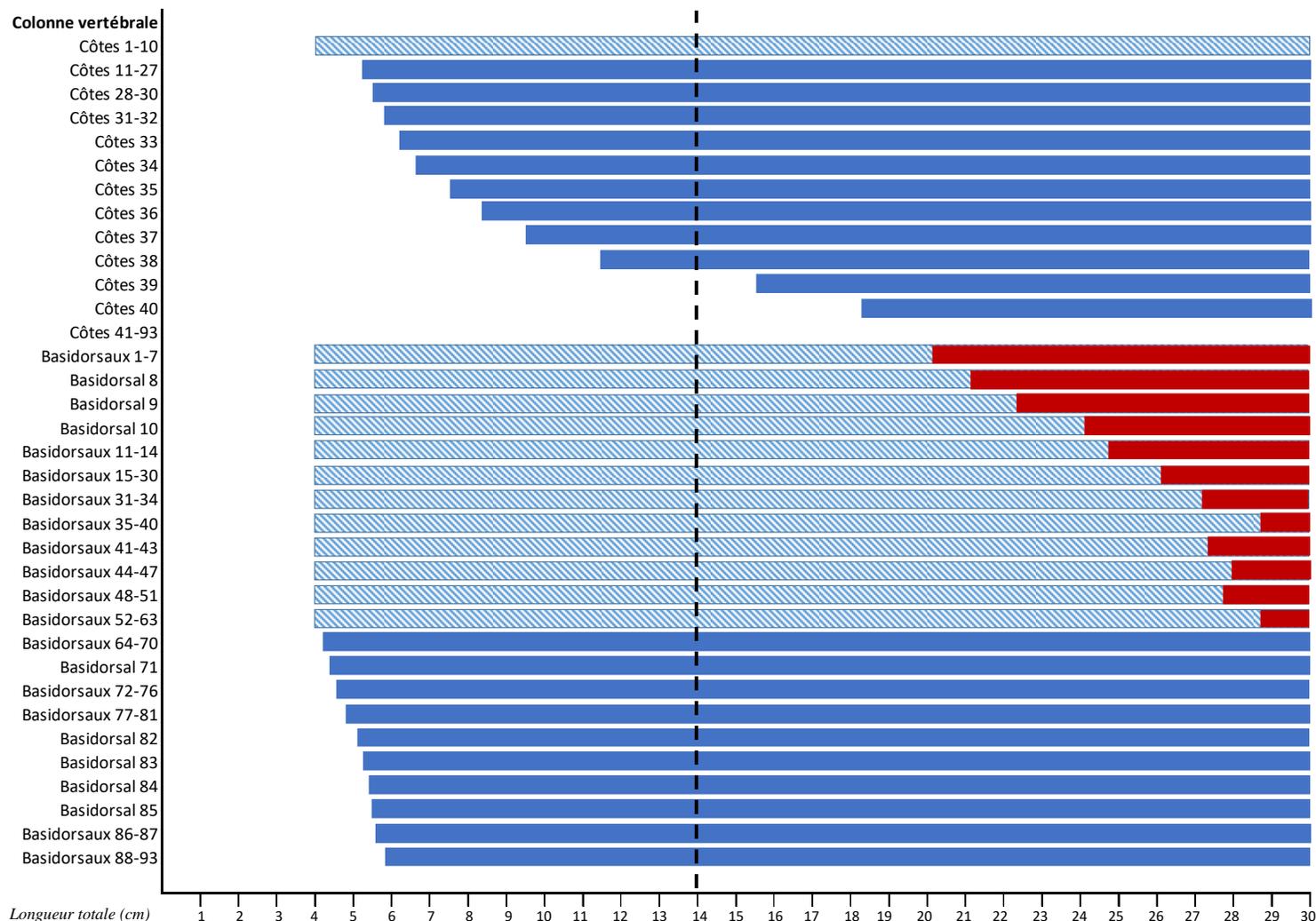


Fig. 4. (suite) Séquence de développement des éléments de la colonne vertébrale de *Centrosyllium fabricii*, en fonction de la LT_{50} et de la LT calculé à partir de 110 individus entre 4,0 et 28,2 cm. La chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des éléments composant la colonne vertébrale. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT_{50} . La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

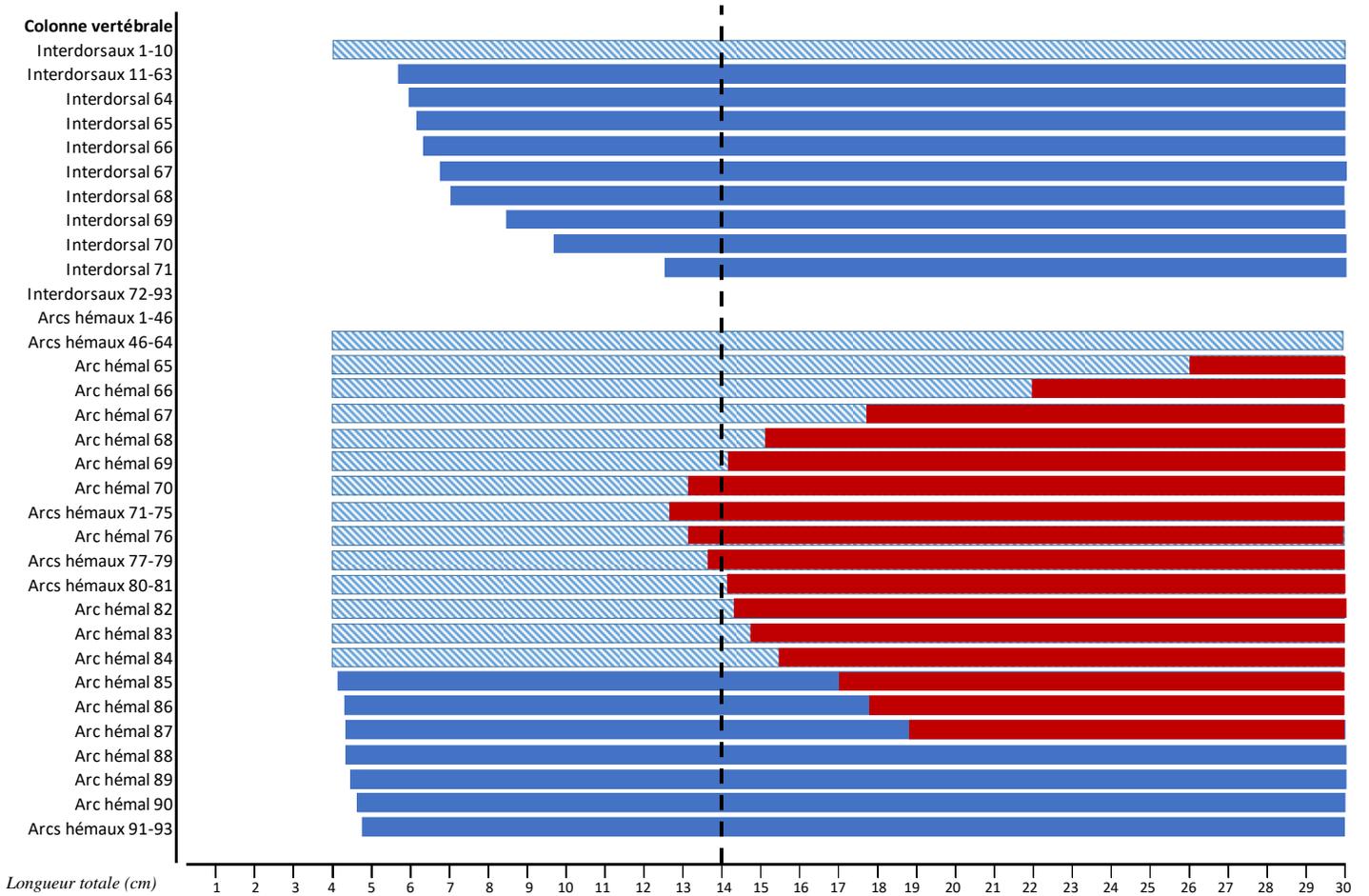


Fig. 4. (suite) Séquence de développement des éléments de la colonne vertébrale de *Centroscyllium fabricii*, en fonction de la LT_{50} et de la LT calculé à partir de 110 individus entre 4,0 et 28,2 cm. La chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des éléments composant la colonne vertébrale. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT_{50} . La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

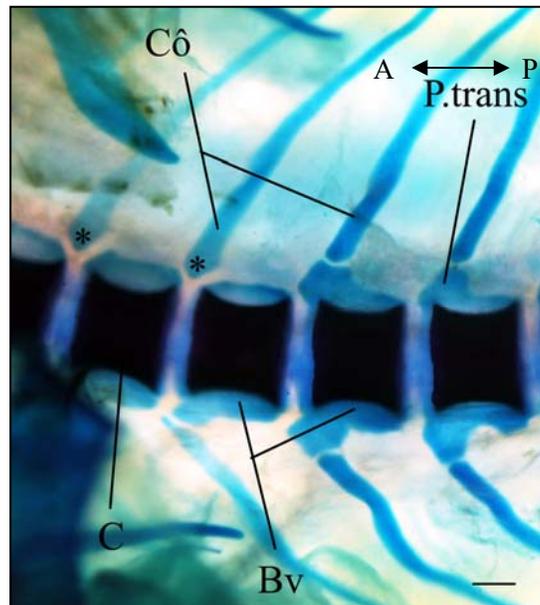


Fig. 5. Vue ventrale des vertèbres cervicales de *Centroscyllium fabricii*. Vertèbres 6 à 9 démontrant la différence au niveau de l'insertion des côtes (astérisque) et de la forme du basiventral chez une femelle juvénile de 14,4 cm. Bv, basiventral ; C, centrum ; CÔ, côte ; P.trans, processus transverse. L'échelle représente 0,5 mm.

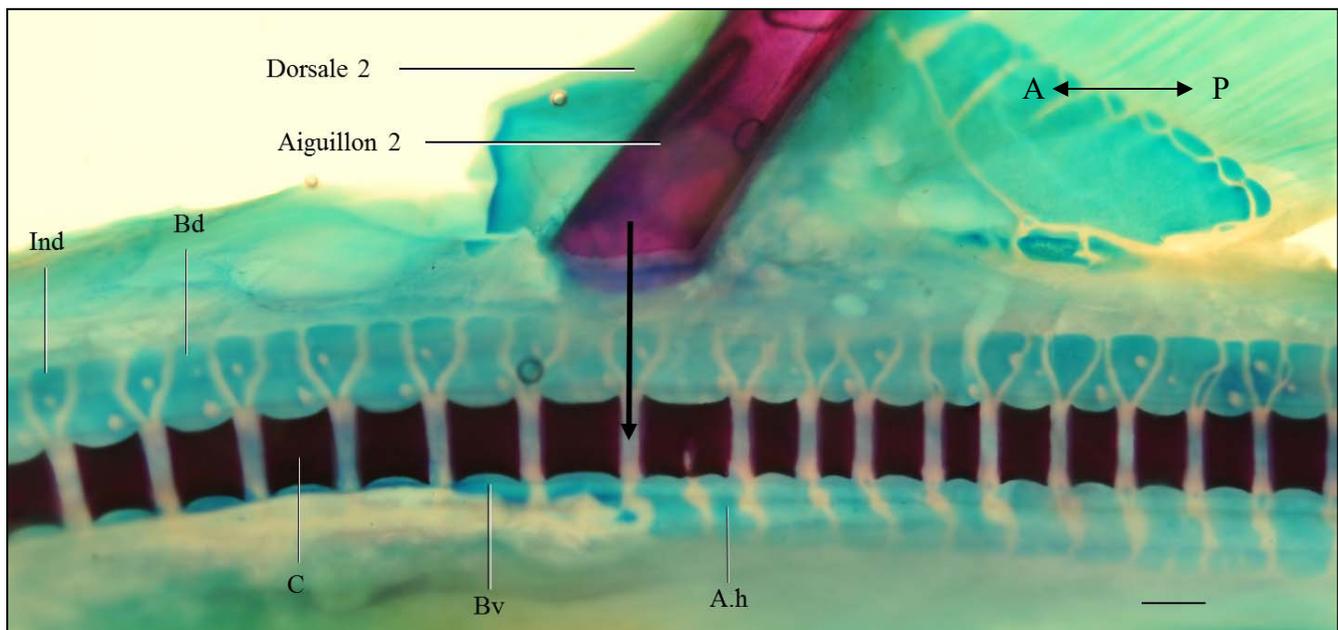


Fig. 6. Vue latérale des vertèbres à la transition entre monospondyle et diplospondyle (V46 et V47) chez *Centroscyllium fabricii*. Vertèbres au niveau de la deuxième nageoire dorsale chez une femelle juvénile de 14,4 cm. La flèche indique le début des vertèbres diplospondyles. A.h, arc hémal ; Bd, basidorsal ; Bv, basiventral ; C, centrum ; Ind, interdorsal. L'échelle représente 1 mm.

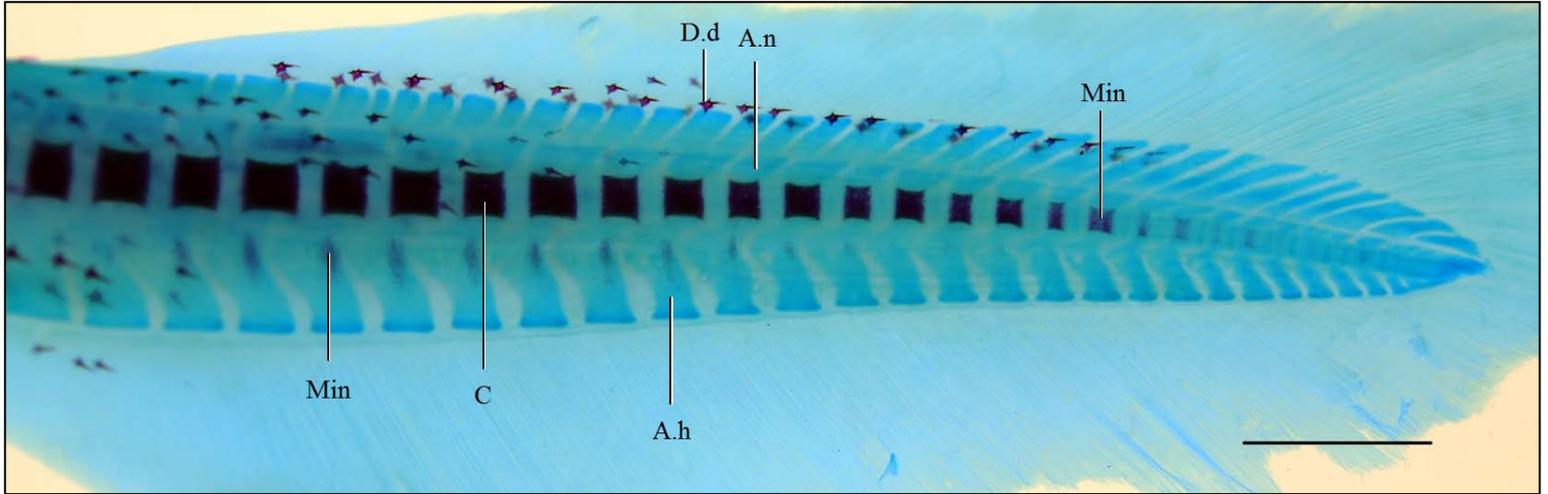


Fig. 7. Minéralisation de la nageoire caudale. Vue latérale de la nageoire caudale chez un juvénile de 13,3 cm dont les centra finissent de se minéraliser. La minéralisation est aréolaire sur les centra et tessérale sur les arcs hémaux. A.h, arc hémal; A.n, arc neural; C, centrum; D.d, denticule dermique ; Min, minéralisation. L'échelle représente 1 cm.

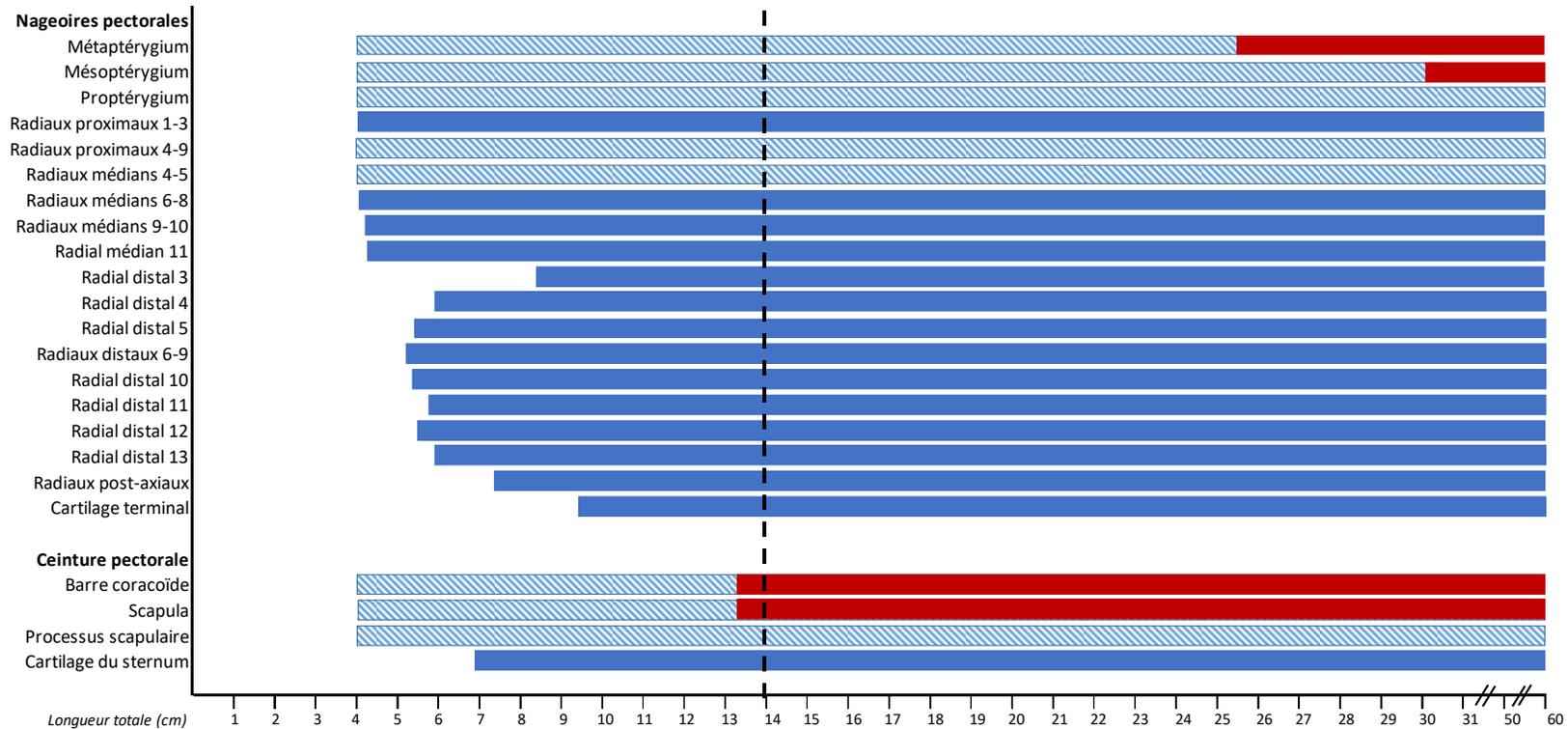


Fig. 8. Séquence de développement des éléments de la nageoire et de la ceinture pectorale de *Centroscyllium fabricii*, en fonction de la LT et de la LT₅₀ calculé à partir de 107 individus entre 4,0 et 60,0 cm. Les événements de développement incluent la chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des éléments composant la nageoire et la ceinture pectorale. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT₅₀. La ligne pointillée représente le moment où le sac vitellin est complètement résorbé. La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

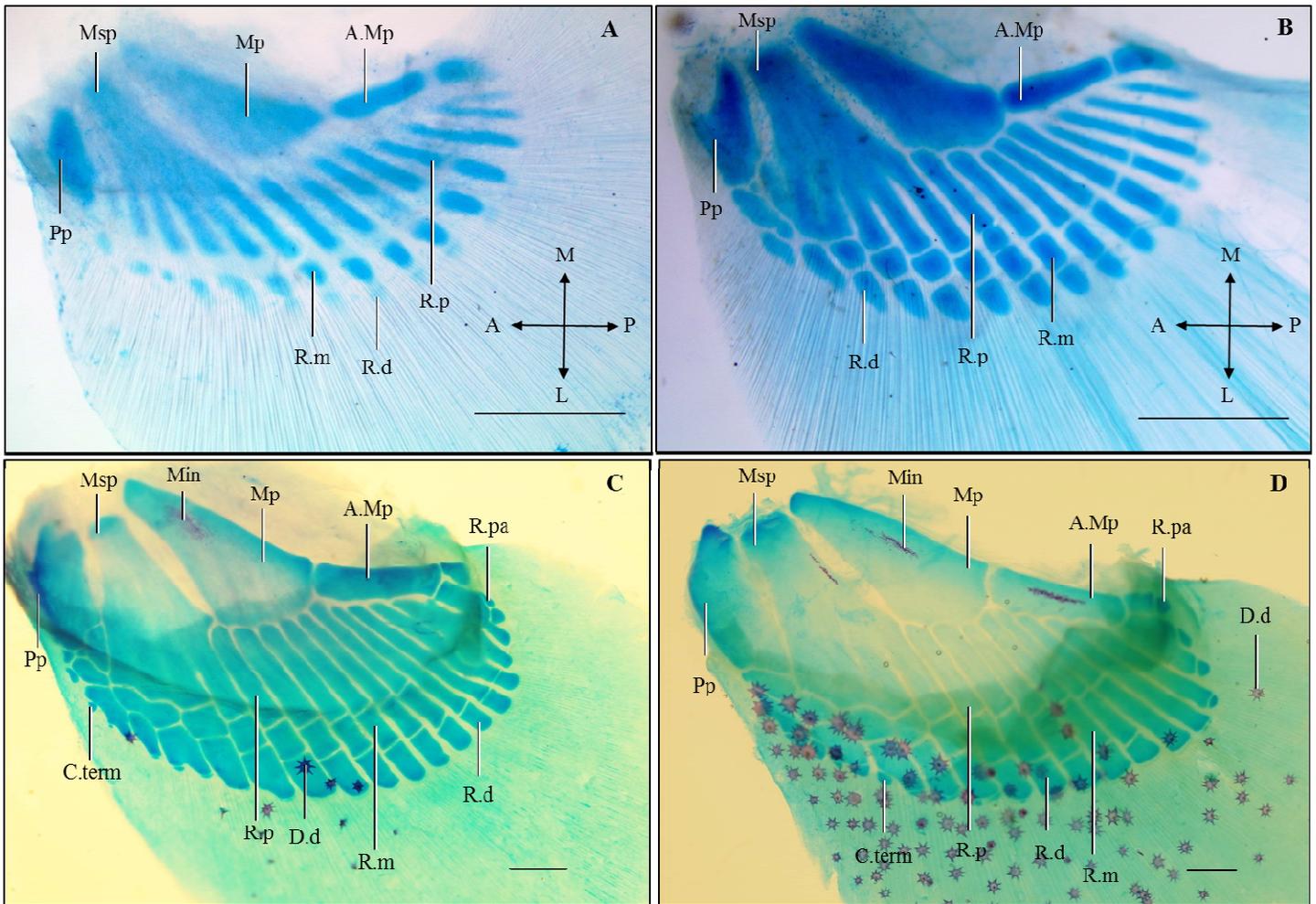


Fig. 9. Développement des rayons distaux de la nageoire pectorale et apparition de la minéralisation chez *Centroscyllium fabricii*. Vue ventrale de la nageoire droite pour (A) Embryon de 5,3 cm, (B) Embryon de 7,5 cm, (C) Juvénile de 19,9 cm, (D) Juvénile de 27 cm. A.Mp, axe métaptérygial; C.term, cartilage terminal; Min, minéralisation; Mp, métaptérygium; Msp, mésoptérygium; Pp, proptérygium; R.d, radial distal; R.m, radial médian; R.p, radial proximal; R.pa, radial postaxial. Les échelles représentent 1 mm.

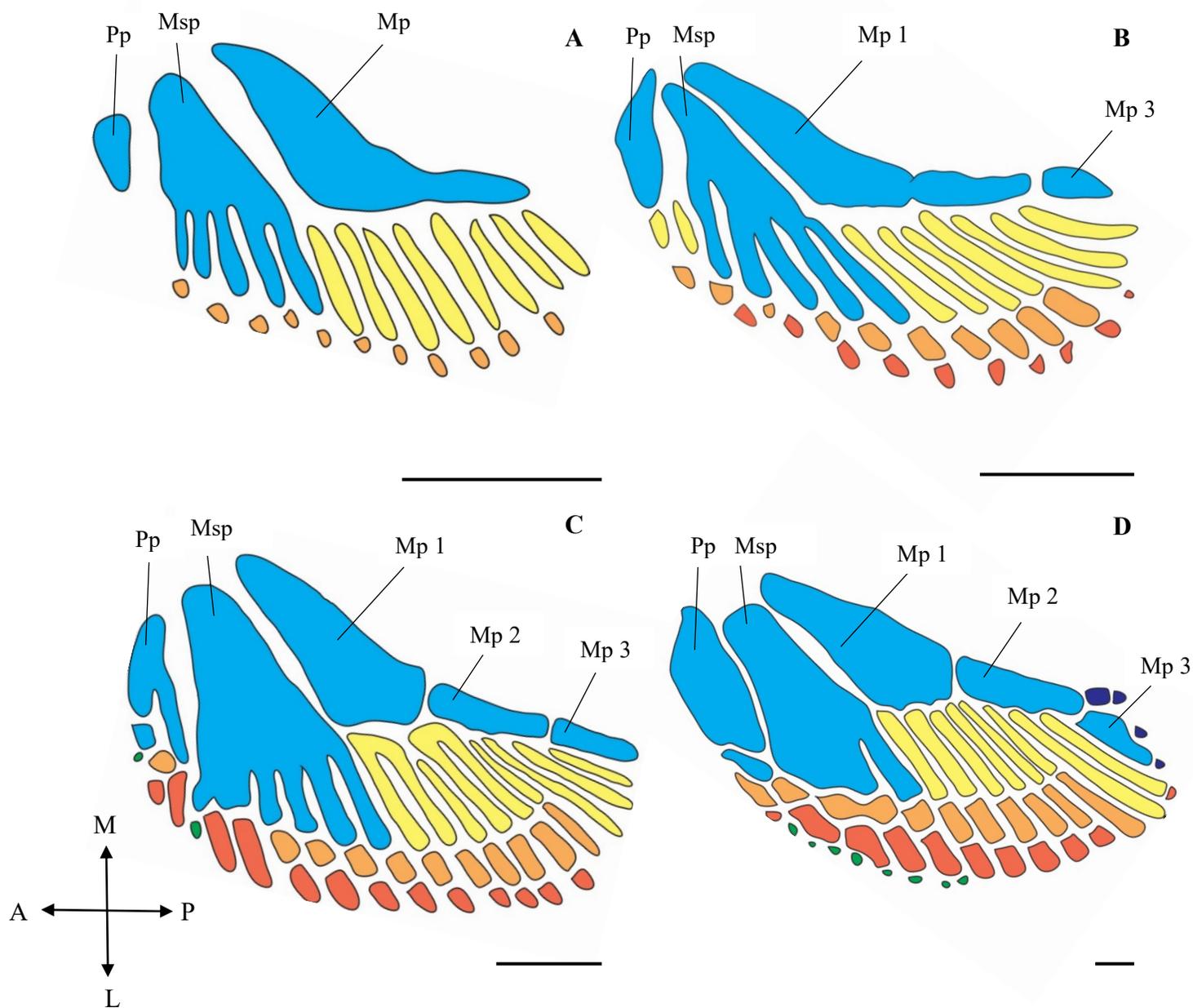


Fig. 10. Développement de la nageoire pectorale de *Centroscyllium fabricii*. Vue ventrale de la nageoire droite d'embryons de (A) 4,2 cm, (B) 5,1 cm, (C) 8,2 cm, (D) et d'un juvénile de 27 cm. Les éléments basaux sont colorés en bleu pâle, les rayons proximaux sont en jaune, les rayons médians sont en orange, les rayons distaux sont en orange foncé, les radiaux postaxiaux sont en bleu foncé et le cartilage terminal est en vert. Mp, métaptérygium; Msp, mésoptérygium; Msp 1; mésoptérygium 1, Msp 2, mésoptérygium 2; Msp 3, mésoptérygium 3; Pp, proptérygium Les échelles représentent 1 mm.

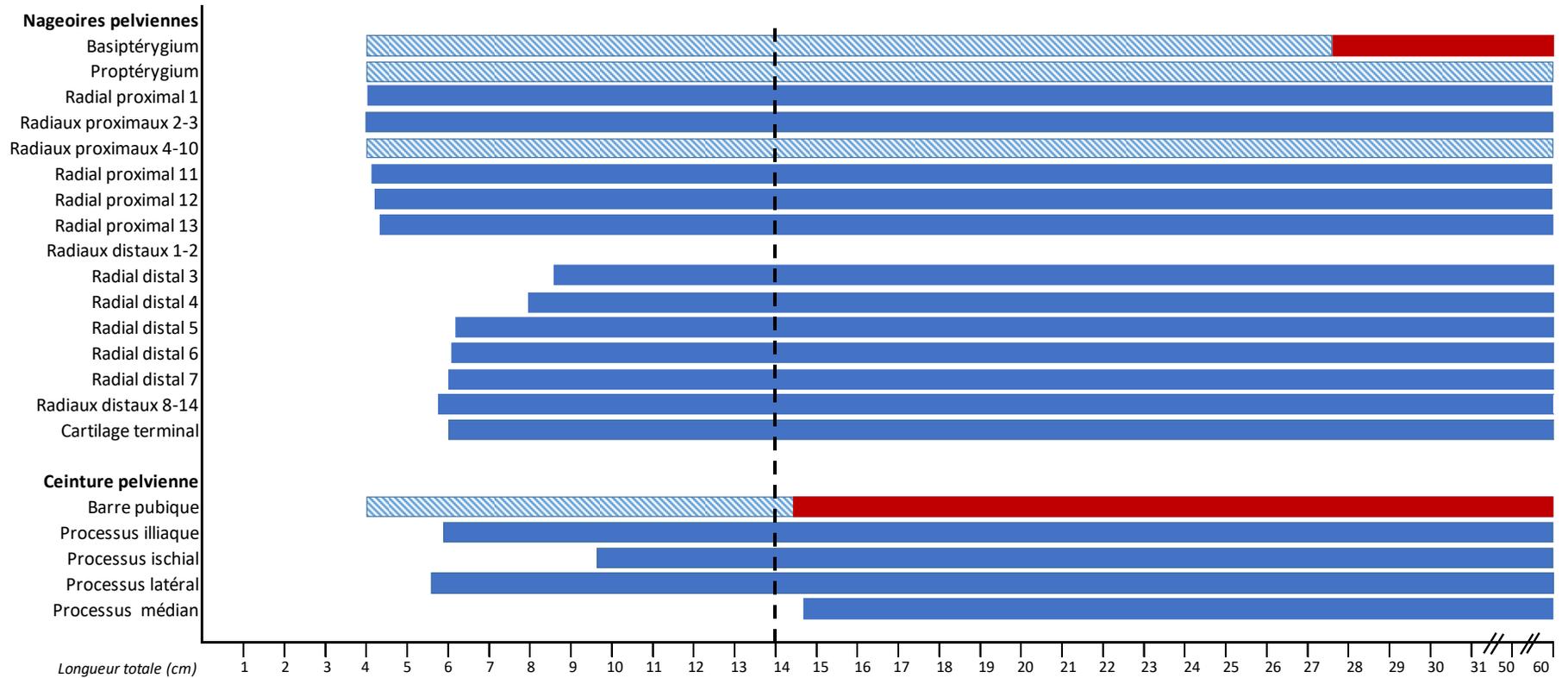


Fig. 11. Séquence de développement des éléments de la nageoire et de la ceinture pelvienne des femelles *Centroscyllium fabricii*, en fonction de la LT et de la LT₅₀ calculé à partir de 50 individus entre 4,0 et 60,0 cm. Les événements de développement incluent la chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des différents éléments composant la nageoire et la ceinture pelvienne. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT₅₀. La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

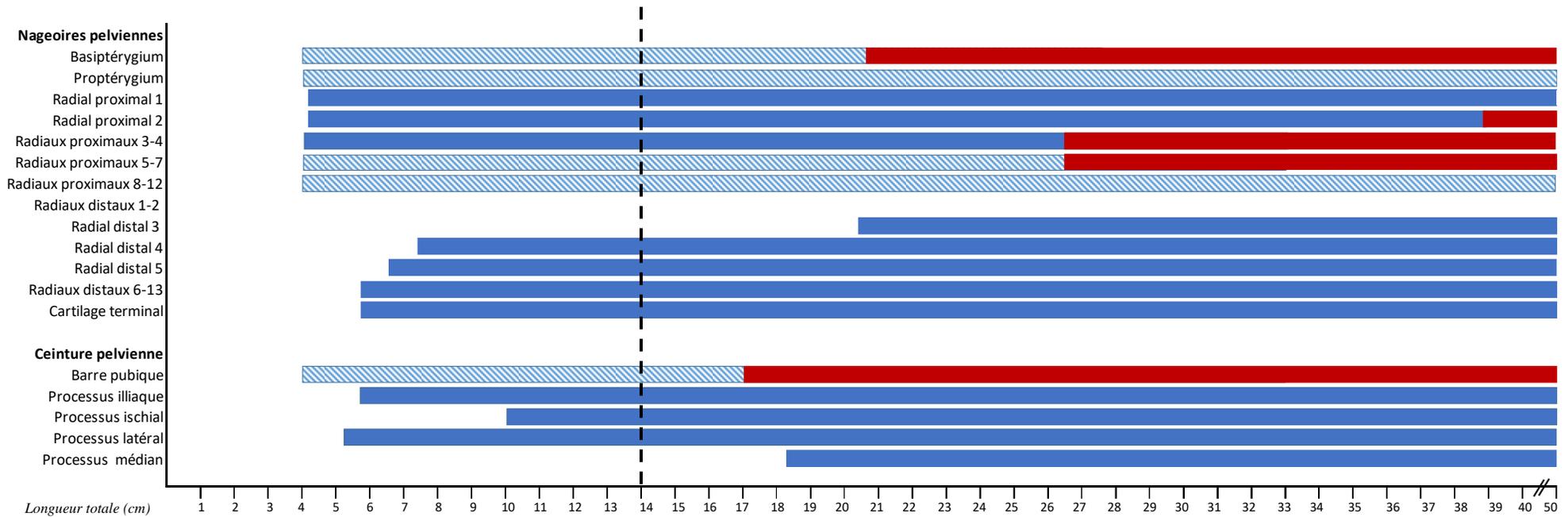


Fig. 12. Séquence de développement des éléments de la nageoire et de la ceinture pelvienne des mâles *Centroscyllium fabricii*, en fonction de la LT et de la LT₅₀ calculé à partir de 70 individus entre 4,0 et 50,0 cm. Les événements de développement incluent la chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des différents éléments composant la nageoire et la ceinture pelvienne. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT₅₀. La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

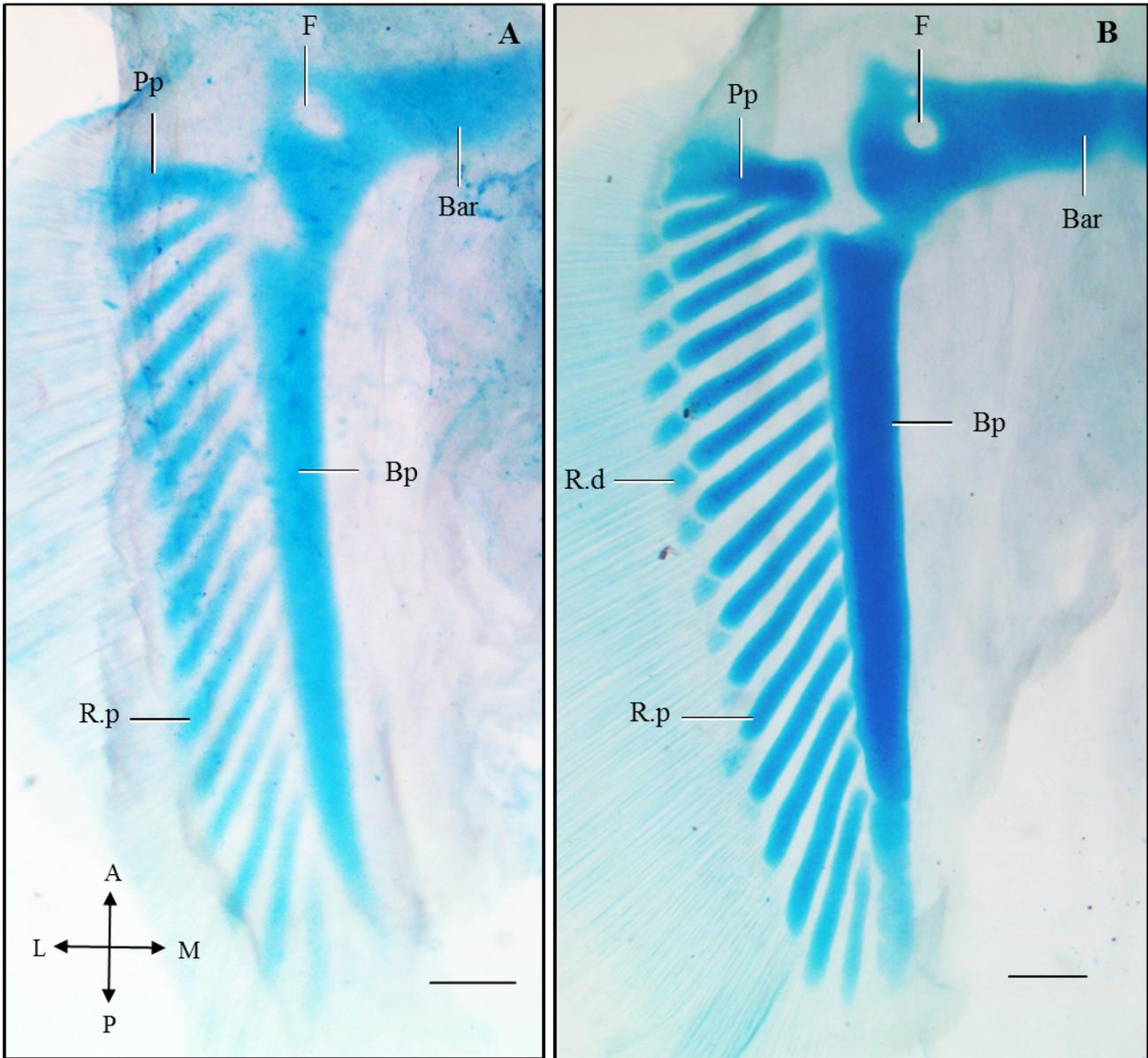


Fig. 13. Développement des rayons distaux de la nageoire pelvienne droite en vue ventrale de *Centrosyllium fabricii*. (A) Embryon de 5,3 cm, (B) Embryon de 7,2 cm. Bp, basiptérygium; Bar, barre pubique; F, foramen; Pp, proptérygium; R.p, rayon proximal; R.d, rayon distal. Les échelles représentent 1 mm.

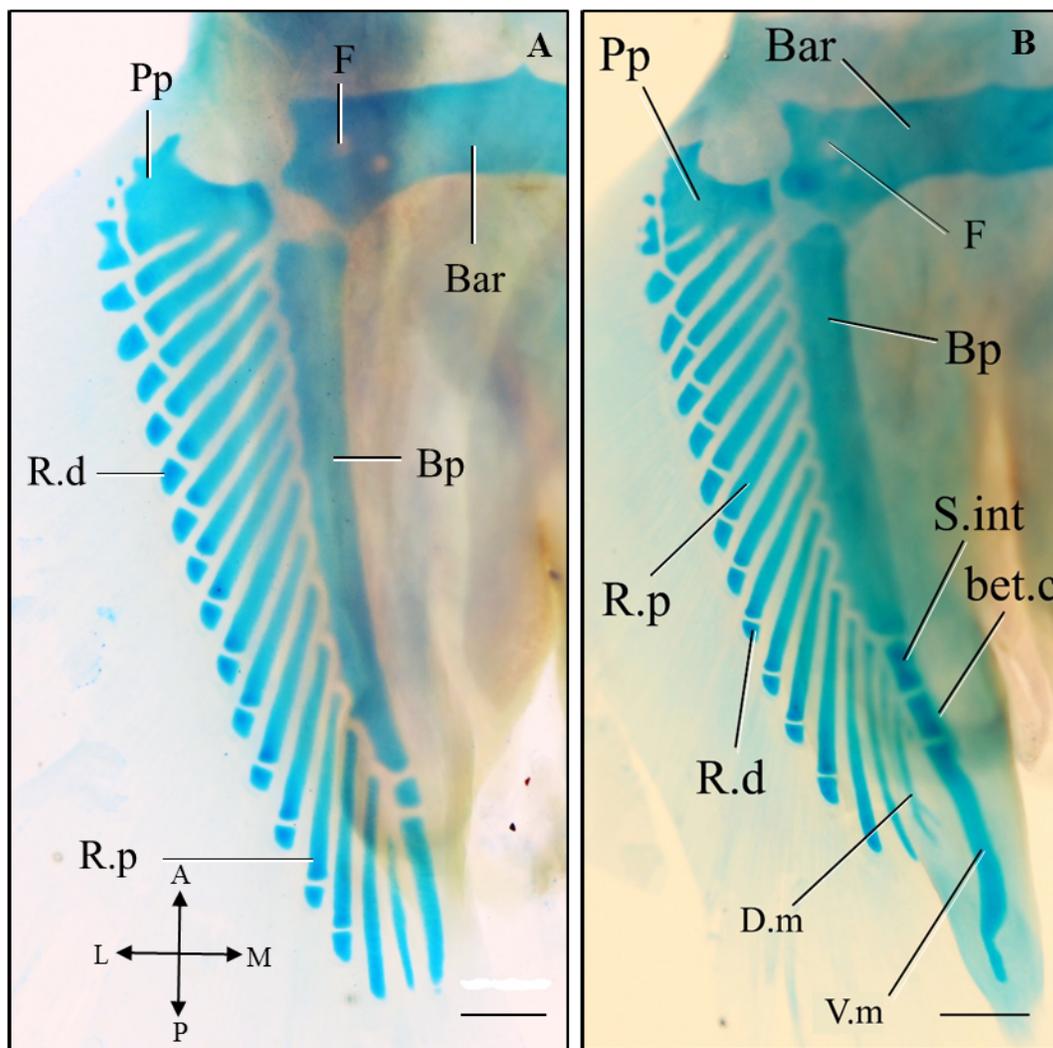


Fig. 14. Comparaison de la morphologie entre un mâle et une femelle de *Centroscyllium fabricii*. Nageoire droite en vue ventrale d'un (A) Juvénile femelle de 13 cm et d'un (B) Juvénile mâle de 13,3 cm. Bar, barre pubique; bet.c, cartilage beta ; Bp, basiptérygium; D.m, margine dorsale ; F, foramen; Pp, proptérygium; R.d, radial distal; R.p, radial proximal; S.inter, segments intermédiaires ; V.m, margine ventrale. Les échelles représentent 1 mm.

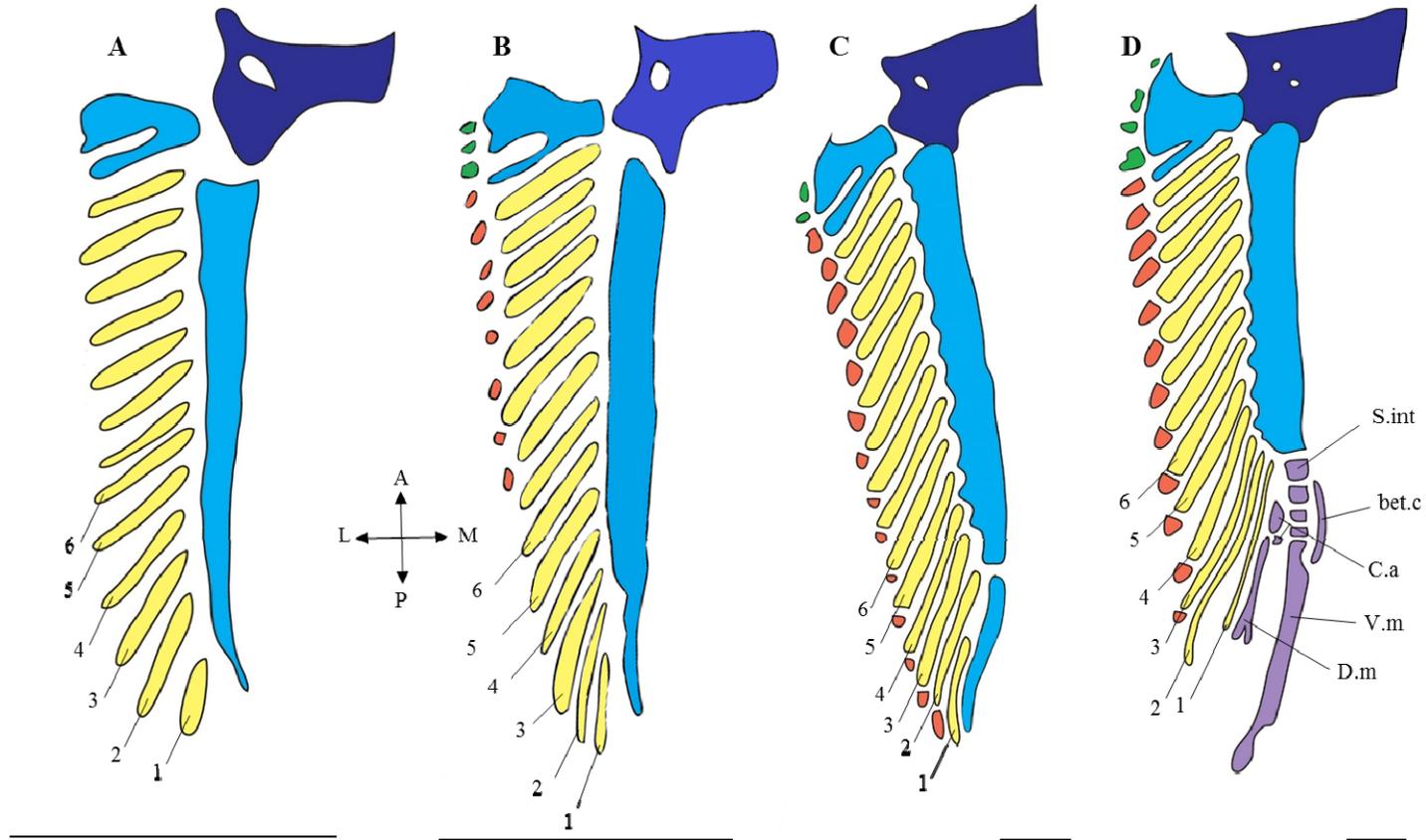


Fig. 15. Développement de la nageoire pelvienne chez *Centroscyllium fabricii*. Nageoire droite en vue ventrale de (A) Embryon de 5,1 cm, (B) Embryon mâle de 6,1 cm, (C) Juvénile femelle de 14,4 cm, (D) Juvénile mâle de 19,9 cm. Les éléments basaux sont en bleu pâle, la ceinture pelvienne est en bleu foncé, les radiaux proximaux sont en jaune, les radiaux distaux sont en orange, le cartilage terminal est en vert et les éléments associés au ptérygopode chez le mâle sont en mauve. Les chiffres indiquent le numéro des radiaux. Bet.c, cartilage bêta ; C.a, cartilage d'attache D.m, marge dorsale ; S.int, segment intermédiaire ; V.m, marge ventrale. Les échelles représentent 1 mm.

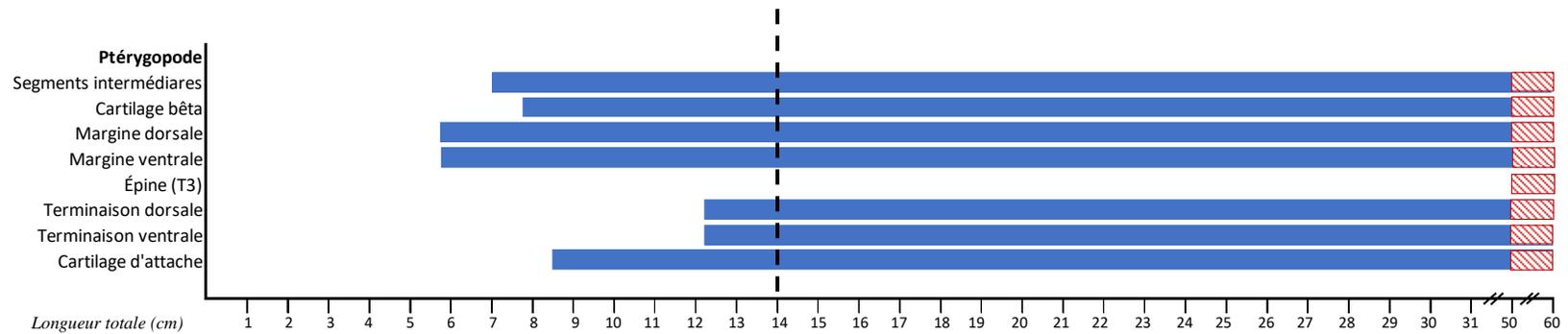


Fig. 16. Séquence de développement des éléments du ptérygopode de *Centroscyllium fabricii*, en fonction de la LT et de la LT₅₀ déterminés à partir de 57 individus mâles entre 5,1 et 50,0 cm. Les événements de développement incluent la chondrification (barres bleues) et la minéralisation (barres rouges) des différents éléments composant le ptérygopode chez les individus mâles. Les barres hachurées représentent les valeurs de la LT alors que les barres pleines sont les valeurs calculées de la LT₅₀. La barre pointillée représente la longueur où les embryons ont perdu leur sac vitellin et sont devenus des juvéniles.

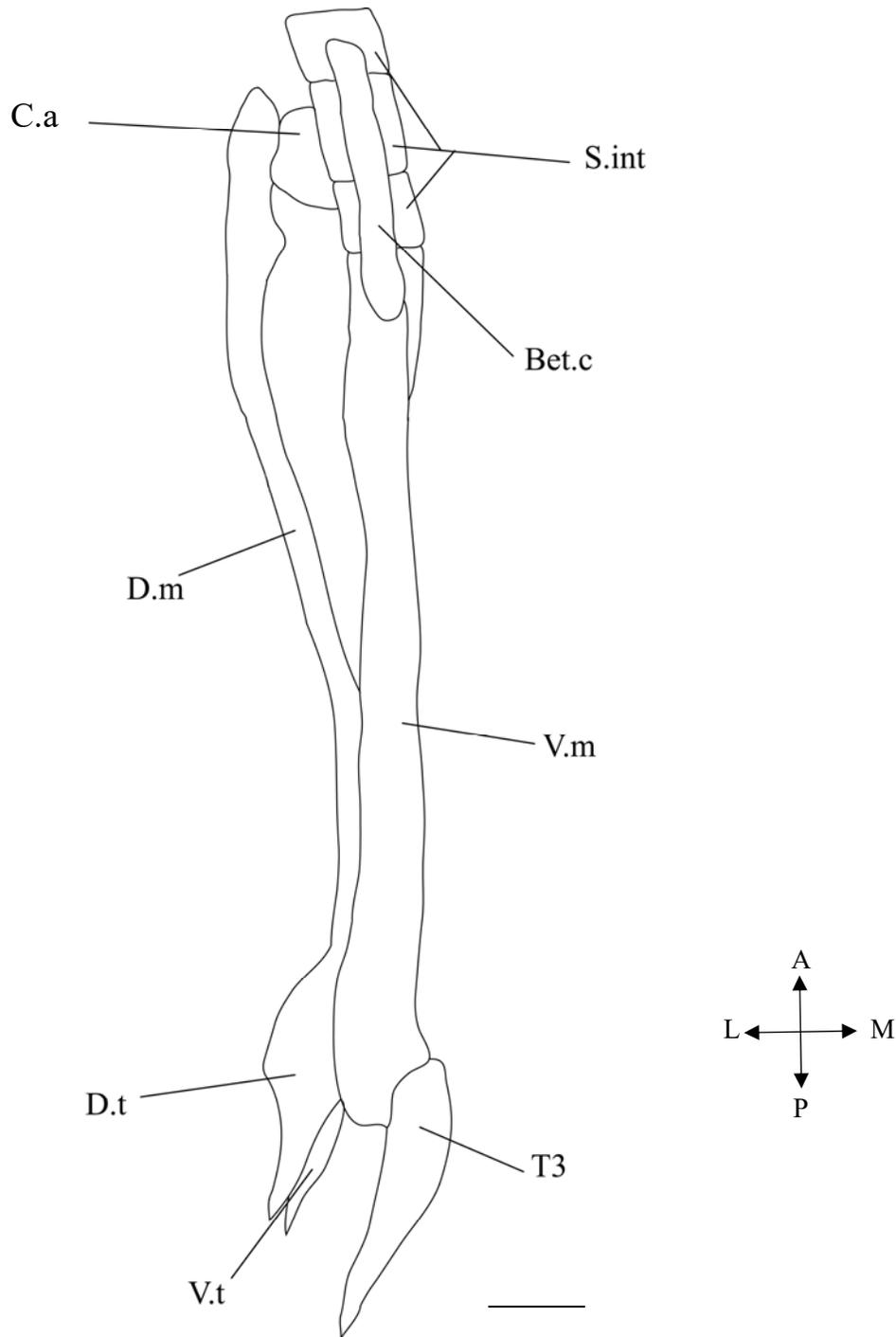


Fig. 17. Anatomie du ptérygopode droit chez *Centroscyllium fabricii*. Adulte mâle de 50 cm. Bet.c, cartilage bêta ; C.a, cartilage d'attache ; D.m, margine dorsale ; D.t, terminaison dorsale ; S.int, segment intermédiaire ; T3, cartilage T3 ; V.m, margine ventrale ; V.t, terminaison ventrale. L'échelle représente 1 cm.

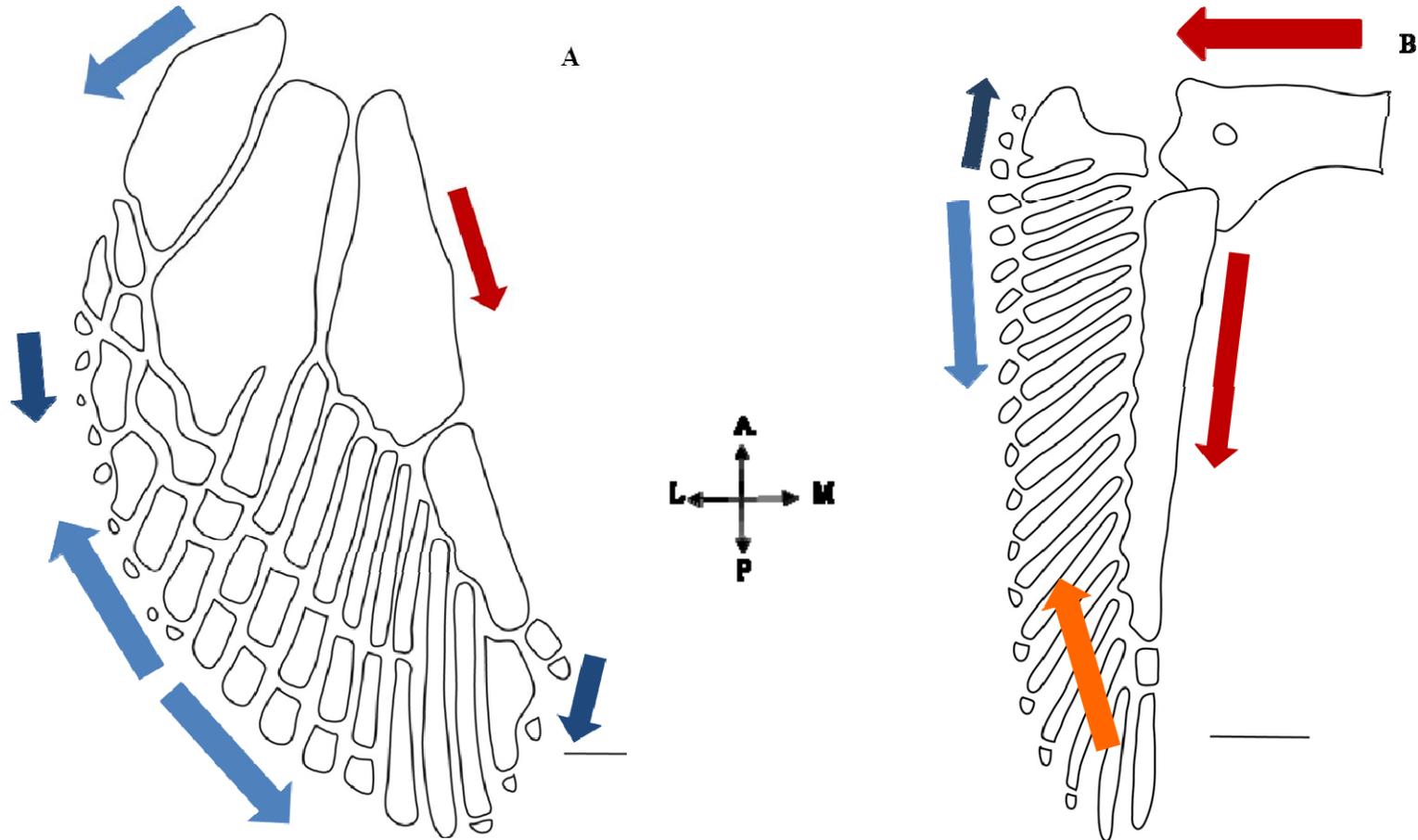
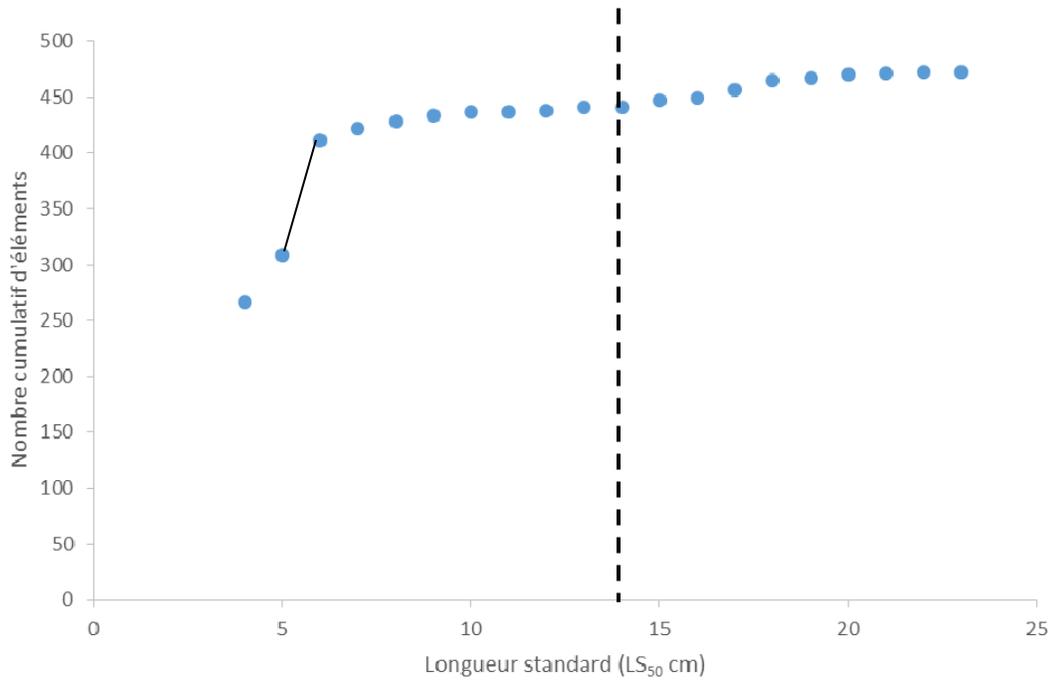


Fig. 18. Représentation des directions de développement des éléments cartilagineux et minéralisés pour les nageoires pectorales et pelviennes de *Centroscyllium fabricii*. (A) Nageoire pectorale droite en vue ventrale d'un individu de 27 cm, (B) Nageoire pelvienne droite en vue ventral d'un individu femelle de 9,7 cm. Les flèches en bleu représentent les directions de chondrification alors que les flèches en rouge indiquent le sens de la minéralisation. Les flèches en bleu foncé montrent la direction de formation des cartilages terminaux et des radiaux postaxiaux, alors que la flèche en orange indique la direction de la minéralisation des radiaux proximaux pour les individus mâles seulement.

A. Chondrification



B. Minéralisation

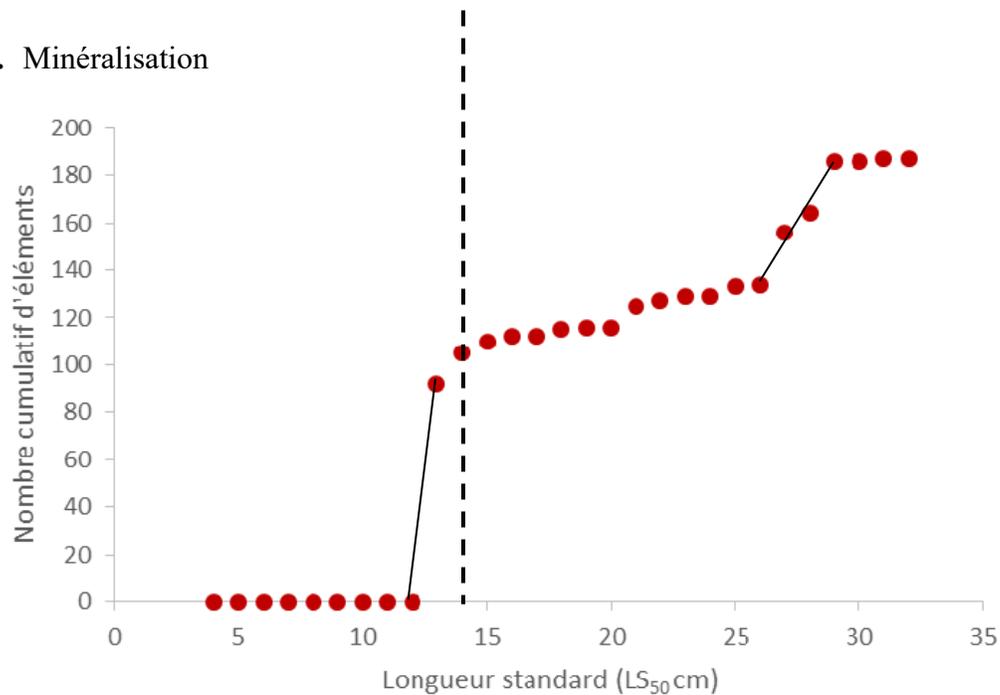


Fig.19. Graphiques cumulatifs de l'apparition du nombre d'éléments squelettiques durant la chondrification (A) et la minéralisation (B) de *Centroscyllium fabricii*. La ligne pointillée représente la longueur de la transition entre les embryons et les juvéniles à 14 cm.

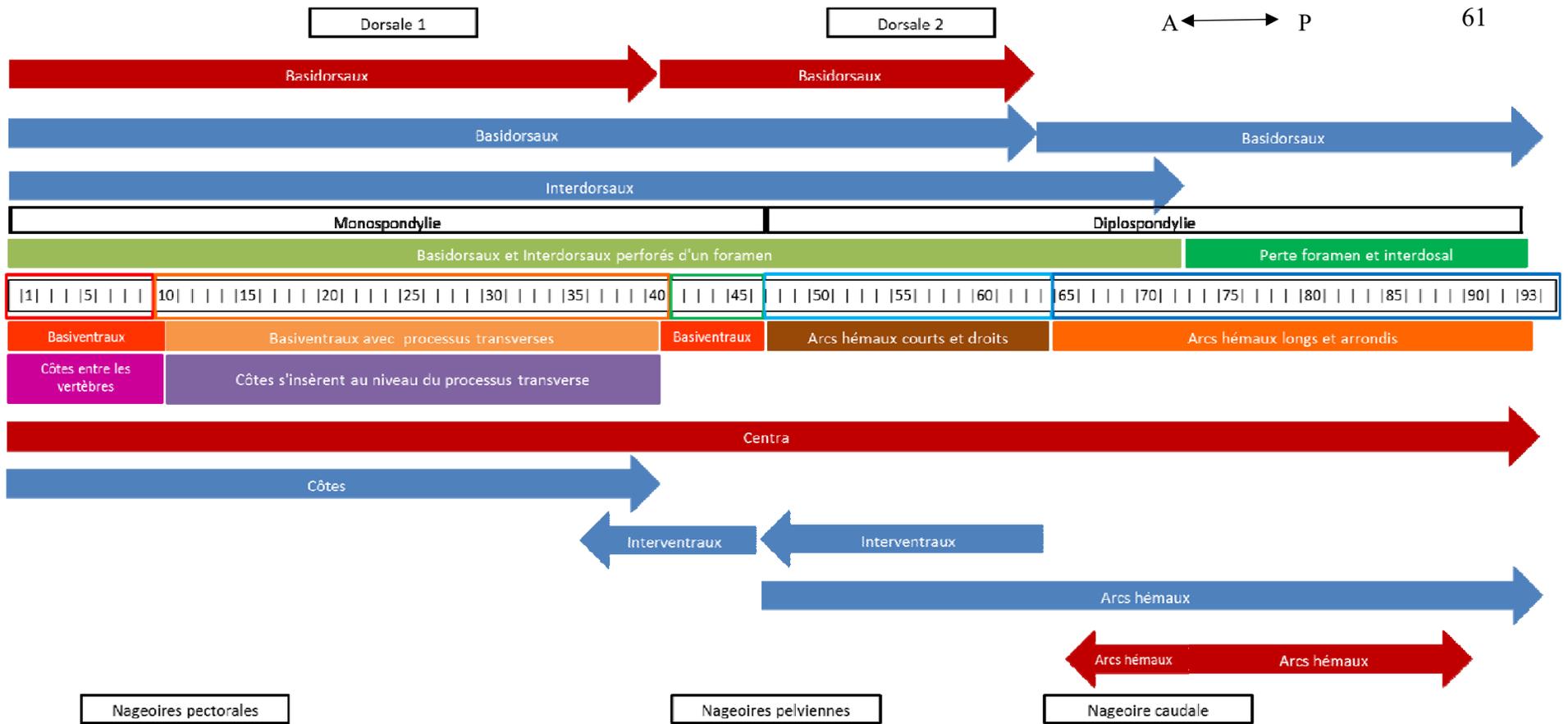


Fig. 20. Synthèse schématique des centres et directions de formations durant la chondrification et la minéralisation des éléments de la colonne vertébrale de *Centroscyllium fabricii*. Les flèches bleues représentent les directions de formation des éléments cartilagineux alors que les flèches rouges indiquent la direction de minéralisation des différents éléments. Les boîtes de couleur présentent les différentes structures sur chaque vertèbre ainsi que leur position. Les carrés blancs indiquent la position des nageoires paires et impaires, alors que les chiffres dans le rectangle blanc représentent chaque vertèbre. Les encadrés de couleurs représentent les cinq régions de la colonne vertébrale : cervicale (rouge), thoracique (orange), lombaire (vert), précaudale (bleu pâle) et caudale (bleu foncé).

CONCLUSION GÉNÉRALE

Notre étude a permis la description du squelette postcrânien de l'élasmobranche *Centroscyllium fabricii* (aiguillat noir), une espèce de chondrichthyens, le groupe basal vivant des gnathostomes. L'étude du développement d'une telle espèce nous renseigne potentiellement sur la condition basale des gnathostomes. Sur certains aspects, le développement de l'aiguillat noir est similaire à celui de plusieurs espèces d'ostéichthyens. Certaines directions de formation sont semblables, surtout en ce qui concerne la colonne vertébrale. Cette étude est la première à décrire avec précision l'apparition et la progression de la minéralisation au niveau de la colonne vertébrale et des nageoires paires d'une espèce de chondrichthyens. Certains éléments inconnus auparavant ont aussi été identifiés, comme le cartilage terminal situé au niveau des nageoires pectorales et pelviennes, les radiaux post-axiaux des nageoires pectorales ainsi que le cartilage d'attache des ptérygopodes chez les individus mâles. Notre étude est aussi la première à mettre de l'avant un dimorphisme sexuel au niveau des radiaux des nageoires pelviennes. La description de la régionalisation de la colonne vertébrale d'une espèce d'élasmobranches a aussi été réalisée pour la première fois.

Le premier objectif de cette étude était de décrire le développement de la colonne vertébrale en termes de chondrification et de minéralisation des différents éléments vertébraux. La régionalisation de la colonne vertébrale ayant été décrite pour quelques rares espèces d'ostéichthyens^{61,57}, celle-ci a aussi été investiguée chez notre espèce de chondrichthyen au courant de ce premier volet.

En se basant sur la morphologie des différentes vertèbres, l'analyse de groupement et certaines directions de formation et de minéralisation des différents éléments, la colonne vertébrale de l'aiguillat noir présente cinq régions distinctes. Les tétrapodes présentent aussi cinq régions le long de leur colonne vertébrale⁵⁷, alors que les ostéichthyens sont pour la plupart décrits avec quatre régions⁶¹. Notre étude est donc la première à identifier une

région cervicale, une région thoracique, une région lombaire, une région précaudale et une région caudale le long de l'axe vertébral d'une espèce de chondrichthyens.

Ces différentes régions sont donc caractérisées par des morphologies vertébrales différentes. La région cervicale (V1-9) présente des vertèbres monospondyles qui comprennent un centrum au milieu, un basidorsal et un interdorsal perforés, un basiventral sans processus transverse et des côtes qui s'insèrent entre ces basiventraux. La région thoracique (V10-40) est caractérisée par des vertèbres monospondyles avec un centrum en position centrale, un basidorsal et un interdorsal avec un foramen, des basiventraux avec des processus transverses et des côtes qui s'insèrent directement sur la vertèbre, au niveau du processus transverse. Les vertèbres de la région lombaire (V41-46) sont de types monospondyles avec un centrum au milieu, auquel s'articule dorsalement un basidorsal et un interdorsal tous deux perforés de foramen. Le basiventral est incliné ventralement et cette région ne présente pas de côte. La région précaudale (V47-64) présente des vertèbres diplospondyles avec un centrum supportant un basidorsal et un interdorsal, pour la plupart perforés d'un foramen. L'arc hémal est petit et droit, et cette région ne présente pas de côte. Finalement, les vertèbres diplospondyles de la région caudale (V68-93) sont caractérisées par un centrum supportant un basidorsal sans foramen et un interdorsal au niveau des dix premières vertèbres. L'arc hémal est plus long, courbé et présente un foramen.

A partir de ces différentes caractéristiques morphologiques, il est possible d'émettre l'hypothèse selon laquelle ces différentes régions représentent en fait des modules anatomiques. L'analyse de groupement vient supporter ce fait, en créant des groupes entre les vertèbres qui sont les plus similaires. Par contre, il pourrait être intéressant de pousser l'analyse de la morphologie des vertèbres un peu plus loin par l'utilisation d'analyses de morphométrie géométrique. Ce genre d'analyse a déjà été réalisé dans le but de décrire la régionalisation de la colonne vertébrale de quelques espèces¹¹¹.

Les données sur la chondrification des différents éléments vertébraux ainsi que sur la minéralisation permettent aussi de reconnaître la présence de cinq régions le long de la colonne vertébrale de *C. fabricii*. La chondrification des premiers éléments vertébraux se

fait chez des individus plus petits que 4 cm. Chez ceux-ci, la majeure partie des vertèbres est entièrement chondrifiée. Les premiers éléments à se minéraliser sont les centra de la région cervicale à 12,1 cm LT₅₀. Les arcs hémaux sont les deuxièmes éléments à se minéraliser à partir de 12,7 cm LT₅₀. Cette minéralisation se fait de façon bidirectionnelle et n'est observée qu'au niveau des arcs hémaux de la région caudale. Les basidorsaux sont les derniers éléments de la colonne vertébrale à présenter de la minéralisation à partir de 20,0 cm LT₅₀. Cette minéralisation débute au niveau des vertèbres de la région cervicale et présente un deuxième centre de formation au niveau des premières vertèbres de la région lombaire. Ces directions sont similaires à celles déjà observées au courant de l'ossification chez certaines espèces d'ostéichthyens^{58,61}.

Cette étude est donc novatrice dans le fait qu'elle est la première à fournir une description aussi complète des centres et directions de la minéralisation chez une espèce de chondrichthyen. De futures données sur la chondrification des éléments à partir d'individus plus petits pourraient permettre de renforcer l'hypothèse des cinq régions de la colonne vertébrale de l'aiguillat noir en plus de compléter l'analyse du LT₅₀ dans le but de décrire encore plus précisément le développement chez *C. fabricii*.

La régionalisation en cinq régions de la colonne vertébrale observée chez *C. fabricii* pourrait représenter l'état chondrichthyen qui pourrait ainsi représenter l'état plésiomorphe des gnathostomes. Cette régionalisation est aussi présente chez une espèce fossile d'actinoptérygiens (*Tarrarius*⁵⁷), alors que l'absence de régionalisation chez les myxines⁷¹, les lamproies⁷² et autres agnathes³¹ représenteraient la condition plésiomorphe des vertébrés.

Le deuxième objectif de cette étude concerne la description du développement des nageoires paires et de leur ceinture respective. La chondrification, la minéralisation ainsi que sa progression ont été décrites pour chacun des éléments composant ces deux systèmes. Dans le cas de l'aiguillat noir, il a été avantageux d'utiliser une technique de coloration sans acide dans le but de réduire la décalcification des structures¹¹². Des premiers tests ont

permis de constater que le protocole traditionnel de Dingerkus et Uhler (1977) avait tendance à déminéraliser facilement les structures, en particulier au niveau des nageoires.

Comme dans le cas de la colonne vertébrale, la majorité des éléments cartilagineux sont déjà formés au niveau des ceintures et des nageoires pectorales et pelviennes chez les plus petits individus disponibles. Il n'est donc pas possible d'affirmer lequel des deux systèmes se chondrifie le premier, alors que le système pectoral est le premier à se développer chez les ostéichthyens^{97,107}. La nageoire pectorale est composée de trois éléments basaux alors que la nageoire pelvienne présente deux éléments basaux. A ces éléments basaux s'articulent des radiaux proximaux. Des radiaux médians ne sont présents qu'au niveau de la nageoire pectorale, alors que les radiaux distaux se retrouvent chez les deux sets de nageoires paires. Les radiaux distaux sont toujours les derniers à se chondrifier.

Notre étude est la première à fournir une description morphologique complète des ptérygopodes de l'aiguillat noir. Le ptérygopode des individus adultes d'aiguillats noirs présente des éléments entièrement minéralisés. Il a même été possible de décrire un nouvel élément, soit le cartilage d'attache qui permet de lier la marge dorsale aux segments intermédiaires. Pour la première fois, la minéralisation a été identifiée au niveau des premiers radiaux proximaux des nageoires pelviennes des individus mâles. Ce type de dimorphisme sexuel, relatif à une différence de minéralisation, n'a jamais été identifié dans d'autres études.

Le système pectoral est le premier à présenter de la minéralisation. La progression de la minéralisation se fait en direction dorsale. En comparaison, la ceinture pelvienne commence à se minéraliser plus tardivement chez des individus mâles que chez les individus femelles. Cette différence pourrait être due au fait que les mâles ont plus de structures cartilagineuses à développer, dû à la présence du ptérygopode. La minéralisation apparaît au niveau du milieu de la structure et se propage de façon proximo-distale de chaque côté. Ces directions de minéralisation sont semblables à celles observés lors de l'ossification des nageoires des ostéichthyens^{80,98,99,100,101,107}.

Le métaptérygium de la nageoire pectorale est le premier élément basal à se minéraliser. Le basiptérygium de la nageoire pelvienne se minéralise par la suite, suivi du mésoptérygium de la nageoire pectorale. Les dernières structures à se minéraliser sont les premiers radiaux des nageoires pelviennes des individus mâles. Il est à noter que ces différents éléments ne présentaient pas de minéralisation complète.

Notre étude est ainsi la première à décrire avec précision l'apparition de la minéralisation ainsi que sa progression au niveau des nageoires et des ceintures pectorales et pelviennes. De plus, elle met en évidence la présence de nouveaux éléments cartilagineux au niveau des nageoires pectorales, soit le cartilage terminal et les radiaux post-axiaux, qui se situent en périphérie des radiaux distaux. Le cartilage terminal est aussi présent au niveau du proptérygium de la nageoire pelvienne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Weigmann, S., 2016. Annotated checklist of the living sharks, batoids and chimaeras (Chondrichthyes) of the world, with a focus on biogeographical diversity. *J. Fish Biol.* **88**: 837-1037.
2. Compagnucci, C., M. Debiais-Thibaud, M. Coolen, J. Fish et J. N. Griffin, 2013. Pattern and polarity in the development and evolution of the gnathostome jaw: Both conservation and heterotopy in the branchial arches of the shark, *Scyliorhinus canicula*. *Dev. Biol.* **377**:428-448.
3. Wilga, C. D., 2005. Morphology and evolution of the jaw suspension in lamniform sharks. *J. Morphol.* **265**:102-119.
4. Long, J. A., C. J. Burrow, M. Ginter, J. G. Maisey, K. M. Trinajstic, M. I. Coates, G. C. Young et T. J. Senden, 2015. First shark from the late Devonian (Frasnian) Gogo Formation, Western Australia sheds new light on the development of tessellated calcified cartilage. *PLoS ONE* **10**(5): e0126066.doi:10.1371/journal.pone.0126066
5. Chen, M., M. Zou, L. Yang et S. He, 2012. Basal jawed vertebrate phylogenomics using transcriptomic data from Solexa sequencing. *PLoS ONE* **7**:e36256.
6. Martin, A., 2001. The phylogenetic placement of Chondrichthyes: Inferences from analysis of multiple genes and implications for comparative studies. *Genetica* **111**:349–357.
7. Wourms, J. P. et L. S. Demski, 1993. The reproduction and development sharks, skates, rays and rattfishes: Introduction, history, overview, and future prospects. *Environ. Biol. Fishes* **38**:7-21.
8. Ahlberg, E., 2009. Birth of the jawed vertebrates. *Nature*. **457**:1094-1095.
9. Brazeau, M. D. et M. Friedman, 2015. The origin and early phylogenetic history of jawed vertebrates. *Nature*. **520**:490-497.

10. Miller, R. F., R. Cloutier et S. Turner, 2003. The oldest articulated chondrichthyan from the Early Devonian period. *Nature* **425**:501-504.
11. Dean, M. N., 2011. The skeleton | Cartilaginous fish skeletal tissues. *In*: Encyclopedia of fish physiology: From genome to environment, A. P. Farrell (éd.). Academic Press, pp. 428-433.
12. Ferretti, F., B. Worm, G. L. Britten, M. R. Heithaus et H. K. Lotze, 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecol. Lett.* **13**:1055-1071.
13. Libralato, S., V. Christensen and D. Pauly, 2006. A method for identifying keystone species in food webmodels. *Ecol. Model.* **195**:153-171.
14. Verlecar, X. N., S. R. Snigdha et V. K. Dhargalkar, 2007. Shark hunting – an indiscriminate trade endangering elasmobranchs to extinction. *Curr. Sci. India* **92(8)**:1078-1082.
15. Myers, R. A. et B. Worm, 2005. Extinction, survival or recovery of large predatory fishes. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **360**:13-20.
16. Bradshaw, C. J. A., B. M. Fitzpatrick, C. C. Steinberg, B. W. Brook and M. G. Meekan, 2008. Decline in whale shark size and abundance at Ningaloo Reef over the past decade: The world's largest fish is getting smaller. *Biol. Conserv.* **141**:1894-1905.
17. Dulvy, N. K., S. L. Fowler, J. A. Musick, R. D. Cavanagh, P. M. Kyne, L. R. Harrison, J. K. Carlson, L. N. K. Davidson, S. V. Fordham, M. P. Francis, C. M. Pollock, C. A. Simpfendorfer, G. H. Burgess, K. E. Carpenter, L. J. V. Compagno, D. A. Ebert, C. Gibson, M. R. Heupel, S. R. Livingstone, J. C. Sanciangco, J. D. Stevens, S. Valenti et W. T. White, 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife* **3**:e00590.
18. Carrier, J. C., J. A. Musick et M. R. Heithaus, 2004. Biology of Sharks and Their Relatives. États-Unis, CRC Press.
19. Pêches et Océans Canada, 1996. Rapport sur l'état des stocks, région Laurentienne. Rapport de l'institut Maurice-Lamontagne, 4 p.

20. Institut océanographique de Bedford, page consultée le 28 octobre 2015. Aiguillat noir, [En ligne], URL : <http://www.bio.gc.ca/sharks/maritime/centroscyllumfabricii-fr.php>
21. Scallon-Chouinard, P.-M., J.-D. Dutil et S. Hurtubise, 2007. Liste des espèces de poissons inventoriés dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent entre 1930 et 2005. Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques 2719, Mont-Joli (Québec), Canada, 58p.
22. Grogan, E. D. et R. Lund, 2004. The origin and relationships of early Chondrichthyes. *In: Biology of Sharks and Their Relatives*, J. C. Carrier, J. A. Musick et M. R. Heithaus (éds). CRC Press, États-Unis, pp. 3-5.
23. Arnason, U., A. Gullberg and A. Janke, 2001. Molecular phylogenetics of gnathostomous (jawed) fishes: Old bones, new cartilage. *Zool. Scr.* **30**:249-255.
24. Hecht, J., S. Stricker, U. Wiecha, A. Stiege et G. Panapoulou, 2008. Evolution of a core gene network for skeletogenesis in chordates. *PLoS ONE* **4**:e1000025.
25. Takezaki, N., F. Figueroa, Z. Zaleska-Rutczynska et J. Klein, 2003. Molecular phylogeny of early vertebrates: Monophyly of the agnathans as revealed by sequences of 35 genes. *Mol. Biol. Evol.* **20**:287-292.
26. Venkatesh, B., M. V. Erdmann et S. Brenner, 2001. Molecular synapomorphies resolve evolutionary relationships of extant jawed vertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **98**:11382-11387.
27. Maisey, J. G., 1984. Chondrichthyan phylogeny: A look at the evidence. *J. Vert. Paleont.* **4(3)**: 359-371.
28. Lund, R. et E. D. Grogan, 1997. Relationships of the Chimaeriformes and the basal radiation of the Chondrichthyes. *Rev. Fish Biol. Fisher.* **7**: 65-123.
29. Inoue, J. G., M. Miya, K. Lam, B.-H. Tay, J. A. Danks, J. Bell, T. I. Walker, et B. Venkatesh, 2010. Evolutionary origin and phylogeny of the modern holocephalans (Chondrichthyes: Chimaeriformes): A mitogenomic perspective. *Mol. Biol. Evol.* **27(11)**:2576-2586.

30. Maisey, J.G., G. J. P. Naylor et D. J. Ward, 2004. Mesozoic elasmobranchs, neoselachian phylogeny, and the rise of modern neoselachian diversity. *In: Mesozoic Fishes 3-Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Arratia, G. et A. Tintori (éds.), München, pp. 17–56.
31. Compagno, L. J. V., 1977. Relationships of living sharks and rays. *Am. Zool.* **17(2)**:303-322.
32. Li, C., K. A. Matthes-Rosana, M. Garcia et G. J. P. Naylor, 2012. Phylogenetics of Chondrichthyes and the problem of rooting phylogenies with distant outgroups. *Mol. Phyl. Evol.* **63**:365-373.
33. Vélez-Zuazo, X. et I. Agnarsson, 2011. Shark tales: A molecular species-level phylogeny of sharks (Selachimorpha, Chondrichthyes). *Mol. Phyl. Evol.* **58**:207-217.
34. Winchell, C. J., A. P. Martin et J. Mallatt, 2004. Phylogeny of elasmobranchs based on LSU and SSU ribosomal RNA genes. *Mol. Phyl. Evol.* **31**:214-224.
35. Brakefield, P. M., 2011. Evo-devo and accounting for Darwin's endless forms. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* **366**:2069-2075.
36. Compagno, L. J. V., 1999. Systematics and body form. *In: Sharks, Skates and Rays*, W. C. Hamlett (éd). The Johns Hopkins University Press, London.
37. Dean, M. N. et A. P. Summers, 2006. Mineralized cartilage in the skeleton of chondrichthyan fishes. *Zoology* **109**:164-168.
38. Balfour, F. M., 1878. A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London, Macmillan and Co.
39. Ballard, W. W., J. Mellinger et H. Lechenault, 1993. A series of normal stages for development of *Scyliorhinus canicula*, the lesser spotted dogfish (Chondrichthyes: Scyliorhinidae). *J. Exp. Zool.* **267**:318-336.
40. Francis, M. P. et J. D. Stevens, 2000. Reproduction, embryonic development, and growth of the porbeagle shark, *Lamna nasus*, in the southwest Pacific Ocean. *Fish. Bull.* **98**:41-63.

41. Maxwell, E. E., N. B. Fröbisch et A. C. Heppleston, 2008. Variability and conservation in late chondrichthyan development: Ontogeny of the winter skate (*Leucoraja ocellata*). *Anat. Rec.* **291**:1079-1087.
42. Dean, M. N., C. G. Mull, S. N. Gorb et A. P. Summers, 2009. Ontogeny of the tessellated skeleton: Insight from the skeletal growth of the round stingray *Urobatis halleri*. *J. Anat.* **215**:227-239.
43. Eames, B. F., N. Allen, J. Young, A. Kaplan, J. A. Helms et R. A. Schneider, 2007. Skeletogenesis in the swell shark *Cephaloscyllium ventriosum*. *J. Anat.* **210**:542-554.
44. Moss, M. L., 1977. Skeletal tissues in sharks. *Amer. Zool.* **17**:335-342.
45. O'Shaughnessy, K. L., R. D. Dahn et M. J. Cohn, 2015. Molecular development of chondrichthyan claspers and the evolution of copulatory organs. *Nature Communications* **6**:6698.
46. Didier, D. A., E. E. Leclair et D. R. Vanbuskirk, 1998. Embryonic staging and external features of development of the chimaeroid fish, *Callorhinchus milii* (Holocephali, Callorhinchidae). *J. Morphol.* **236**:25-47.
47. Dean, M. N., J. J. Socha, B. K. Hall et A. P. Summers, 2010. Canaliculi in the tessellated skeleton of cartilaginous fishes. *J. Appl. Ichthyol.* **26**:263-267.
48. Porter, M. E., J. L. Beltrán, T. J. Koob et A. P. Summers, 2006. Material properties and biochemical composition of mineralized vertebral cartilage in seven elasmobranch species (Chondrichthyes). *J. Exp. Biol.* **209**:2920-2928.
49. Kemp, N. E. et S. K. Westrin, 1979. Ultrastructure of calcified cartilage in the endoskeletal tesserae of sharks. *J. Morphol.* **160**:75-102.
50. Hall, B. K., 1975. Evolutionary consequences of skeletal differentiation. *Amer. Zool.* **15**:329-350.
51. Grünbaum, T., R. Cloutier et B. Vincent, 2012. Dynamic skeletogenesis in fishes: Insight of exercise training on developmental plasticity. *Dev. Dynam.* **241**:1507-1524.

52. Castro, J. I., 1983. The Sharks of North American Waters. États-Unis, Texas A&M University Press.
53. Guallart, J. and J. J. Vicent, 2001. Changes in composition during embryo development of the gulper shark, *Centrophorus granulosus* (Elasmobranchii, Centrophoridae): An assessment of maternal-embryonic nutritional relationships. *Environ. Biol. Fish.* **61**:135-150.
54. Wyffels, J. T., 2009. Embryonic development of chondrichthyan fishes - A review. *In*: Development of Non-Teleost Fishes, Y. W. Kunz, C. A. Luer et B. G. Kapoor (éds). Science Publishers, pp. 1-103.
55. Janvier, P., 1996. Early Vertebrates, Oxford, Toronto, 393 p.
56. Arratia, G., H.-P. Schultze et J. Casciotta, 2001. Vertebral column and associated elements in dipnoans and comparison with other fishes: Development and homology. *J. Morph.* **250**: 101-172.
57. Sallan, L. C., 2012. Tetrapod-like axial regionalization in an early ray-finned fish. *Proc. R. Soc. B.* **279**:3264-3271.
58. Johanson, Z., M. Sutija et J. Joss, 2005. Regionalization of axial skeleton in the lungfish *Neoceratodus forsteri* (Dipnoi). *J. Exp. Zool. Part B* **304**:229-237.
59. Da Silva, J. P. C. B. et M. R. De Carvalho, 2015. Morphology and phylogenetic significance of the pectoral articular region in elasmobranchs (Chondrichthyes). *Zool. J. Linn. Soc.* **175**:525-568.
60. Prince, V. E., A. L. Price et R. K. Ho, 1998. *Hox* gene expression reveals regionalization along the anteroposterior axis of the zebrafish notochord. *Dev. Genes Evol.* **208**:517-522.
61. Bird, N. C. et P. M. Mabee, 2003. Developmental morphology of the axial skeleton of the zebrafish, *Danio rerio* (Ostariophysi: Cyprinidae). *Dev. Dyn.* **228**:337-357.
62. Ward, A. B. et E. L. Brainerd, 2007. Evolution of axial patterning in elongate fishes. *Biol. J. Linn. Soc.* **90**:97-116.
63. Schlosser, G et G. P. Wagner, 2004. Modularity in Development and Evolution. The University of Chicago Press, Chicago and London.

64. Raff, R. A., 1996. The shape of life. The University of Chicago Press, Chicago.
65. Oulion, S., V. Borday-Birraux, M. Debais-Thibaud, S. Mazan, P. Laurenti et D. Casane, 2011. Evolution of repeated structures along the body axis of jawed vertebrates, insights from the *Scyliorhinus canicula Hox* code. *Evol. Dev.* **13**:247-259.
66. Alexander, T., C. Nolte et R. Krumlauf, 2009. *Hox* gene and segmentation of the hindbrain and axial skeleton. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.* **25**:431-456.
67. Holland, P. W. H. et J. Garcia-Fernández, 1996. *Hox* gene and chordate evolution. *Dev. Biol.* **173**:382-395.
68. Pendleton, J. W., B. K. Nagai, M. T. Murtha et F. H. Ruddle, 1993. Expansion of the *Hox* gene family and the evolution of chordates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**:6300-6304.
69. Fleming, A., M. G. Kishida, C. B. Kimmel et R. J. Keynes, 2015. Building the backbone: The development and evolution of vertebral patterning. *Development* **142** : 1733-1744.
70. Zhang, G., 2009. An evo-devo view on the origin of the backbone: Evolutionary development of the vertebrae. *Int. Comp. Biol.* **49**:178-186.
71. Ayers, H. et C. M. Jackson, 1901. Morphology of the Myxinoide. I. Skeleton and musculature. *J. Morphol.* **17**: 185-226.
72. Goodrich, E. S., 1930. Studies on the Structure and Development of Vertebrates. London: Macmillan.
73. Gavaia, P. J., M. T. Dinis et M. L. Cancela, 2002. Osteological development and abnormalities of the vertebral column and caudal skeleton in larval and juvenile stages of hatchery-reared Senegal sole (*Solea senegalensis*). *Aquaculture* **211**: 305-323.
74. Gisbert, E., C. Alcaraz, D. Tovar-Ramírez et C. A. Álvarez-González, 2014. Development of the axial skeleton in the bay snoot *Petenia splendida* Günther, 1862 (Perciformes: Cichlidae). *J. Appl. Ichthyol.* **30**: 783-789.

75. Koumoundouros, G., D. G. Sfakianakis, E. Maingot, P. Divanach et M. Kentouri, 2001. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Diplodus sargus* (Teleostei: Perciformes: Sparidae). *Mar. Biol.* **139**: 853-862.
76. Koumoundouros, G., P. Divanach et M. Kentouri, 1999. Osteological development of the vertebral column and of the caudal complex in *Dentex dentex*. *J. Fish Biol.* **54**: 424-436.
77. Morel, C., 2014. Étude de la squelettogenèse chez la lamproie marine (*Petromyzon marinus*). Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 106 p.
78. Sfakianakis, D. G., G. Koumoundouros, P. Divanach et M. Kentouri, 2004. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Pagellus erythrinus* (L. 1758). Temperature effect on the developmental plasticity and morpho-anatomical abnormalities. *Aquaculture* **232**: 407-424.
79. Tong, X. H., Q. H. Liu, S. H. Xu, D. Y. Ma, Z. Z. Xiao, Y. S. Xiao et J. Li, 2012. Skeletal development and abnormalities of the vertebral column and of the fins in hatchery-reared turbot *Scophthalmus maximus*. *J. Fish Biol.* **80**: 486-502.
80. Ott, A., J. Löffler, H. Ahnelt et H. Keckis, 2012. Early development of the postcranial skeleton of the pikeperch *Sander lucioperca* (Teleostei: Percidae) relating to developmental stages and growth. *J. Morphol.* **273**: 894-908.
81. Janvier, P. et M. Arseneault, 2002. Calcification of early vertebrate cartilage. *Nature* **417**: 609.
82. Porter, M. E., C. Diaz, J. J. Sturm, S. Grotmol, A. P. Summers et J. H. Long, 2014. Built for speed: Strain in the cartilaginous vertebral columns of sharks. *Zoology* **117**: 19-27.
83. Yano, K., 1995. Reproductive biology of the Black Dogfish, *Centroscyllium fabricii*, collected from waters off Western Greenland. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* **75(2)**: 285-310.
84. Maisey, J. G., 2013. The diversity of tessellated calcification in modern and extinct chondrichthyans. *Rev. Paléont.* **32(2)**: 355-371.

85. Gomez, C. et O. Pourquié, 2009. Developmental control of segment numbers in vertebrates. *J. Exp. Zool.* **312B**: 533-544.
86. Clune, J., J.-B. Mouret et H. Lipson, 2013. The evolutionary origins of modularity. *Proc. R. Soc. B* **280**: 20122863.
87. Nowroozi, B. N., C. J. Harper, B. De Kegel, D. Adriaens et E. L. Brainerd, 2012. Regional variation in morphology of vertebral centra and intervertebral joints in striped bass, *Morone saxatilis*. *J. Morphol.* **273**: 441-452.
88. Johanson, Z., K. Trinajstić, R. Carr et A. Ritchie, 2012. Evolution and development of the synarcual in early vertebrates. *Zoomorphology* **132(1)**: 95-110.
89. Cleason, K. M. et A. Hilger, 2011. Morphology of the anterior vertebral region in elasmobranchs: Special focus, Squatiniformes. *Foss. Rec.* **12(2)**: 129-140.
90. Jawad, L. A., L. Al-Hassani et L. H. Al-Kharusi, 2013. On the morphology of the vertebral column of the frigate tuna, *Auxis thazard* (Lacepedea, 1800) (Family: Scombridae) collected from the sea of Oman. *Acta Musei Nationalis Pragae* **69**: 101-105.
91. Jawad, L. A., L. Al-Hassani et A. Al-Kindi, 2014. Vertebral column morphology of the Bengal snapper, *Lutjanus bengalensis* (Bloch, 1790), from the Oman Sea. *Cah. Biol. Mar.* **55**: 491-497.
92. Grünbaum, T., R. Cloutier et P. Dumont, 2003. Congruence between chondrification and ossification sequences during caudal skeleton development: A Moxostomatini case study. In *The Big Fish Bang* H. I. Browman & A. B. Skiftesvik (éds) 161-176 (LFC/Institute of Marine Research, 2003).
93. Libert, E., 2015. Étude de la morphologie et de la squelettogenèse chez le thon rouge d'Atlantique (*Thunnus thynnus*), élevé en captivité. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski. Rimouski, 103 p.
94. Coates, M. I., 2003. The evolution of paired fins. *Theor. Biosci.* **122**: 266-287.
95. Cole, N. J. et P. D. Currie, 2007. Insights from sharks: Evolutionary and developmental models of fin development. *Dev. Dynam.* **236**: 2421-2431.

96. Davis, M. C., N. H. Shubin et A. Force, 2004. Pectoral fin and girdle development in the basal actinopterygians *Polyodon spathula* and *Acipenser transmontanus*. *J. Morphol.* **262**: 608-628.
97. Zhu, M. et X. Yu, 2009. Stem sarcopterygians have primitive polybasal fin articulation. *Biol. Lett.* doi: 10.1098/rsbl.2008.0784.
98. Freitas, R., G. Zhang et M. J. Cohn, 2007. Biphasic *Hoxd* gene expression in shark paired fins reveals an ancient origin of the distal limb domain. *PLoS ONE* **2(8)**: e754.
99. Faustino, M. et D. M. Power, 1999. Development of the pectoral, pelvic, dorsal and anal fins in cultured sea bream. *J. Fish Biol.* **54**: 1094-1110.
100. Sfakianakis, D. G., C. K. Doxa, S. Kouttouki, G. Koumoundouros, E. Maingot, P. Divanach et M. Kentouri, 2005. Osteological development of the vertebral column and of the fins in *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777). *Aquaculture* **250**: 36-46.
101. Cubbage, C. C. et P. M. Mabee, 1996. Development of the cranium and paired fins in the zebrafish *Danio rerio* (Ostariophysi, Cyprinidae). *J. Morphol.* **229**: 121-160.
102. Dillman, C. B. et E. J. Hilton, 2015. Anatomy and early development of the pectoral girdle, fin and fin spine of sturgeons (Actinopterygii: Acipenseridae). *J. Morphol.* **276**: 241-260.
103. Dewit, J., P. E. Witten et A. Huysseune, 2011. The mechanism of cartilage subdivision in the reorganization of the zebrafish pectoral fin endoskeleton. *Mol. Dev. Evol.* **316**: 584-597.
104. Don, E. K., P. D. Currie et N. J. Cole, 2013. The evolutionary history of the development of the pelvic fin/hindlimb. *J. Anat.* **222**: 114-133.
105. Grandel, H. et S. Schulte-Merker, 1998. The development of the paired fins in the Zebrafish (*Danio rerio*). *Mech. Develop.* **79**: 99-120.
106. Kusaka, A., K. Yamaoka, T. Yamada, M. Abe et I. Kinoshita, 2001. Early development of dorsal and pelvic fins and their supports in hatchery-reared red-spotted grouper, *Epinephelus akaara* (Perciformes: Serranidae). *Ichthyol. Res.* **48**: 355-360.

107. Zhang, X., K. Shimoda, K. Ura, S. Adachi et Y. Takagi, 2012. Developmental structure of the vertebral column, fins, scutes and scales in bester sturgeon, a hybrid of beluga *Huso huso* and sterlet *Acipenser ruthenus*. *J. Fish Biol.* **81**: 1985-2004.
108. Crooks, N., L. Babey, W. J. Haddon, A. C. Love et C. P. Waring, 2013. Sexual dimorphisms in the dermal denticles of the lesser-spotted catshark, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758). *PLoS ONE* **8(10)**: e76887. doi:10.1371/journal.pone.0076887.
109. Long, J. A., K. Trinajstić et Z. Johanson, 2009. Devonian arthrodire embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates. *Nature* **457**: 1124-1127.
110. Long, J. A., E. Mark-Kurik, Z. Johanson, M. S. Y. Lee, G. C. Young, Z. Min, P. E. Ahlberg, M. Newman, R. Jones, J. Blauwen, B. Choo et K. Trinajstić, 2014. Copulation in antiarch placoderms and the origin of gnathostome internal fertilization. *Nature* **517**: 196-199.
111. Molnar, J. L., S. E. Pierce, J. A. Clack et J. R. Hutchinson, 2011. Idealized landmark-based geometric reconstructions of poorly preserved fossil material : A case study of an early tetrapod vertebra. *Palaeontol. Electron.* **15(1)**: 2T, 18p.
112. Walker, M. B. et C. B. Kimmel, 2007. A two-color acid-free cartilage and bone stain for zebrafish larvae. *Biotech. Histochem.* **82(1)**: 23-28.
113. Dingerkus, G. et L. D. Uhler, 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Tech.* **52(4)**: 229-232.
114. Potthoff, T., 1984. Clearing and staining techniques. *In: Ontogeny and Systematics of Fishes*, H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall et S. L. Richardson (éds). *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. 1*, pp. 35-37.